

УДК 579.26+574.3

О биоразнообразии микробиома воздуха

Н. Б. Наумова, М. Р. Кабилов*

Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН, Новосибирск, 630090
Россия

*E-mail: kabilov@niboch.nsc.ru

Поступила в редакцию 18.12.2021

Принята к печати 27.10.2022

DOI: 10.32607/actanaturae.11671

РЕФЕРАТ В кратком обзоре рассмотрены свойства биоаэрозолей и некоторые последние результаты метагеномных исследований микробиома воздуха, проведенных с помощью методов высокопроизводительного секвенирования. Таксономический состав и структура микробиома биоаэрозолей могут демонстрировать суточную и сезонную динамику, зависимость от метеорологических явлений (пыльные бури, ливни, туманы и т.п.) и общего загрязнения. Как правило, в биоаэрозолях различных слоев тропосферы доминируют бактерии типа *Proteobacteria* и грибы типа *Ascomycota*. Микробиологический состав биоаэрозолей в нижних слоях тропосферы влияет на состав и разнообразие микробиома биоаэрозолей внутри помещений, информация об изменении которого актуальна в периоды обострения эпидемиологической обстановки. Небольшое число опубликованных работ о микробиоме биоаэрозолей воздушного пространства России ставит на повестку дня вопрос об интенсификации таких исследований.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА биоаэрозоль, микробиом, тропосфера, воздушный перенос, биоразнообразие.

ВВЕДЕНИЕ

Микроорганизмы повсеместно встречаются в окружающей среде и играют ключевую роль практически во всех экосистемах [1]. В связи с распространением многих патогенных микроорганизмов воздушно-капельным путем, в том числе и коронавируса SARS-CoV-2, вызвавшего текущую пандемию COVID-19, изучение, мониторинг и регулирование состава воздуха как снаружи, так и внутри помещений приобрели особую актуальность [2, 3]. К настоящему времени уже накоплено много информации о корреляции между загрязнением наружного воздуха и более тяжелым течением COVID-19: так, в Индии более низкий уровень смертности от заболевания наблюдали в городах с лучшим качеством воздуха [4]. Напомним, что термин «биоаэрозоль» охватывает широкий спектр органических частиц, содержащихся в атмосфере, источником которых являются разнообразные живые и мертвые организмы [5]. Как правило, наряду с частицами микробного, растительного или животного происхождения биоаэрозоли также содержат широкий спектр антигенных соединений, микробных токсинов и вирусов [6, 7]. Понимание процессов образования биоаэрозолей, закономерностей их распределения, распространения, перемещения, структуры и т.п., особенно в экстремальных условиях верхних слоев атмосферы, необходимо для широкого ряда фундаментальных и прикладных научных дисциплин [8], таких, как физика и химия,

метеорология, гидрология атмосферы; изучение содержания аллергенных частиц и микроорганизмов, патогенных для человека, сельскохозяйственных животных и растений; а также аэробиология, биогеография и биоразнообразие, общая экология в целом. Основными направлениями изучения биоаэрозолей являются: а) оценка их источников и потоков; б) пространственное распределение и его изменение во времени; в) старение биологических частиц; г) метаболическая активность; д) урбанизация аллергий; е) транспорт патогенов и ж) влияние на климат [8].

Цель этого обзора – краткое описание микробиоты биоаэрозолей, с акцентом на составе и структуре микробиома. Воздух является исключительно динамичной и, как следствие этого, очень проблематичной средой для отбора и анализа образцов биоаэрозолей, установления источников аэрозолизации и путей переноса, поэтому методологические аспекты сбора образцов, вне всякого сомнения, имеют огромное значение для интерпретации и сравнения данных. Большое значение имеют и методы анализа микробиома. Тем не менее, так как эти два направления являются обширными, мы коснемся их в этом обзоре лишь кратко.

ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА БИОАЭРОЗОЛЕЙ

Биоаэрозоль является важной частью атмосферного аэрозоля. Расчеты показывают, что среди представленных в воздухе частиц биоаэрозоль занимает по объему 10–28% [9], а по массе 16–80% [1].

Распространение микроорганизмов по воздуху происходит повсеместно, и у некоторых из них является важной частью жизненного цикла [10]. В образование биоаэрозолей вносят вклад различные природные источники (рис. 1) – почва, лес, пустыни, океаны и моря и т.д. [11], а также антропогенные (сельское хозяйство, пищевая промышленность, свалки и т.д.) [6, 11, 12].

После попадания в атмосферу, т.е. аэрозолизации, микроорганизмам в гораздо большей степени по сравнению с их индигенными местообитаниями – источниками аэрозоля – приходится испытывать стресс иссушения, УФ-облучения, низких температур и низкого содержания источников углерода и энергии, и многие могут не выдержать [13].

Размеры биоаэрозольных частиц варьируют от 3 нм [14] до 100 мкм в зависимости от источника происхождения: диаметр пыльцы 17–58 мкм, спор грибов 1–30 мкм, клеток бактерий обычно 0.25–8 мкм [15], а вирусов меньше 0.3 мкм. Причем совершенно не обязательно, что биологический материал представлен в виде отдельных частиц; большинство бактерий связано с частицами с диаметром более 2 мкм [16, 17], 2–3 мкм [18], 3–4 мкм [19, 20]. В некоторых случаях выявлено бимодальное распределение бактерий по размерам частиц биоаэрозоля с одним пиком 1–2 мкм и вторым в области 4–7 мкм [21]. Бактерии также могут встречаться в виде агломератов клеток или быть связаны с частицами растений, животных или почвы, а также с пылью

или спорами. Переносимые в атмосфере клетки бактерий и споры грибов могут достигать концентраций $\sim 10^3 \div 10^4$ и $\sim 10^5$ в 1 м^3 [17, 21] и встречаться на высоте вплоть до 40 км над уровнем моря, т.е. до стратосферы [22]. Концентрация бактериальных частиц, способных образовывать колонии на лабораторных питательных средах, в приземном слое тропосферы в городских условиях на юге Польши варьировала от 65 до 355 КОЕ/ м^3 [19] и в пределах 300–1350 КОЕ/ м^3 в городской и сельской местности в Таиланде [18]; при этом в последнем случае число КОЕ быстро падало с высотой – в 2 раза при переходе от 1–3 до 7 м над поверхностью суши. В приземных и более высоких слоях (несколько тысяч метров) тропосферы над югом Западной Сибири лабораторное культивирование выявило значительное преобладание спорообразующих бактерий Bacilli/Firmicutes [23, 24], в то время как над севером региона преобладали неспорообразующие бактерии [25].

Распределение биоаэрозолей в воздухе зависит от времени года [19, 26]. Так, в воздухе приморского района Китая концентрация клеток бактерий, определенная путем микроскопирования, зимой была выше, чем летом [21]. Нагрузка биоаэрозолей патогенной микробиотой может сильно меняться в зависимости от времени года: так в Южной Азии было выявлено существенное повышение содержания патогенов в постмуссонный период и зимние месяцы. Выявлено и значительное суточное варьирование состава биоаэрозолей [26].

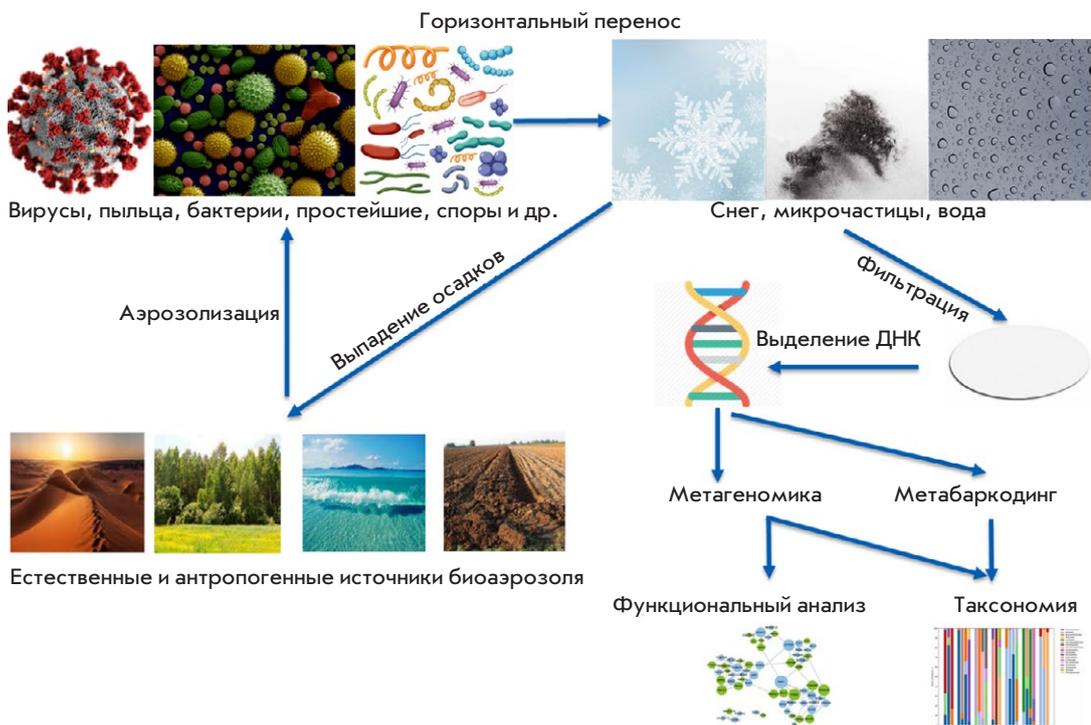


Рис. 1. Схематическое изображение образования, распространения и анализа биоаэрозолей

Статистически наиболее значимыми метеорологическими факторами, определяющими жизнеспособность переносимых воздухом бактерий, являются температура и ультрафиолетовое облучение [19, 21]. Биотическая нагрузка аэрозолей и их поведение в окружающей среде в значительной степени зависят от загрязнения воздуха (дымка, туман, пыль, разные макрочастицы), в том числе транспортом и сжиганием биомассы [26]. При этом доля жизнеспособных бактерий в общем пуле может варьировать в зависимости от степени загрязнения [15]. Состав биоаэрозолей может меняться в зависимости от специфических случайных метеорологических условий: пыльные бури, например, приводят к сильному увеличению концентрации микроорганизмов в биоаэрозоле [16], при этом разные компоненты биоаэрозолей по-разному изменяются в зависимости от метеоусловий.

Накопленная к настоящему моменту информация свидетельствует о важной роли биоаэрозолей [6, 11, 27, 28] в физических и химических процессах, протекающих в атмосфере [1, 29]. Показано, что биоаэрозоли могут присоединяться к окружающим частицам и таким образом оказывать влияние на атмосферные процессы, выступая ядрами конденсации в облаках и инициируя выпадение осадков [10, 30, 31]. Так, установлено, что в 33% случаев именно биологические частицы служили ядрами при образовании снега и облаков [32].

Наряду с воздействиями на погодные явления, биоаэрозоли влияют и на здоровье людей [33], так как в их состав могут входить патогенные/условно патогенные бактерии, грибы, вирусы, высокомолекулярные аллергены, бактериальные эндотоксины, микотоксины, пептидогликаны, бета-(1–3)-гликаны, пыльца и растительные волокна [6]. В первую очередь неблагоприятное воздействие биоаэрозоля на здоровье человека проявляется в респираторных симптомах. Например, показана высокая корреляция между повышением концентрации пыльцы на открытом воздухе весной и летом и обострением астмы у детей [34]. Установлена связь между содержанием грибных спор в воздухе и частотой обращения пациентов с астматическими симптомами [35]. Эндотоксин бактериальных биоаэрозолей признан важным этиологическим фактором профессиональных заболеваний легких, включая астму (неаллергическую) [6]. Изоляты *Escherichia coli*, которые обычно используют в качестве индикаторов качества воды, обнаружены также и в атмосферной пыли [36].

СБОР ОБРАЗЦОВ АЭРОЗОЛЯ

Сбор образцов аэрозоля основан на различных физических подходах отделения частиц от воздушного

потока [37]. Но общий смысл заключается в прокачивании насосом воздуха через фильтр или жидкую среду, улавливающую аэрозольные частицы [38]. Недавно стали появляться методы, позволяющие в процессе сбора образцов разделять частицы по размеру [39]. Это особенно актуально для аэровирусологии – в последнее десятилетие активно разрабатываются методы сбора образцов аэрозоля внутри помещений для мониторинга влияния дыхания людей. В целом инструментальные варианты сбора аэрозоля пока не стандартизированы и сильно варьируют, однако общий принцип их работы остается неизменным.

МЕТАГЕНОМНОЕ СЕКВЕНИРОВАНИЕ

В настоящий момент изучение таксономического разнообразия микробиоты биоаэрозоля основано на подходах, использующих высокопроизводительное секвенирование. Из всей совокупности уловленных фильтром или жидкой средой микроорганизмов извлекают тотальную ДНК, которую далее используют в метагеномном анализе. С развитием таких методов стала возможной идентификация некультивируемых микроорганизмов, составляющих основу воздушного биома [40]. Полученные к настоящему времени результаты метагеномных исследований показали, что доминантные виды идентифицированных таким образом микроорганизмов отличаются от доминантов, выявленных при стандартном культивировании [41], поскольку более 99% микроорганизмов, обнаруженных в воздухе, не растут в лабораторных условиях [26]. Появилось и стало широко использоваться понятие «микробиом», которое в одноименном журнале (*Microbiome*) определяют так: «Этот термин относится ко всему местообитанию, включая все микроорганизмы (бактерии, археи, низшие и высшие эукариоты, и вирусы), их геномы (т.е. гены) и условия окружающей среды» [42]. Однако опубликованные работы, в заголовках или ключевых словах которых есть слово «микробиом», не следуют этому определению, так как подавляющее большинство исследований сфокусированы только на одной группе (вирусы, бактерии, грибы или растения), в лучшем случае на комбинации двух. Не вдаваясь в причины такого положения дел, здесь мы просто ограничимся констатацией этого и подчеркнем, что далее под «микробиомом» мы будем иметь в виду – вслед за авторами цитируемых работ – бактериальную или грибную составляющие микробиома, либо их комбинацию.

Итак, можно найти огромное количество публикаций, связанных с изучением микробиомов всевозможных природных объектов, например, горячих источников, озер, морей, почвы, эндогенной микробиоты организмов и т.д. [43–46], однако метагеном-

ный анализ биоаэрозолей представлен катастрофически меньшим числом работ [47–52].

Условно метагеномное секвенирование можно разделить на два глобальных направления: полногеномное секвенирование (метагеномика) и таргетное (метабаркодинг). В первом случае идет прочтение всей ДНК, выделенной из образца, что позволяет, с одной стороны, говорить о таксономическом разнообразии, а с другой – предоставляет возможность анализа функциональных свойств. Однако стоимость метагеномного подхода заведомо выше [48, 53], чем метабаркодинга, который основан на анализе высококонсервативных маркерных генов, таких, как 16S (бактерии, археи), ITS (грибы, растения), *rbcL* (растения), 18S (различные эукариоты) и др. [54, 55]. При этом эффективность таксономической идентификации напрямую зависит от количества верифицированных последовательностей в используемых специализированных базах данных. Наиболее полными в настоящий момент являются базы прокариот (16S) и грибов (ITS).

Исключительно низкое содержание микроорганизмов в воздухе, наряду с сильным варьированием состава микробных ансамблей, является серьезной проблемой для анализа биоразнообразия, функционального спектра и метаболической активности микробиоты биоаэрозолей [56]. Подчеркнем, что исследования такого типа являются фундаментальной основой для выявления аспектов взаимодействия человека с природой, в частности, касающихся способов передачи заболеваний и потенциального воздействия на здоровье человека [57]. Тем не менее, опубликованы только единичные результаты метагеномного анализа биоаэрозолей в России [58].

Бактериобиом биоаэрозолей

В приповерхностных слоях атмосферы бактерии составляют существенную часть биоаэрозолей: так, в горах Колорадо (США) бактерии в среднем составляли 22% от аэрозольных частиц размером более 0.5 мкм [47].

Бактерии аэрозолей могут значительно влиять на химию атмосферы, оказывая воздействие на здоровье человека [15]. Так, высокий уровень загрязнения воздуха может очень сильно изменять структуру его бактериобиома [59]. В туманные дни в Пекине выявлено повышение содержания патогенных бактерий *Halomonas* и *Shewanella* [60], особенно осенью и ранней зимой.

Большое биоразнообразие бактериобиома биоаэрозолей установлено путем метагеномного секвенирования [61]. Например, в приземных слоях тропосферы в условиях города идентифицировали бактерии 38 таксономических типов [41]. В большин-

стве исследований установлено, что Proteobacteria, Firmicutes и Actinobacteria являются основными доминантами бактериобиома нижних [41, 62, 63] и более высоких слоев тропосферы [50, 64, 65], при этом в нижних слоях в городских условиях Firmicutes могут вносить заметный (20–30%) вклад, а такие типы, как Cyanobacteria, Bacteroidetes, Chloroflexi, Acidobacteria и Deinococcus-Thermus, выявляют как минорные (1–5% относительного содержания нуклеотидных последовательностей) доминанты. Однако другими исследованиями показано высокое содержание представителей Bacteroidetes в биоаэрозоле над Японией после пылевых бурь в Азии [17, 66], а также в воздухе над восточной Австралией [67]. Весьма специфичным был состав бактериобиома в высоких слоях тропосферы над полуостровом Ното в Японии, где (правда, методом флуоресцентной гибридизации *in situ*) показано, что 80% всех эубактерий на минеральных частицах аэрозоля были представлены *Bacillus subtilis*, относящейся к фирмикутам [68].

Различные метеорологические события оказывают значительное влияние на состав и структуру бактериобиома биоаэрозолей. Например, перенос воздушными потоками пылевых частиц, аэрозольных пыльных бурями, на дальние расстояния над морями и континентами является важным механизмом попадания в местные экосистемы различных микроорганизмов [69]. Так, бури в Сахаре приводят к попаданию пылевых частиц в атмосферу, затем вместе с движением воздушных масс эти частицы переносятся в Европу, приводя, в частности, к их накоплению в снеговом покрове Альп на высоте более 3000 м над уровнем моря [70]. Биоиндикаторами пылевых частиц из Алжира являлись представители *Gemmatimonadetes* и *Deinococcus-Thermus* [70], известные своей встречаемостью в сухих олиготрофных местообитаниях с относительно высоким уровнем солнечной радиации, что и позволяет им выживать в процессе такой транспортировки, сохраняя при этом метаболическую активность. Хотя и в очень низких количествах, но патогенные бактерии могут тоже переноситься с пылевыми частицами на очень большие расстояния [70]. При этом поверхность тела человека является более вероятным (по сравнению с другими биотопами) источником патогенных бактерий в воздухе [71]. Установлена четкая зависимость структуры и состава бактериобиома на высоте 10 м от поверхности суши (остров и полуостров в Восточной Азии) от пылевых бурь в Центральной Азии [69]. При этом пылевые частицы служат центрами нуклеации льда [72]. Выпадение осадков является не менее важным механизмом привноса

микроорганизмов из верхних в нижние слои тропосферы и на поверхность территорий [73]. Это исследование показало, что состав бактериобиома в осадках а) соответствовал источникам биоаэрозолей на пути переноса и б) имел выраженную сезонную динамику со снижением относительного обилия преобладающих Proteobacteria от лета к зиме.

Примечательно, что, в отличие от микобиома, состав которого внутри помещений определялся его составом снаружи и не зависел от активности людей внутри, биоразнообразие бактериобиома внутри помещений зависело как от бактериобиома снаружи [74], так и от активности людей внутри [41]. Однако загрязнение наружного воздуха может не влиять на биоразнообразие ансамблей бактерий и архей в биоаэрозоле внутри помещения, как показало исследование в Пекине [74]. Это свидетельствует о различных механизмах формирования и динамики разных составляющих микробиома, что следует иметь в виду при планировании соответствующих наблюдений.

Заметный вклад в суммарную нагрузку воздушных частиц могут вносить Цианобактерии, вызывающие различные проблемы со здоровьем после вдыхания [75]. Недавно пикоцианобактерии были обнаружены в приповерхностных слоях атмосферы над землей или водоемами в Гренландии и Антарктике [76], где аэрозолизация почвы и воды является ведущим механизмом образования аэрозолей; их распространение ветром считается основным источником поступления Цианобактерии в воздух.

Проведенный метаанализ результатов 42 исследований, в совокупности охватывающих более трех тысяч образцов биоаэрозоля, выявил повышенное разнообразие бактерий и относительное обилие патогенов в образцах, так или иначе ассоциированных с антропогенной активностью в местах сбора [71].

Микобиом биоаэрозолей

Микобиом аэрозолей сильно варьирует, но на уровне типа, как правило, основными компонентами микобиома как в приземных, так и в более высоких слоях тропосферы являются Basidiomycota и Ascomycota, меняющиеся местами в плане основного доминирования. Так, представители типа Ascomycota значительно (более двух третей) доминировали в приповерхностном слое воздуха в горах Колорадо на высоте более 3000 м над уровнем моря [77], а также и в приповерхностных воздушных слоях Кувейта на существенно более низкой высоте над уровнем моря [78]. Другие исследователи, однако, выявили доминирование типа Basidiomycota (до 60% и выше) [41, 63, 79], в то время как Ascomycota составляли око-

ло трети последовательностей грибов. Интересно, что присутствие устойчивых к атмосферным стрессам представителей Ascomycota (*Cladosporium* и *Alternaria*) увеличивалось с повышением высоты (500–800 м по сравнению с 5–10 м) над пустынями Гоби и Таклимакан [80], которые являются основными поставщиками пылевых частиц в атмосферу Азии. В приповерхностном воздухе над горой высотой 3043 м над уровнем моря в Австрии основными были представители классов Basidiomycota (Agaricomycetes), за которыми следовали представители таких классов аскомицетов, как Dothideomycetes, Saccharomycetes, Sordariomycetes, Leotiomycetes и Eurotiomycetes [64]. Аскомицеты – представители семейства Davidiellaceae – составляли 25% микобиома в направлении с северо-востока Китая в Японию [81]. Однако в одном из последних исследований биоразнообразия грибов в аэрозолях над Антарктикой представители этого семейства не были обнаружены среди доминантов микобиома [82]. Гриб *Alternaria*, относящийся к Pleosporaceae / Pleosporales / Dothideomycetes / Ascomycota, часто выявляют среди основных доминантов приземных слоев как в городских (Нандзин, Пекин, Сеул), так и в естественных (пустыня в Кувейте) условиях [41, 78, 83]. Хорошо известные как основные компоненты аэрозольной микобиоты культивируемые роды грибов *Alternaria*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Cladosporium* и др. [84] при метагеномном подходе могут составлять не более 12% от общего числа маркерных нуклеотидных последовательностей [41]. Однако следует иметь в виду, что относительное содержание *Alternaria* в воздухе может сильно варьировать (от 10 до 40%) в зависимости от года как над сельской, так и над городской местностью [85]. В этой же работе установлена зависимость состава микобиома приповерхностных аэрозолей от типа и состояния растительности (влажности листьев). Некоторые статьи описывают довольно неожиданный (в смысле – сильно отличающийся от данных других исследований) состав микобиома. Так, показано, что последовательности рода *Candida* (Saccharomycetales / Saccharomycetes / Ascomycota) составляли 54% микобиома нижнего слоя тропосферы [81]. Что касается приземного слоя, то в той же работе [81] установлено, что микобиом состоял исключительно из аспергилл (*Aspergillus* / Aspergillaceae / Eurotiales / Eurotiomycetes / Ascomycota). Очевидно, что состав биоаэрозолей внутри помещений существенно зависит от состава воздуха приземных слоев атмосферы снаружи и это особенно касается микобиома, состав которого, как показано в проведенном в Корее исследовании воздуха внутри помещений детских садов, определялся составом биоаэрозоля вне помещений и практически не зависел

от активности людей [41]. Разнообразие микобиома внутри помещений может зависеть от загрязнения воздуха снаружи, как показано при исследовании в Пекине [74]. Как и в случае бактериобиома, состав микобиома может меняться в зависимости от конкретных метеорологических событий: так, после дождя над засушливой территорией Средиземноморья существенно повышалось содержание грибов класса Agaricomycetes/ Basidiomycota [86], которые после дождей выпускают огромное количество спор в воздух.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, микробиом биоаэрозоля представляет собой в высшей степени динамичную систему. Изменение состава и структуры микробиома зависит от огромного числа разных факторов, многие из которых опосредуют, маскируют, влияют на действия друг друга, так или иначе мешая установить

четкие пространственно-временные закономерности. Перенос микроорганизмов на большие расстояния воздушными течениями в верхних слоях тропосферы в конечном итоге оказывает серьезное влияние на состав низких слоев, с которыми непосредственно контактирует человек. Это может иметь большое значение с точки зрения способов распространения некоторых заболеваний и потенциального воздействия на здоровье человека, особенно в условиях роста народонаселения планеты и загрязнения окружающей среды. Поэтому настоятельную необходимость укрепления позиций России в плане научного изучения и мониторинга воздушного пространства, в частности, микробиологической составляющей биоаэрозолей, нельзя переоценить. ●

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-05-50032.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Jaenicke R. // Science. 2005. V. 308. P. 73.
- Moelling K., Broecker F. // J. Environ. Public Health. 2020. Art. 1646943.
- Jia Y., Chen Y., Yan P., Huang Q. // Aerosol Air Qual. Res. 2021. V. 21. Art. 200497.
- Naqvi H.R., Datta M., Mutreja G., Siddiqui M.A., Naqvi D.F., Naqvi A.R. // Environ. Pollut. 2021. V. 268. Art. 115691.
- Després V.R., Huffman A.J., Burrows S.M., Hoose C., Safatov A.S., Buryak G., Fröhlich-Nowoisky J., Elbert W., Andreae M.O., Pöschl U., et al. // Tellus Ser. B Chem. Phys. Meteorol. 2012. V. 64. Art. 15598.
- Douwes J., Thorne P., Pearce N., Heederik D. // Ann. Occup. Hyg. 2003. V. 47. P. 187–200.
- Peccia J., Hernandez M. // Atmos. Environ. 2006. V. 40. P. 3941–3961.
- Šantl-Temkiv T., Sikoparija B., Maki T., Carotenuto F., Amato P., Yao M., Morris C.E., Schnell R., Jaenicke R., Pöhlker C., et al. // Aerosol Sci. Technol. 2020. V. 54. P. 520–546.
- Matthias-Maser S., Jaenicke R. // Atmos. Environ. 2000. V. 34. P. 3805–3811.
- Morris C.E., Sands D.C., Bardin M., Jaenicke R., Vogel B., Leyronas C., Ariya P.A., Psenner R. // Biogeosci. Discuss. 2008. V. 5. P. 191–212.
- Brodie E.L., DeSantis T.Z., Parker J.P.M., Zubietta I.X., Piceno Y.M., Andersen G.L. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. P. 299–304.
- Xie W., Li Y., Bai W., Hou J., Ma T., Zeng X., Zhang L., An T. // Front. Environ. Sci. Eng. 2021. V. 15. Art. 44.
- Puspitasari F., Maki T., Shi G., Chen B., Kobayashi F., Hasegawa H., Iwasaka Y. // Air Quality, Atmosphere & Health. 2015. V. 9. P. 631–644.
- Safatov A., Agafonov A., Arshinov M., Baklanov A., Belan B., Buryak G., Fofonov A., Generalov M., Kozlov A., Lapteva N., et al. // Atmospheric and Oceanic Optics. 2018. V. 31. P. 519–531.
- Gong J., Qi J., E B., Yin Y., Gao D. // Environ. Pollut. 2020. V. 257. P. 113485.
- Li M., Qi J., Zhang H., Huang S., Li L., Gao D. // Sci. Total Environ. 2011. V. 409. P. 3812–3819.
- Park J., Tomoaki I., Masao N., Yamaguchi N. // Sci. Repts. 2016. V. 6. Art. 35706.
- Janyasuthiwong S., Rungratanaubon T., Saiohai T. // Int. J. Sci. Innov. Technol. 2021. V. 4. P. 41–49.
- Bragoszewska E., Mainka A., Pastuszka J.S. // Atmosphere. 2017. V. 8. Art. 239.
- Shaffer B.T., Lighthart B. // Microb. Ecol. 1997. V. 34. P. 167–177.
- Dong L., Qi J., Shao C., Zhong X., Gao D., Wan Cao W., Gao J., Bai R., Long G., Chu G. // Sci. Total Environ. 2016. V. 541. P. 1011–1018.
- Fahlgren C., Bratbak G., Sandaa R.-A., Thyrrhaug R., Zweifel U.L. // Aerobiologia. 2011. V. 27. P. 107–120.
- Андреева И.С., Сафатов А.С., Пучкова Л.И., Емельянова Е.К., Буряк Г.А., Терновой В.А. // Оптика атмосферы и океана. 2021. Т. 34. № 6. С. 408–413.
- Safatov A.S., Andreeva I.S., Buryak G.A., Olkin S.E., Reznikova I.K., Belan B.D., Panchenko M.V., Simonenkov D.V. // Atmosphere. 2022. V. 13. P. 651.
- Андреева И.С., Сафатов А.С., Пучкова Л.И., Емельянова Е.К., Буряк Г.А., Олькин Е.С., Резникова И.К., Охлопкова О.В. // Вестник Нижегородского государственного университета. 2019. № 2. С. 3–11.
- Shammi M., Rahman M.M., Tareq S.M. // Front. Environ. Sci. 2021. V. 9. Art. 328.
- Georgakopoulos D.G., Després V., Fröhlich-Nowoisky J., Psenner R., Ariya P.A., Pósfai M., Ahern H.E., Moffett B.F., Hill T.C.J. // Biogeosciences. 2009. V. 6. P. 721–737.
- Peccia J., Milton D.K., Reponen T., Hill J. // Environ. Sci. Technol. 2008. V. 42. P. 4631–4637.
- Deguillaume L., Leriche M., Amato P., Ariya P. A., Delort A.-M., Pöschl U., Chaumerliac N., Bauer H., Flossmann A.I., Morris C.E. // Biogeosci. Discuss. 2008. V. 5. P. 841–870.
- Christner B.C., Morris C.E., Foreman C.M., Cai R., Sands D.C. // Science. 2008. V. 319. P. 1214.
- Amato P., Menager M., Sanseime M., Laj P., Mailhot G., Delort A.M. // Atmos. Environ. 2005. V. 39. P. 4143–4153.
- Pratt K.A., DeMott P., French J., Wang Z., Westphal D.L., Heymsfield A.J., Twohy C.H., Prenni A.J., Prather K.A. // Nat. Geosci. 2009. V. 2. P. 398–401.
- Yoo K., Lee T.K., Choi E.J., Yang J., Shukla S.K., Hwang S.I., Park J. // J. Environ. Sci. 2017. V. 51. P. 234–247.
- Lierl M.B., Hornung R.W. // Ann. Allergy Asthma

- Immunol. 2003. V. 90. P. 28–33.
35. Dales R.E., Cakmak S., Burnett R.T., Judek S., Coates F., Brook J.R. // *Am. J. Respir. Crit. Care Med.* 2000. V. 162. P. 2087–2090.
36. Rosas I., Salinas E., Yela A., Calva E., Eslava C., Cravioto A. // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. V. 63. P. 4093–4095.
37. Henningson E.W., Ahlberg M.S. // *J. Aerosol Sci.* 1994. V. 25. P. 1459–1492.
38. Su X., Sutarlie L., Loh X.J. // *Chem. Asian. J.* 2020. V. 15. P. 4241–4255.
39. Lim J.H., Nam S.H., Kim J., Kim N.H., Park G.S., Maeng J.S., Yook S.J. // *J. Biomech. Eng.* 2022. V. 144. № 7. P. 071008. doi: 10.1115/1.4053504.
40. Garrido-Cardenas J.A., Manzano-Agugliaro F. // *Curr. Genet.* 2017. V. 63. P. 819–829.
41. Shin S.K., Kim J., Ha S.M., Oh H.S., Chun J., Sohn J., Yi H. // *PLoS One.* 2015. V. 10. Art. e0126960.
42. Marchesi J.R., Ravel J. // *Microbiome.* 2015. V. 3. Art. 31.
43. Hou J., Sievert S.M., Wang Y., Seewald J.S., Natarajan V.P., Wang F., Xiao X. // *Microbiome.* 2020. V. 8. Art. 102.
44. Osborne P., Hall L.J., Kronfeld-Schor N., Thybert D., Haerty W. // *Environmental Microbiome.* 2020. V. 15. Art. 20.
45. Bashir A.K., Wink L., Duller S., Schwendner P., Cockell C., Rettberg P., Mahnert A., Beblo-Vranesevic K., Bohmeier M., Rabbow E., et al. // *Microbiome.* 2021. V. 9. Art. 50.
46. Zhou X., Leite M.F.A., Zhang Z., Tian L., Chang J., Ma L., Li X., van Veen J.A., Tian C., Kuramae E.E. // *Environmental Microbiome.* 2021. V. 16. Art. 4.
47. Bowers R.M., McCubbin I.B., Hallar A.G., Fierer N. // *Atmos. Environ.* 2012. V. 50. P. 41–49.
48. Bowers R.M., Clements N., Emerson J.B., Wiedinmayer C., Hannigan M.P., Fierer N. // *Environ. Sci. Technol.* 2013. V. 47. P. 12097–12106.
49. Bertolini V., Gandolfi I., Ambrosini R., Bestetti G., Innocente E., Rampazzo G., Franzetti A. // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2013. V. 97. P. 6561–6570.
50. DeLeon-Rodriguez N., Latham T.L., Rodriguez-R L.M., Barazesh J.M., Anderson B.E., Beyersdorf A.J., Ziemba L.D., Bergin M., Nenes A., Konstantinidis K.T. // 2013. *PNAS.* V. 110. P. 2575–2580.
51. Serrano-Silva N., Calderon-Ezquerro M.C. // *Environ. Pollut.* 2018. V. 235. P. 20–29.
52. Mu F., Li Y., Lu R., Qi Y., Xie W., Bai W. // *Atmosph. Res.* 2020. V. 231. P. 104676.
53. Cao C., Jiang W., Wang B., Fang J., Lang J., Tian G., Jiang J., Zhu T. // *Environ. Sci. Technol.* 2014. V. 48. P. 1499–1507.
54. Xu J. // *Genome.* 2016. V. 59. P. 913–932.
55. Deiner K., Bik H.M., Machler E., Seymour M., Lacoursiere-Roussel A., Altermatt F., Creer S., Bista I., Lodge D.M., de Vere N., et al. // *Mol. Ecol.* 2017. V. 26. P. 5872–5895.
56. Luhung I., Uchida A., Lim S.B.Y., Gaultier N.E., Kee C., Lau K.J.X., Gusareva E.S., Heinle C.E., Wong A., Balakrishnan N.V., et al. *npj Biofilms Microbiomes.* 2021. V. 7. Art. 37.
57. Wang Z., Li J., Qian L., Liu L., Qian J., Lu B., Guo Z. // *J. Vis. Exp.* 2019. V. 143. Art. e58795.
58. Gusareva E.S., Gaultier N.P.E., Premkrishnan B.N.V., Kee C., Lim S.B.Y., Heinle C.E., Purbojati R.W., Nee A.P., Lohar S.R., Yanqing K., et al. // *Sci. Rep.* 2020. V. 10. P. 21515.
59. Fan X.-Y., Gao J.-F., Pan K.-L., Li D.-C., Dai H.-H., Li X. // *Environ. Pollut.* 2019. V. 251. P. 668–680.
60. Li W., Yang J., Zhang D., Li B., Wang E., Yuan H. // *Front. Microbiol.* 2018. V. 9. Art. 1741.
61. Ruiz-Gil T., Acuña J.J., Fujiyoshi S., Tanaka D., Noda J., Maruyama F., Jorquera M.A. // *Environ. Int.* 2020. V. 145. Art. 106156.
62. Tang K., Huang Z., Huang J., Maki T., Zhang Sh., Ma X., Shi J., Jianrong B., Zhou T., Wang G., et al. // *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions.* 2017. P. 1–41.
63. Pollegioni P., Mattioni C., Ristorini M., Occhiuto D., Canepari S., Korneykova M.V., Gavrichkova O. // *Atmosphere.* 2022. V. 13. Art. 224.
64. Els N., Greilinger M., Reisecker M., Tignat-Perrier R., Baumann-Stanzer K., Kasper-Giebl A., Sattler B., Larose C. // *Front. Microbiol.* 2020. V. 11. P. 980.
65. González-Martín C., Pérez-González C.J., González-Toril E., Expósito F.J., Aguilera Á., Díaz J.P. // *Front Microbiol.* 2021. V. 12. Art. 732961.
66. Yamaguchi N., Park J., Kodama M., Ichijo T., Baba T., Nasu M. // *Microb. Environ.* 2014. V. 29. P. 82–88.
67. De Deckker P., Munday C.I., Brocks J., O’Loingsigh T., Allison G.E., Hope J., Norman M., Stuu J., Tapper N., Kaars S.V.D. // *Aeolian Res.* 2014. V. 15. P. 133–149.
68. Maki T., Kobayashi F., Yamada M., Hasegawa H., Iwasaka Y. // *Aerobiologia.* 2013. V. 29. P. 341–354.
69. Maki T., Lee K.C., Kawai K., Onishi K., Hong C.S., Kurosaki Y., Shinoda M., Kai K., Iwasaka Y., Archer S.D.J., et al. // *J. Geophys. Res.: Atmospheres.* 2019. V. 124. P. 5579–5588.
70. Meola M., Lazzaro A., Zeyer J. // *Front. Microbiol.* 2015. V. 6. Art. 1454.
71. Jiang X., Wang C., Guo J., Hou J., Guo X., Zhang H., Tan J., Li M., Li X., Zhu H. // *Environ. Men. Sci. Technol.* 2022. V. 56. P. 9891–9902.
72. Maki T., Furumoto Sh., Asahi Yu., Lee K., Watanab K., Aoki K., Murakami M., Tajiri T., Hasegawa H., Mashio A., Iwasaka Y. // *Atmosph. Chem. Phys.* 2018. V. 18. P. 8155–8171.
73. Hiraoka S., Miyahara M., Fujii K., Machiyama A., Iwasaki W. // *Front. Microbiol.* 2017. V. 8. Art. 1506.
74. Zhou F., Ni M., Zhen Y., Su Y., W. Y., Zhu T., Shen F. // *J. Aerosol. Sci.* 2021. V. 156. Art. 105798.
75. Genitsaris S., Kormas K.A., Moustaka-Gouni M. // *Front Biosci.* 2011. V. 3. P. 772–787.
76. Trout-Haney J.V., Heindel R.C., Virginia R. A. // *Environ. Microbiol. Rep.* 2020. V. 12. P. 296–305.
77. Bowers R.M., Lauber C.L., Wiedinmyer C., Hamady M., Hallar A.G., Fall R., Knight R., Fierer N. // *Appl. Environ. Microbiol.* 2009. V. 75. P. 5121–5130.
78. Al Salameen F., Habibi N., Uddin S., Al Mataqi K., Kumar V., Al Doaj B., Al Amad S., Al Ali E., Shirshikhar F. // *PLoS One.* 2020. V. 15. Art. e0241283.
79. Hanson B., Zhou Y., Bautista E.J., Urch B., Speck M., Silverman F., Muilenberg M., Phipatanakul W., Weinstock G., Sodergren E., Gold D.R., Sordillo J.E. // *Environ. Sci. Process Impacts.* 2016. V. 18. P. 713–724.
80. Maki T., Chen B., Kai K., Kawai K., Fujita K., Ohara K., Kobayashi F., Davaanyam E., Noda J., Minamoto Y., Shi G., Hasegawa H., Iwasaka Y. // *Atmosph. Environ.* 2019a. V. 214. Art. 116848.
81. Rodó X., Curcoll R., Robinson M., Ballester J., Burns J.C., Cayan D.R., Lipkin W.I., Williams B.L., Couto-Rodriguez M., Nakamura Y., et al. // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2014. V. 111. P. 7952–7957.
82. Rosa L.H., Pinto O., Convey P., Carvalho-Silva M., Rosa C.A., Câmara P. // *Microb. Ecol.* 2021. V. 82. P. 165–172.
83. Yang T., Han Y.P., Li L., Liu J.X. // *Huan Jing Ke Xue.* 2019. V. 40. P. 1680–1687. [Article in Chinese]
84. Nageen Y., Asemoloye M.D., Pölme S., Wang X., Xu S., Ramteke P.W., Pecoraro L. // *BMC Microbiol.* 2021. V. 21. Art. 134.
85. Hanson M., Petch G.M., Ottosen T.-B., Skjøth C.A. // *Sci. Total Environ.* 2022. V. 830. Art. 154491
86. Tang K., Sánchez-Parra B., Yordanova P., Wehking J., Backes A.T., Pickersgill D.A., Maier S., Sciare J., Pöschl U., Weber B., Fröhlich-Nowoisky J. // *Biogeosciences.* 2022. V. 19. P. 71–91.