

Методика свертки данных для систем обнаружения вредоносных цветений водорослей

© А.А. Леонов,¹ А.Ю. Попик,¹ С.С. Вознесенский,¹ Т.Ю. Орлова²

¹Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН,
690041 Владивосток, Россия

²Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
690041 Владивосток, Россия
e-mail: andreileonov@inbox.ru

Поступило в Редакцию 10 октября 2025 г.

В окончательной редакции 16 декабря 2025 г.

Принято к публикации 3 февраля 2026 г.

Предложена методика свертки температурной кривой флуоресценции путем аппроксимации их аналитической функцией. Это позволило уменьшить объем информации без существенной потери ее качества, необходимой для сравнения и дальнейшего определения наличия или отсутствия в акватории конкретного доминирующего вида микроводорослей. Определены три характерных типа нормированных температурных кривых флуоресценции: с монотонным спадом, с локальным пиком и с плато интенсивности флуоресценции. Для аппроксимации использованы логистическая функция, функция Хуберта и функция „доза-ответ“, что позволило с высокой точностью (коэффициент детерминации стремится к единице) получить эталонные значения параметров температурных зависимостей максимума лазерно-индуцированной флуоресценции микроводорослей для 35 культур микроводорослей. Полученные параметры аппроксимации можно использовать для идентификации видов, включая потенциально токсичные, в автоматизированных системах мониторинга морских акваторий. Методика существенно сокращает объемы хранимых и обрабатываемых данных без значительной потери информативности, что важно для разработки автоматизированных алгоритмов раннего обнаружения вредоносных цветений фитопланктона.

Ключевые слова: микроводоросли, температурная кривая флуоресценции, аппроксимация, экологический мониторинг.

DOI: 10.61011/JTF.2026.06.63008.283-25

Введение

Одним из удобных инструментов для исследования состояния морских акваторий является флуоресцентный анализ состояния фитопланктона [1], в первую очередь, микроводорослей. Главными критериями исследования является определение видового состава и концентрации (биомасса или количество клеток) микроводорослей в акватории. Наиболее часто применяемым методом такого определения является изучение образцов воды под микроскопом. Тем не менее у данного метода есть серьезные недостатки, а именно необходимость отбора проб, высокие требования к подготовке исследователя, низкий потенциал автоматизации [2]. Для исследования распределения микроводорослей на больших площадях наибольшую эффективность имеют спутниковые системы измерения цветности моря, такие как MODIS [3,4] и MERIS [5,6], однако они ограничены при исследованиях в прибрежной зоне и в эстуариях, а также значительно зависят от погодных условий и времени суток. Анализ видового состава в приповерхностных слоях воды, где наблюдаются наибольшие скопления микроводорослей, может проводиться автоматизированными оптическими системами анализа флуоресцентного сигнала водорослей [7]. Такие системы, работающие непосредственно в

среде, практически не зависят от погодных условий, не требуют забора проб и могут осуществлять измерения непрерывно с заданными интервалами. В качестве флуоресцентных систем анализа можно выделить измерители переменной флуоресценции [8–10] и измерители спектров лазерно-индуцированной флуоресценции [10–12]. Форма лазерно-индуцированных спектров флуоресценции разных микроводорослей зависит от пигментного состава [7], а амплитуда сигнала связана с концентрацией пигментов и может изменяться в ответ на изменения в условиях окружающей среды [13].

В наших работах [14,15] для идентификации видов микроводорослей было предложено использовать температурную зависимость спектров флуоресценции (ТСФ) микроводорослей. Однако широкополосность получаемых спектров и исследуемый температурный диапазон определяют большие объемы получаемой исходной информации. Нами показано [15], что одним из способов снижения объемов информации без существенной потери информативности является использование зависимости максимальной интенсивности флуоресценции хлорофилла-а от температуры, называемой температурной кривой флуоресценции (ТКФ) [16,17]. Таким образом, для одной микроводоросли удается вместо ТСФ, которые состоят из 60 спектров по 1600 точек каждый,

использовать одну кривую, состоящую из 60 точек. Однако и в этом случае хранение банка ТКФ для большого числа микроводорослей требует значительных объемов памяти, а анализ может требовать значительных затрат времени и ресурсов.

Очевидно, что полностью решить задачу определения видового состава микроводорослей в пробе морской воды косвенным методом, каким является анализ температурных спектров лазерно-индуцированной флуоресценции (ЛИФ), не представляется возможным [18]. В то же время для ряда практических задач этого не требуется. Наибольшее практическое значение имеет задача определения наличия или отсутствия в акватории доминирующего вида микроводорослей, в первую очередь, потенциально токсичных в концентрации, превышение порога которой может запустить процесс массового цветения [13,19]. Для решения данной практической задачи возможно использование автоматизированных систем анализа, задача которых получение температурных спектров ЛИФ, их обработка и идентификация доминирующего вида на основе алгоритмов сравнения с эталонной информацией. На перспективность использования такой автоматизированной системы анализа для распознавания монокультур микроводорослей на основе ТСФ, например, указано в [20]. Как было сказано ранее, сложность алгоритмов, а также энергообеспечение измерительных систем существенно зависят от объемов обрабатываемой информации и ее качества. Снижение затрат на энергообеспечение измерительного оборудования не только позволяет продлить срок его автономной работы, но и позволяет снизить нагрузку на экологию [21].

Целью настоящей работы является исследование ТКФ и разработка метода их свертки для уменьшения объема информации без существенной потери ее качества, необходимой для сравнения и дальнейшего определения наличия или отсутствия в акватории конкретного доминирующего вида микроводорослей.

1. Материалы и методы

В настоящей работе исследованы параметры 35 культур микроводорослей, включая потенциально токсичные виды родов *Alexandrium* и *Pseudo-nitzschia*. Культуры были предоставлены морским биобанком Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (<https://marbank.dvo.ru/index.php/ru>). Для анализа использовались нормированные температурные кривые флуоресценции (НТКФ), полученные при линейном нагреве образцов. Температурные зависимости флуоресценции регистрировались с помощью лазерно-индуцированной флуоресценции. Образцы нагревались с постоянной скоростью, а интенсивность флуоресценции хлорофилла-а фиксировалась в диапазоне температур от 20 °С до 80 °С. Полученные данные нормировались

на среднее значение интенсивности флуоресценции для устранения влияния концентрации пигментов.

Все расчеты проводились в среде OriginPro. Перечень параметров НТКФ определялся по аппроксимационной аналитической функции. При этом параметры самой функции подбирались итерационным алгоритмом на основе метода нелинейного МНК (метод Левенберга–Марквардта). Оценка успешности аппроксимации и выбор наиболее подходящей аналитической функции производились с использованием коэффициента детерминации (R^2) [22].

Все представленные в работе культуры выращивали на среде $f/2$, приготовленной на основе фильтрованной и стерилизованной морской воды соленостью 32 ‰. Для экспериментов использовали культуры на стадии экспоненциального роста.

2. Результаты и обсуждение

Анализ характера НТКФ при линейном нагреве всех исследованных нами культур показал, что в процессе нагрева интенсивность флуоресценции существенно меняется в трех температурных диапазонах. Первый температурный диапазон до 40 °С, в котором клетка находится в своем нормальном состоянии и наблюдается высокий, практически постоянный, уровень флуоресценции. Вторым температурным диапазоном соответствует разрушению клеточных структур и гибели клеток, чему сопутствует резкий спад интенсивности флуоресценции исследованных образцов. При этом у большинства культур изменение флуоресцентного сигнала имеет монотонный характер, но в некоторых случаях у определенных микроводорослей наблюдается пик или плато флуоресценции в районе 45 °С – 50 °С. Третий температурный диапазон соотносится с неживыми клетками, когда происходит полное разрушение клеточных структур, денатурация белков, разрушение клеточных мембран и наблюдается стабильно низкая флуоресценция.

Таким образом, мы видим, что, с одной стороны, наблюдается различие конкретных форм НТКФ разных видов микроводорослей, а, с другой стороны, общность их характера. Это позволило нам поставить задачи представления НТКФ в виде аналитической функции и определения ее параметров, которые будут характеризовать и позволять классифицировать микроводоросли.

В настоящей работе благодаря описанным ранее особенностям изменения интенсивности флуоресценции в качестве основной для аппроксимации была выбрана и исследована логистическая функция [23,24]:

$$f_L = \frac{A_1 - A_2}{1 + \left(\frac{x}{x_0}\right)^p} + A_2, \quad (1)$$

где A_1 и A_2 являются максимальной и минимальной амплитудой флуоресцентного сигнала, x_0 — температура в точке перегиба кривой f_L , соответствует максимальной

Таблица 1. Параметры логистической функции для культур, успешно прошедших аппроксимацию

Культура	A_1	A_2	x_0	p	R^2
<i>Skeletonema sp</i> (MBRU_Skel22)	3.50	0.04	36.14	15.47	0.991
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (MBRU_PD17)	2.46	0.16	40.57	10.07	0.989
<i>Pseudo-nitzschia pungens</i> (MBRU_PPNDi_9_18)	2.47	0.11	41.28	10.29	0.989
<i>Pseudo-nitzschia multistriata</i> (MBRU_PMS-21)	2.45	0.11	41.75	13.42	0.998
<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i> (MBRU_PC19)	2.23	0.23	41.79	11.83	0.992
<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i> (MBRU_PC16)	2.27	0.20	41.89	12.16	0.993
<i>Pseudo-nitzschia hasleana</i> (MBRU_PH18)	2.34	0.10	42.40	11.29	0.997
<i>Skeletonema sp</i> (MBRU_SkPar310519)	2.40	0.14	42.51	15.64	0.982
<i>Pseudo-nitzschia pungens</i> (MBRU_PP21)	2.38	0.10	42.69	15.87	0.988
<i>Attheya usurensis</i> (MBRU_AU-01)	2.14	0.00	44.45	7.31	0.989
<i>Cylindrotheca closterium</i> (MBRU_Ccl-21)	2.34	0.03	44.68	12.60	0.998
<i>Phaeodactylum tricornutum</i> (MBRU_PT-85)	2.04	0.20	44.89	13.35	0.993
<i>Skeletonema menzeli</i> (MBRU_SM18)	2.01	0.13	47.16	10.99	0.998
<i>Picochlorum maculatum</i> (MBRU_NM-86)	1.99	0.06	47.68	8.11	0.998
<i>Heterosigma akashiwo</i> (MBRU_HAK17)	2.00	0.04	47.78	10.74	0.993

скорости изменения амплитуды, p — скорость изменения амплитуды в точке перегиба, x — температура.

Данной функцией успешно было аппроксимировано 15 НТКФ исследованных культур микроводорослей (табл. 1). Качество аппроксимации определялось по коэффициенту детерминации (R^2). Аппроксимация считалась успешной в том случае если R^2 принимает значение больше 0.98. Для примера на рис. 1 представлена НТКФ микроводоросли *Skeletonema menzeli* (MBRU_SM18) и ее аппроксимация логистической функцией.

Опираясь на параметр x_0 , можно видеть, что большинство исследованных микроводорослей имеют среднее значение температуры в пределах от 40 °С до 48 °С, при котором начинается разрушение клеточных структур и гибель клеток. Этот параметр может быть использован для оценки температурной стойкости микроводорослей. В табл. 1 видно, что микроводоросли *Pseudo-nitzschia* отличаются от других микроводорослей по параметру x_0 , поскольку его значение находится в пределах 40.5 °С – 42.7 °С, ниже чем у остальных.

Для ряда культур микроводорослей при исследовании НТКФ можно наблюдать появление локального пика интенсивности флуоресценции во втором диапазоне температур. В связи с этим аппроксимацию целесообразно проводить в виде суммы двух функций, одна из которых будет аппроксимировать наблюдаемый пик.

В настоящей работе для аппроксимации флуоресцентного пика была применена функция плотности вероятности логистического распределения или функция

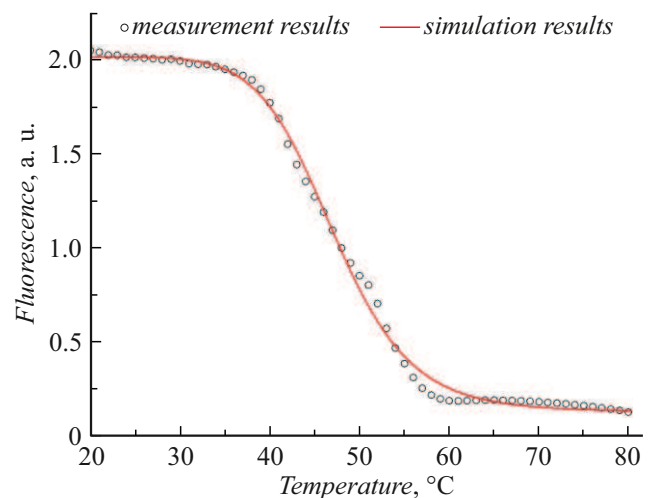


Рис. 1. Аппроксимация НТКФ *Skeletonema menzeli* (MBRU_SM18) логистической функцией.

Хуберта. Она связана с логистическим соотношением:

$$f_H = f'_L, \quad (2)$$

где f_H — функция Хуберта, f'_L — первая производная логистической функции. Функция Хуберта, которую мы использовали для аппроксимации локального пика флу-

Таблица 2. Параметры аппроксимации исследованных культур двумя функциями

Культура	A_1	A_2	x_0	p	A_0	x_c	w	A	R_2
<i>Thecadinium pseudokofoidii</i> (MBRU_Tk9)	2.54	0	35.16	2.91	0.02	53.96	2.95	1.21	0.99
<i>Pseudadenoides kofoidii</i> (MBRU_Aden3)	2.48	0	36.47	3.15	0.01	50.75	2.70	1.22	0.99
<i>Rhodomonas salina</i> (MBRU_CS-92)	1.85	0.13	40.28	6.35	0.03	51.82	3.75	1.04	0.99
<i>Dunaliella salina</i> (MBRU_DS-85)	1.55	0.49	40.89	25.48	0.05	49.84	1.68	0.72	0.98
<i>Dunaliella tertiolecta</i> (MBRU_DT-85)	2.08	0.24	41.15	17.26	0.00	48.75	1.92	0.71	0.99
<i>Prorocentrum cordatum</i> (MBRU_Pr_cor-17)	1.86	0.11	35.13	8.18	0.03	46.53	2.13	1.14	0.99
<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> (MBRU_Th-2015)	2.25	0.13	42.27	10.54	0.01	47.94	0.48	1.32	0.99
<i>Prorocentrum triestinum</i> (MBRU_PRTR17)	1.53	0.10	43.44	7.54	0.01	51.30	3.28	1.02	0.98
<i>Teleaulax amphioxeia</i>	1.82	0.14	43.65	7.91	0.01	48.95	2.71	0.93	0.99
<i>Alexandrium catenella</i> (MBRU_AL6)	1.59	-0.25	45.46	2.58	0.00	47.16	4.51	0.64	0.99
<i>Alexandrium catenella</i> (MBRU_AL14)	1.58	-0.24	46.04	2.85	0.02	47.60	2.99	0.53	0.99
<i>Tetraselmis striata</i> (MBRU_P-86)	1.96	0.03	46.17	18.94	0.00	51.80	2.73	0.73	0.99
<i>Alexandrium catenella</i> (MBRU_AL15)	1.59	0.00	46.97	4.33	0.02	46.10	4.86	0.77	0.99
<i>Alexandrium catenella</i> (MBRU_AL21)	1.7	-0.14	47.10	7.7	0.98	46.34	0.03	1.93	0.98
<i>Tetraselmis viridis</i> (MBRU_PV-85)	1.68	0.07	49.45	11.39	0.01	52.08	2.90	0.71	0.99
<i>Isohrysis galbana</i>	1.68	0.08	50.42	5.25	0.00	54.48	2.10	0.43	0.99
<i>Chlorella minutissima</i> (MBRU_CM-86)	1.55	0.07	51.45	9.41	0.01	58.54	2.68	0.78	0.98

оресценции в программе OriginPro, имеет вид

$$f_H = A_0 + \frac{4Ae^{-\frac{x-x_c}{w}}}{\left[1 + e^{-\frac{x-x_c}{w}}\right]^2}, \quad (3)$$

где A — амплитуда в максимуме локального пика, w — полуширина пика на полувысоте, x_c — температура максимальной амплитуды локального пика, x — температура, A_0 — амплитуда в минимуме локального пика.

Аппроксимация НТКФ с локальным пиком флуоресценции проводилась в два этапа. На первом этапе используется аппроксимация логистической функцией таким образом, чтобы иметь наибольшее совпадение на участках НТКФ без локального пика. Затем производится вычитание из исходной НТКФ полученной аналитической функции. После вычитания производится аппроксимация полученной разностной кривой функцией Хуберта. Конечным результатом аппроксимации является аналитическая функция в виде суммы двух функций:

$$y = f_L + f_H. \quad (4)$$

В качестве примера на рис. 2 представлены результаты аппроксимации НТКФ микроводоросли *Dunaliella tertiolecta* (MBRU_DT-85) логистической функцией (рис. 2,а) и функцией Хуберта (рис. 2,б), а на рис. 3 итоговая аппроксимация НТКФ *Dunaliella tertiolecta* (MBRU_DT-85) суммой двух функций.

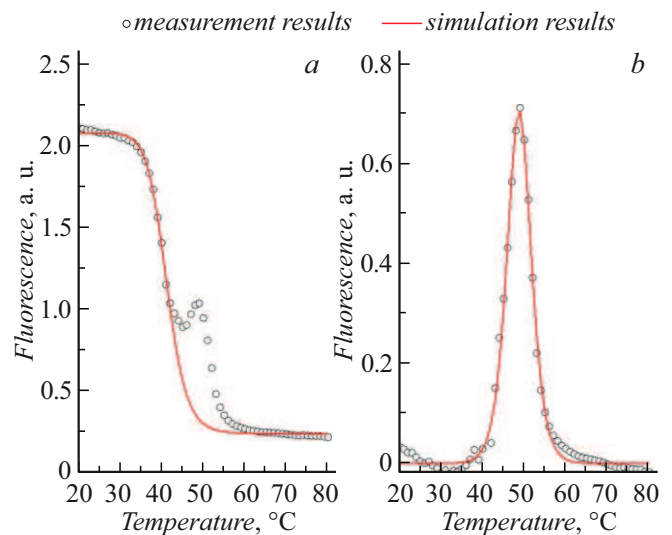


Рис. 2. Аппроксимация НТКФ микроводоросли *Dunaliella tertiolecta* (MBRU_DT-85) а — логистической функцией, б — функцией Хуберта.

При использовании двух функций было успешно аппроксимировано 17 НТКФ исследованных культур (табл. 2).

Для микроводорослей, представленных в табл. 2, наблюдается расширение изменения диапазона параметра

Таблица 3. Параметры исследованных культур функцией BiDoseResp

Культура	A_1	A_2	LOG_x01	LOG_x02	h_1	h_2	p	R^2
<i>Tetraselmis maculata</i> (MBRU_TM-93)	0.08	1.95	35.10	55.96	-0.25	-0.17	0.34	0.991
<i>Tetraselmis suecica</i> (MBRU_PS-93)	0.09	1.75	37.79	55.29	-0.34	-0.19	0.16	0.996
<i>Thalassiosira nordenskioldii</i> (MBRU_Tnor22)	0.01	2.59	23.72	41.06	-0.06	-0.36	0.65	0.999

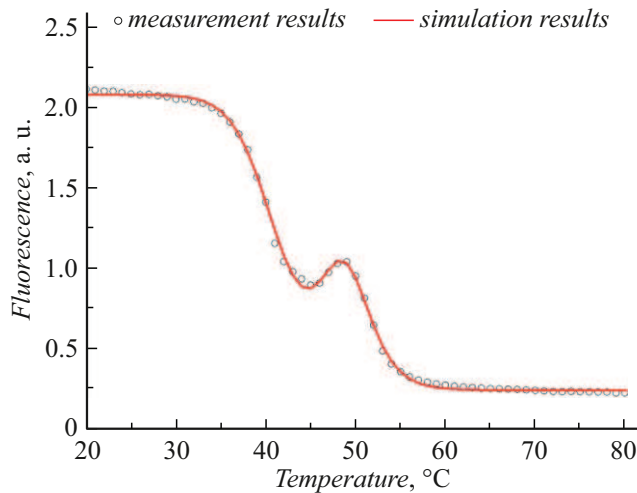


Рис. 3. Аппроксимация НТКФ *Dunaliella tertiolecta* (MBRU_DT-85) суммой двух функций.

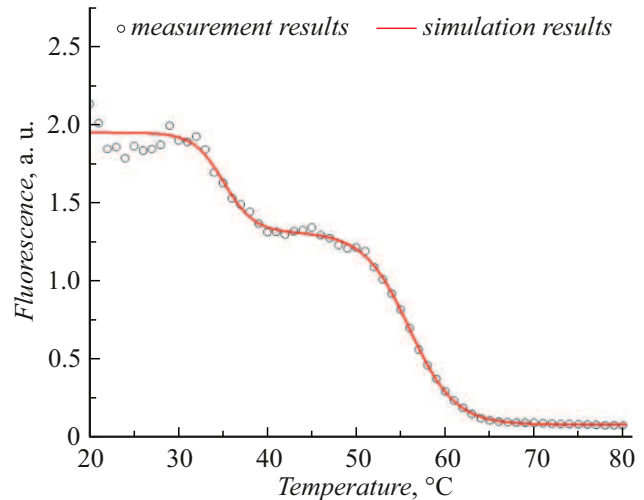


Рис. 4. Аппроксимация НТКФ *Tetraselmis maculata* (MBRU_TM-93) функцией BiDoseResp.

x_0 от 35 °С до 51.5 °С, и появляется дополнительный параметр x_c , который изменяется в диапазоне от 46 °С до 58.5 °С. При этом потенциально опасные микроводоросли *Alexandrium* имеют значение x_0 в пределах 45.46 °С – 47.15 °С и x_c в пределах 46.1 °С – 47.6 °С, что позволяет отделить их от других. Также видно, что микроводоросли, относящиеся к отделу зеленых водорослей, выделяются по параметру p . Это может быть использовано для отделения их от микроводорослей других отделов в случае аппроксимации двумя функциями.

Среди исследованных в настоящей работе микроводорослей существуют культуры, у НТКФ которых во втором диапазоне температур от 40 °С до 50 °С наблюдается не пик, а горизонтальное плато амплитуды флуоресценции. Для таких НТКФ аппроксимация проводилась функцией Biphasic Dose Response Function (BiDoseResp) [25]:

$$f_{BDR} = A_1 + (A_2 - A_1) \left[\frac{p}{1 + 10^{h_1(\log_x(01) - x)}} + \frac{1 - p}{1 + 10^{h_2(\log_x(02) - x)}} \right], \quad (5)$$

где A_1 и A_2 являются амплитудой третьего и первого диапазона соответственно, h_1 и h_2 — параметр, который определяет скорость изменения амплитуды между

диапазонами, p — коэффициент пропорциональности, который определяет амплитуду на втором диапазоне, x — температура.

Для примера на рис. 4 представлена НТКФ микроводоросли *Tetraselmis maculata* (MBRU_TM-93) и ее аппроксимация функцией BiDoseResp.

Данной функцией успешно было аппроксимировано 3 НТКФ исследованных культур (табл. 3).

Для демонстрации возможности использования полученных параметров в дальнейшей работе, направленной на идентификацию микроводорослей флуоресцентными методами, нами проведен статистический анализ аналитических функций, полученных для НТКФ, измеренных в ряде проведенных нами экспериментов. В табл. 4 указаны средние значения параметров функций аппроксимации \bar{P} , их стандартное отклонение σ и коэффициент вариации c_V . Видно, что для микроводоросли *A. catenella* наблюдается значительный разброс параметров, однако x_c и x_0 , связанные с характерными температурами, остаются достаточно стабильными. Большой разброс параметров скорее всего вызван условиями экспериментов, которые проводились в накопительной культуре в течение долгого времени. Микроводоросль *P. cordatum* показала значительную стабильность в большинстве параметров, как и микроводоросль *P. multistriata*.

Таблица 4. Параметры функций аппроксимации, полученные на основе измерений независимых образцов

№	Alexandrium catenella (MBRU_AL21)			Prorocentrum cordatum (MBRU_Pr_cor-17)			Pseudo-nitzschia multistriata (MBRU_PMS-21)		
	30			12			12		
	\bar{P}	σ	c_V	\bar{P}	σ	c_V	\bar{P}	σ	c_V
A_1	1.70	0.31	0.18	1.86	0.04	0.03	2.44	0.10	0.04
A_2	-0.14	0.28	-2.02	0.11	0.06	0.55	0.11	0.04	0.38
x_0	47.1	9.08	0.19	35.13	0.48	0.01	41.81	0.47	0.01
p	7.7	5.88	0.76	8.18	0.76	0.09	13.30	0.62	0.05
A_0	0.03	0.05	1.48	0.03	0.04	1.41			
x_c	46.34	2.39	0.05	46.53	0.63	0.01			
w	1.946	1.94	1.00	2.13	2.86	1.34			
A	0.98	0.54	0.55	1.14	0.08	0.06			

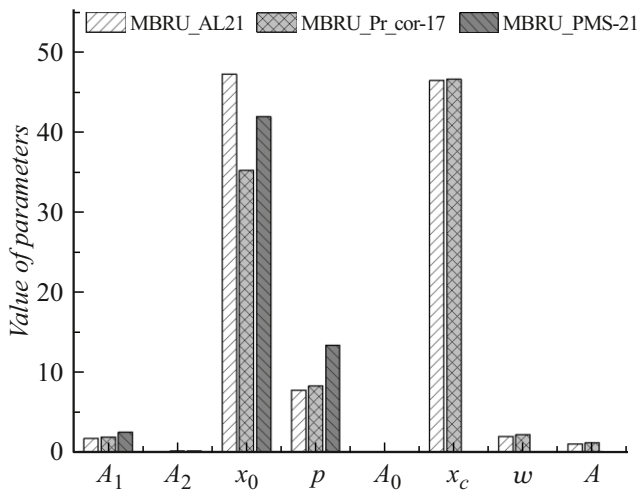


Рис. 5. Сравнение параметров аппроксимации для трех потенциально опасных культур.

На рис. 5 продемонстрированы параметры аппроксимации исследованных микроводорослей.

На графике рис. 5 отчетливо наблюдается различие между микроводорослями, которое проявляется, в частности, в отсутствии у *P. multistriata* локального пика флуоресценции ($x_c = 0, A = 0$), а для микроводорослей *A. catenella* и *P. cordatum* наблюдается значительная разница в параметре x_0 (около 30%).

Заключение

Результаты исследований, приведенных в работе, показали, что НТКФ различных видов и штаммов микроводорослей демонстрируют общие закономерности. Для всех микроводорослей характерны три температурных диапазона со специфическим характером интенсивно-

сти флуоресценции: когда клетка находится в своем нормальном состоянии, когда начинается разрушение клеточных структур и гибель клетки, и когда в неживой клетке происходит полное разрушение клеточных структур. Для аппроксимации кривых были успешно применены логистическая функция, функция Хуберта и функция BiDoseResp.

Логистическая функция оказалась эффективной для описания 15 НТКФ с монотонным спадом флуоресценции, тогда как комбинация логистической функции и функции Хуберта может быть использована для большинства кривых, в том числе и для НТКФ с локальным пиком во втором температурном диапазоне. Три микроводоросли показали оригинальную форму НТКФ с плато интенсивности флуоресценции во втором диапазоне температур, поэтому для их аппроксимации применялась функция BiDoseResp. Качество аппроксимации оценивалось по коэффициенту детерминации R^2 , который в большинстве случаев приближался к единице, подтверждая высокую точность предложенных моделей.

Полученные модели аналитических функций имеют практическое значение и могут быть использованы в алгоритмах идентификации микроводорослей, в том числе потенциально токсичных видов, в морских акваториях. Методика позволяет сократить объемы обрабатываемых данных в семь раз: с 60 точек до 8 параметров, в случае НТКФ с локальным пиком. Аппроксимация измеренных НТКФ аналитическими функциями позволяет избежать ошибок при идентификации микроводорослей, вызванных, например, случайными выбросами в дискретных наборах данных.

Финансирование работы

Все спектроскопические и флуориметрические исследования выполнены при поддержке Российского науч-

ного фонда в рамках программы „Оптические методы обнаружения зарождения и распространения вредоносных цветений микроводорослей и идентификации видов токсичных микроводорослей в морских акваториях“ [грант № 23-77-00004]. Работа по культивированию и исследованию физиологического состояния микроводорослей выполнена при поддержке Федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды [грант № 169-15-2023-002]. Методика аппроксимации нормированных температурных кривых флуоресценции микроводорослей аналитическими функциями разработана в рамках государственного задания ИАПУ ДВО РАН (тема № FWW-2021-0001)

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Список литературы

- [1] C. Zeng, T. Zeng, A.M. Fischer, H. Xu. *Remote Sens.*, **9** (3), 210, (2017). DOI: 10.3390/rs9030210
- [2] H.M. Sosik, R.J. Olson. *Limnology and Oceanography: Methods.*, **5** (6), 204(2007).
- [3] E.A. Gokul, D.E. Raitos, J.A. Gittings, A. Alkawri, I. Hoteit. *PLoS One.*, **14** (4), 1 (2019). DOI: 10.1371/journal.pone.0215463
- [4] Q. Zheng, V.V. Klemas. *Coastal Ocean Environment*, 1–9, (2017).
- [5] Y. Li, R.P. Stumpf, D.J. McGillicuddy, R. He. *Harmful Algae*, **99**, 101927 (2020). DOI: 10.1016/j.hal.2020.101927
- [6] V. Martinez-Vicente, A. Kurekin, C. Sa, V. Brotas, A. Amorim, V. Veloso, J. Lin, P.I. Miller. *Front. Mar. Sci.*, **7**, 1 (2020). DOI: 10.3389/fmars.2020.582960
- [7] H.L. MacIntyre, E. Lawrenz, T.L. Richardson. *Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications* (Springer Netherlands, Dordrecht, 2010), p. 129–169. DOI: 10.1007/978-90-481-9268-7_7
- [8] R. Röttgers. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers.*, **54** (3), 437 (2007). DOI: 10.1016/j.dsr.2006.12.007
- [9] R. Bhagooli, S. Mattan-Moorgawa, D. Kaulysing, Y.D. Louis, A. Gopeechund, S. Ramah et al. *Marine Pollution Bulletin*, **165**, 112059 (2021). DOI: 10.1016/j.marpolbul.2021.112059
- [10] Y. Huot, M. Babin. *Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications* (Springer Netherlands, Dordrecht, 2010), p. 31–74. DOI: 10.1007/978-90-481-9268-7_3
- [11] A. Chekalyuk, M. Hafez. *Optics Express*, **21** (12), 14181 (2013). DOI: 10.1364/OE.21.014181
- [12] С.С. Вознесенский, Е.Л. Гамаюнов, А.Ю. Попик, А.А. Коротенко. *Приборы и техника эксперимента*, **3**, 97 (2014). DOI: 10.7868/S0032816214020220
- [13] D.M. Anderson. *Encycl. Ocean Sci.*, **309** (2019). DOI: 10.1016/B978-0-12-409548-9.11468-X
- [14] A.Y. Popik, E.L. Gamayunov, S.S. Voznesenskiy, Z.M. Markina, T.Y. Orlova. *Algal Res.*, **64**, 102662 (2022). DOI: <https://doi.org/10.1016/j.algal.2022.102662>
- [15] A. Popik, S. Voznesenskiy, T. Dunkai, E. Gamayunov, T. Orlova, A. Leonov, A. Zinov. *Bull. Russ. Acad. Sci. Phys.*, **88** (3), S399 (2024). DOI: 10.1134/S1062873824709917
- [16] J. Nauš, R. Kuropatwa, T. Klinkovský, P. Ilík, J. Lattová, Z. Pavlová. *Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.*, **1101** (3), 359 (1992). DOI: 10.1016/0005-2728(92)90093-H
- [17] Е. Кузнецова. *Лесной вестник*, **3**, 141 (2005).
- [18] M. Sa, N. Ferrer-Ledo, F. Gao, C.G. Bertinetto, J. Jansen, J.G. Crespo, R.H. Wijffels, M. Barbosa, C.F. Galinha. *Microb. Biotechnol.*, **15** (6), 1824 (2022). DOI: 10.1111/1751-7915.14013
- [19] S.B. Watson, B.A. Whitton, S.N. Higgins, H.W. Paerl, B.W. Brooks, J.D. Wehr. *Harmful Algal Blooms* (Elsevier Inc., 2015)
- [20] А.Ю. Попик, Е.Л. Гамаюнов, С.С. Вознесенский. *ОАО*, **12** (36), 1020 (2023). DOI: 10.15372/AOO20231209
- [21] A. Paziienza, G. Baselli, D.C. Vinci, M.V. Trussoni. *Innov. Syst. Softw. Eng.*, **20** (3), 347 (2024). DOI: 10.1007/s11334-023-00548-9
- [22] D. Chicco, M.J. Warrens, G. Jurman. *Peerj Computer Sci.*, **1**, (2021). DOI: 10.7717/peerj-cs.623
- [23] S. Domínguez-Almendros, N. Benítez-Parejo, A.R. Gonzalez-Ramirez. *Allergol. Immunopathol. (Madr.)*, **39** (5), 295 (2011). DOI: 10.1016/j.aller.2011.05.002
- [24] M.C. Guerrero, J.S. Parada, H.E. Espitia. *Heliyon*, **7** (6), e07258 (2021). DOI: 10.1016/j.heliyon.2021.e07258
- [25] B.B. He, T. Zhou, X.L. Bu, J.Y. Weng, J. Xu, S. Lin, J.T. Zheng, Y.L. Zhao, M.J. Xu. *ACS Catalysis.*, **9** (6), 5391 (2019). DOI: 10.1021/acscatal.9b01034