

УДК 51-76;57.087

МОДЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СОСТОЯНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ПО ДАННЫМ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ ЗАПАДНОКАМЧАТСКОГО ШЕЛЬФА

© 2021 г. С. Я. Пак¹, *, А. И. Абакумов¹, М. А. Морозов¹

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

*e-mail: packsa@iacp.dvo.ru

Поступила в редакцию 29.11.2019 г.

После доработки 27.01.2020 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

На основе математической модели функционирования фитопланктона в толще воды предложен и апробирован метод оценки интегральной биомассы микроводорослей под единицей площади. Модель верифицирована на данных, полученных в экспедиционных исследованиях. Метод распространен на большие территории (акватории) посредством использования результатов дистанционного зондирования. По спутниковым данным проведено сравнение обилия фитопланктона в районе западнокамчатского шельфа в холодный и теплый годы. Установлено, что в северной части шельфа общая биомасса фитопланктона в холодном 2016 г. в целом была выше, чем в теплом 2015 г. Расчеты, подтвержденные литературными данными, показывают, что причиной этого может быть динамика видовой структуры фитопланктона.

Ключевые слова: фитопланктон, биомасса, математическая модель, спутник, дистанционное зондирование

DOI: 10.31857/S013434752102008X

Разработка и усовершенствование методов дистанционного зондирования земной поверхности в настоящее время позволяют получать информацию о ключевых показателях экологической обстановки на больших акваториях. В частности, по распределению хлорофилла можно судить об обилии биомассы фитопланктона (SCOR-UNESCO..., 1966; Елизарова, 1993), который является базовым звеном трофической цепи водной экосистемы и определяет ее продукционный потенциал. Существенным ограничением применения методов дистанционного зондирования при оценке биоресурсов водного объекта является доступность только верхнего слоя для спутниковых наблюдений. Доля биомассы фитопланктона, сосредоточенная в подповерхностном слое и ниже, может значимо влиять на картину его количественного распределения. Таким образом, возникает задача реконструирования биомассы фитопланктона, сосредоточенной ниже поверхностного слоя. На сегодняшний день имеется несколько подходов к ее решению, сочетающих использование спутниковой информации, контактных данных и методов математического моделирования (Uitz et al., 2006; Hu et al., 2018; Sammartino et al., 2018).

Для преодоления существенной дискретности в пространстве и во времени, неизбежной для информации, полученной в экспедициях, применяются методы аппроксимации и статистического анализа. При условии ранжирования организмов фитопланктона по размеру статистический анализ используется в методах современной хроматографии (Hu et al., 2018). Это позволяет применять доступную спутниковую информацию о цветности океана для реконструирования той части биомассы фитопланктона, которая сосредоточена ниже поверхностного слоя. Помимо традиционно используемых аппроксимационных и статистических методов применяются искусственные нейронные сети (Sammartino et al., 2018). Многочисленные результаты анализа контактных проб в этом случае используются для обучения и тестирования сети, а дистанционные данные – в качестве входных параметров.

Наиболее перспективным представляется сочетание модельных методов (Klausmeier, Litchman, 2001; Ryabov et al., 2010; Абакумов, Пак, 2016), контактных данных, полученных *in situ*, и съемок из космоса. Настоящее исследование посвящено разработке практических подходов к реконструированию интегральной биомассы фитопланктона в пределах заданного водного объекта,

Таблица 1. Основные использованные параметры

Параметр	Обозначение	Единица измерения	Численное значение
Максимально возможная скорость роста	μ_0	1/сут	0.3212
Константы полунасыщения для минеральных веществ	z_0	г/м ³	0.05
для освещенности	I_0	Е/(м ² сут)	57.8005
Оптимальная для роста фитопланктона температура	θ_0	°С	5.5723
Масштабирующий коэффициент	θ_1	°С	5.0

а также ее распределения по наблюдаемой площади, включая суммарный объем, сосредоточенный в толще воды, с учетом видового состава, характерного для данной акватории.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Динамические модели функционирования фитопланктона в вертикальном объеме воды обычно строятся на сепарации изменения биомассы на процессы роста и элиминации. Более подробный анализ распределения концентрации микроводорослей по глубине x дополнительно может включать описание их пассивного и активного перемещения (Klausmeier, Litchman, 2001). Большинство динамических моделей, имитирующих колебание биомассы во времени, включают коэффициент роста удельной концентрации организмов, долю элиминации и некоторое передвижение.

Функция удельной скорости роста микроорганизмов строится на основе гипотезы о независимости влияющих факторов:

$$\mu(z, I, \theta) = \mu_0 \mu_z(z) \mu_I(I) \mu_\theta(\theta),$$

где μ_0 – видоспецифическая константа, выражающая максимально возможную скорость роста. Функция $\mu_z(z) = z/(z_0 + z)$ описывает зависимость скорости роста от концентрации минеральных веществ z классической гиперболой Михаэлиса–Ментен (Monod, 1949). Зависимость скорости роста от освещенности I принята в аналогичном виде: $\mu_I(I) = I/(I_0 + I)$ (Jørgensen, 1980). Параметры z_0 и I_0 представляют константы полунасыщения соответственно по минеральному питанию и освещенности. Регуляторная роль температуры θ описана функцией

$$\mu_\theta(\theta) = \frac{\theta_1^2}{(\theta - \theta_{opt})^2 + \theta_1^2}.$$

Здесь θ_{opt} – оптимальная температура для размножения микроводорослей температура; θ_1 – масштабирующий коэффициент, контролирующий поведение функции $\mu_\theta(\theta)$ при отклонении температуры от оптимальной (см. табл. 1).

При разработке модели, пригодной для анализа данных дистанционного зондирования, целесообразен переход от динамической к стационарной модели при одновременном агрегировании таких процессов, как таксис, перемешивание и рециклинг. Предполагается, что соответствующие показатели учтены в коэффициентах роста, удаления из системы и пассивного перемещения. Подробные сведения о данной стратегии моделирования опубликованы ранее (см.: Abakumov et al., 2015; Абакумов, Пак, 2016).

Модель, которая предлагается для расчета интегральной массы хлорофилла во всем фотическом слое, включая подповерхностный слой и глубже вплоть до нижней границы фотосинтетической зоны, основана на концепции функции адаптивности. Эта функция возникла по аналогии с функцией приспособленности в моделях популяционной динамики, восходящей к идеям популяционной генетики (Динамическая теория..., 1974; Пак, Abakumov, 2019). Распределение температуры по глубине задается кусочно-линейной функцией, аналогично использованной для Японского моря (Abakumov et al., 2015).

В данном случае мы располагали достаточно представительными материалами контактных исследований участка Охотского моря в районе западнокамчатского шельфа (Мониторинг состояния..., 2015). Участок площадью 37 тыс. км² размещался в квадрате с 51° по 59° с.ш. и со 150° по 160° в.д. Проведено 75 донных тралений; выполнены гидрологические и ихтиопланктонные съемки. На 28 из 75 станций были проведены комплексные экологические исследования, в том числе определена концентрация биогенных соединений на четырех горизонтах: на поверхности, на глубинах 20 и 50 м, а также у дна. Наличие четырех измерений в одной пространственной точке позволяет аппроксимировать распределение биогенов в данной точке с помощью кубического сплайна; это избавляет от необходимости включать в состав основной модельной системы уравнение, описывающее изменение концентрации минерального питания с глубиной. Ранее были опубликованы результаты определения *in situ* ко-

личества нитритов, нитратов и аммонийных веществ (Мониторинг состояния..., 2015), которые, согласно общепринятым представлениям (Овчинникова и др., 2012), являются неорганическими формами азота, лимитирующими морской фитопланктон.

Исходной численностью фитопланктона y считается его поверхностная концентрация y_0 . Таким образом, модель, использованная для расчета интегральной биомассы фитопланктона в районе западнокамчатского шельфа, имеет вид:

$$\frac{dy}{dx} = \left[\frac{d\mu}{dx} - e(y) \right] y_0, \quad \frac{dI}{dx} = -k(y, z) I. \quad (1)$$

Модель представляет собой систему дифференциальных уравнений, для которой в качестве начальных данных используется спутниковая информация о поверхностных значениях хлорофилла, температуры воды и фотосинтетически активной радиации (ФАР).

Для оценки интегральной биомассы фитопланктона на участке моря с координатами 51° – 59° N и 150° – 160° E использовали данные дистанционного зондирования, полученные в мае–октябре 2015 и 2016 гг. В остальные месяцы года Охотское море полностью или частично покрыто льдом, что значительно снижает информативность спутниковой съемки. На обозначенный участок наносили равномерную сетку с километровым разрешением, в узлах которой регистрировали дистанционные значения хлорофилла, температуры воды и ФАР в поверхностном водном слое. Затем соответствующую информацию преобразовывали в числовые массивы с помощью специального программного обеспечения – средства визуализации Glance, разработанного Центром коллективного пользования регионального спутникового мониторинга окружающей среды Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН (Морозов, Фомин, 2004).

Для численного решения системы (1) на каждом узле нанесенной на участок сетки необходимо обозначить глубину. Для подготовки соответствующих данных растровое изображение карты глубин с известным масштабом (Hirt, Rexer, 2015) с помощью пакета Vextractor (<http://www.vextractor.com>) было преобразовано в векторный вид, после этого вручную выполнены отбор и маркировка изолиний глубин с одновременной правкой и коррекцией дефектов, неизбежно возникающих в процессе автоматической векторизации. Построенные изолинии были сохранены в текстовом формате, пригодном для импорта в программу Surfer, а затем преобразованы в регулярную сетку при помощи программы Surfer 14 (Golden Software <http://www.goldensoftware.com>) методом триангуляции с линейной интерполяцией.

Значения основных параметров уравнений определяются в процессе верификации в соответствии с результатами полученных контактных измерений (Мониторинг состояния..., 2015). Соответствующий алгоритм описан ранее (Абакумов и др., 2019). Полученные значения параметров приведены в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для каждого полугодического периода (май–октябрь 2015 и 2016 гг.) с применением дистанционных методов были получены среднемесячные показатели состояния поверхностного слоя в исследуемом районе. Результаты расчетов интегральной массы хлорофилла во всем вертикальном объеме, соответствующем рельефу дна и толщине фотического слоя, представлены на рис. 1. Строго говоря, информации о концентрации хлорофилла a , который является одним из пигментов в составе фитопланктона, недостаточно для оценки его биомассы. Однако большинство авторов отмечают положительную корреляцию между содержанием хлорофилла a и биомассой фитопланктона (SCOR-UNESCO..., 1966; Елизарова, 1993). Это дает основание считать, что пространственное распределение видимого спутником пигмента соответствует распределению фитопланктона.

Разброс среднемесячных значений температуры в одинаковые периоды двух лет, очевидно, обусловлен степенью суровости зим (Лучин, Круц, 2016). Что касается поверхностной концентрации хлорофилла, то различия могут быть связаны как со снижением темпов его репродукции, так и с сосредоточением основной биомассы фитопланктона на глубинах с наиболее благоприятным для большинства видов температурным режимом. В этом случае регистрируемая концентрация хлорофилла может быть снижена, поскольку подповерхностные слои недостижимы для спутникового сигнала. Средние показатели ФАР в 2015 и 2016 гг. существенно не различались.

ОБСУЖДЕНИЕ

Чтобы оценить, насколько полученные результаты адекватны реальной ситуации, рассмотрим результаты биологических исследований в данном регионе. Основной вклад в формирование численности фитопланктона вносят диатомовые водоросли (Мониторинг состояния..., 2015), большинство из них являются холодолюбивыми (Жизнь растений..., 1974; Mock, Junge, 2007). Второе место по численности занимают динофитовые водоросли. Основную долю биомассы диатомовых, удельное суммарное значение которой составляет 70.5 мг/м^3 , формируют такие виды, как *Chaetoceros pseudocrinitus* (15.8 мг/м^3),

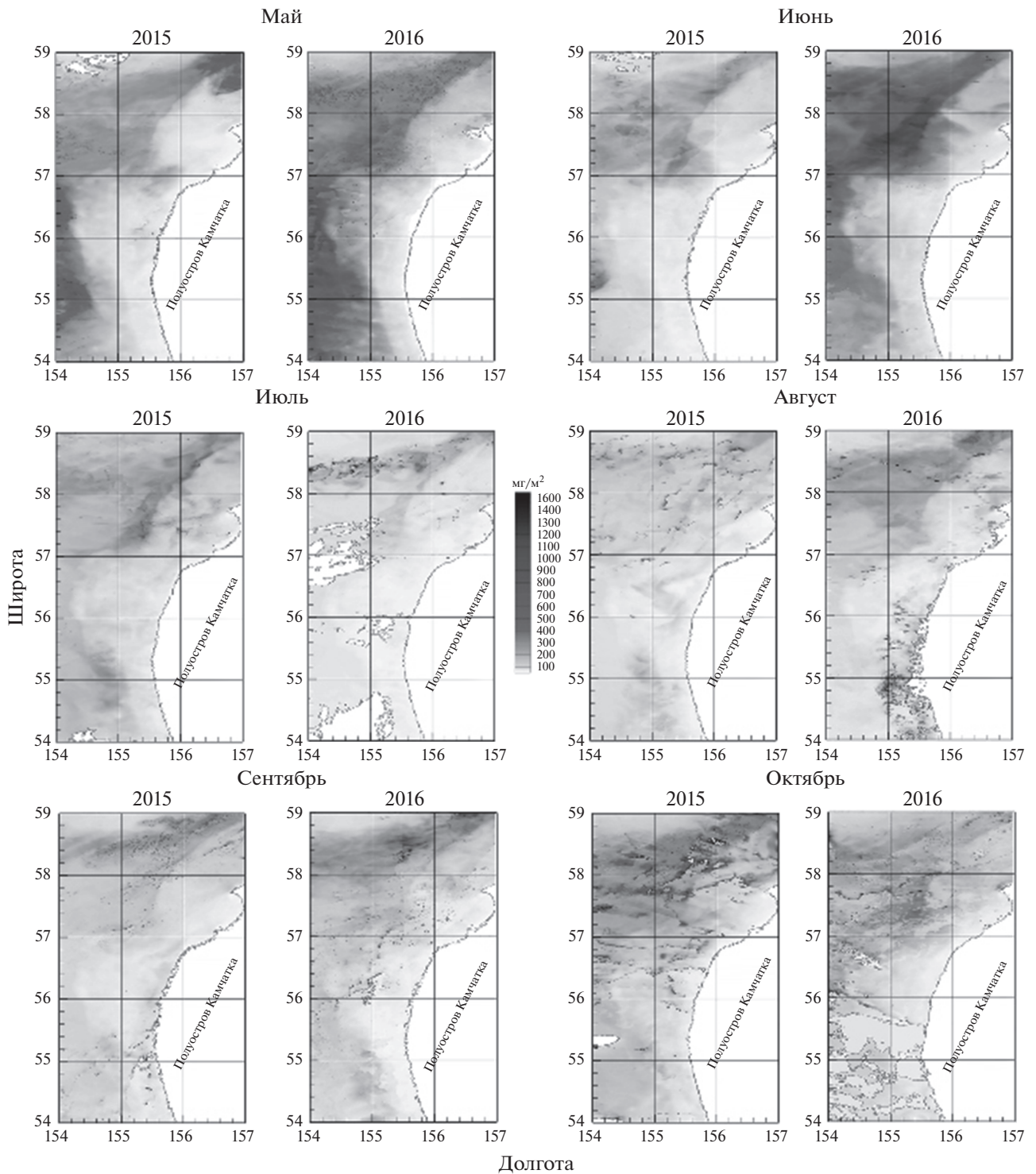


Рис. 1. Сравнительное пространственное распределение интегральной массы хлорофилла *a* с мая по октябрь в 2015 и 2016 гг.

C. compressus (13.4 мг/м³), *C. mitra* (13.4 мг/м³) и *C. decipiens* (6.1 мг/м³) (Мониторинг состояния..., 2015). Доля остальных видов (около 36 таксонов этой группы микроводорослей) значительно меньше. Род *Chaetoceros* подробно описан в работах Ор-

ловой с соавторами (Орлова и др., 2003; Шевченко, Орлова, 2003). Согласно инвентаризации флоры дальневосточных морей, три из четырех ведущих по численности и биомассе видов рода *Chaetoceros* (*C. pseudocrinitus*, *C. compressus*, *C. decipiens*) входят

в состав холодноводного комплекса, при этом *C. compressus* присутствует и в тепловодном комплексе, что можно объяснить его широким диапазоном толерантности. *C. pseudocrinitus* предпочитает низкую, вплоть до отрицательной, температуру и является одним из видов диатомовых водорослей, вызывающих зимнее подледное “цветение” фитопланктона при температуре от -0.2 до -1.8°C (Коновалова и др., 1989). Четвертый по обилию вид *C. mitra* также участвует в подледном “цветении” диатомей в дальневосточных морях и активно размножается при температуре от 1.5 до 8°C (Коновалова и др., 1989). Этот вид отнесен к холодноводным океаническим формам (Гайл, 1963; Гладышев и др., 2018). Удельная биомасса *C. mitra* меньше таковой основных видов диатомовых водорослей, что свидетельствует о средней температуре воды, приближенной к нижней границе интервала толерантности этого вида.

Преобладание видов рода *Chaetoceros* в средне-многолетней динамике таксономического состава фитопланктона у западного побережья Камчатки подтверждено результатами, полученными Лепской с соавторами (Лепская и др., 2009; Лепская, 2015). Доминирующим по численности в летний период был вид *C. furcellatus*, плотность которого была высокой в поверхностном слое, в слое скачка и в придонном слое. Этот вид традиционно отнесен к северным холоднолюбивым формам (Расс, 1959; Нор et al., 2002), развитие которых проходит при температуре от -1.35 до $+9^{\circ}\text{C}$ при максимальной скорости роста при температуре 0.5 – 5°C (Raymont, 1980; Huseby et al., 2013).

Среди диатомей, не относящихся к роду *Chaetoceros*, был обилён по биомассе вид *Coscinodiscus oculus-iridi* (см.: Гайл, 1963), также отнесенный к холодноводным формам. Высокой биомассы и численности достигала *Paralia sulcata* (см.: Hobson, McQuoid, 1997); температура $7 \pm 1^{\circ}\text{C}$ является оптимальной для размножения этого вида (Zong, 1997; Gebühr et al., 2009). По численности преобладала также *Skeletonema costatum* (см.: Cleve, 1873), температурный оптимум которой составляет 16 – 26°C при минимальной нижней границе 6°C (Werner, 1977). Косвенное подтверждение того, что *S. costatum* не вполне приспособлена к температурным условиям исследованного района, — почти нулевые значения биомассы этого вида (Мониторинг состояния..., 2015).

Вторая группа видов, формировавших биомассу фитопланктона в данном районе, была представлена динофлагеллятами. Наибольший вклад в биомассу динофитовых вносили такие динофитозидиевые водоросли, как *Dinophysis acuminata*, *D. acuta* и *D. norvegica* (Мониторинг состояния..., 2015). Обнаруженные виды перидиней характерны для холодных морей и лиманов. Температура, при которой происходит их активное размноже-

ние, варьирует от 10 до 12°C . Еще два сравнительно многочисленных вида — *Protoperdinium pallidum* и *P. pellucidum* — распространены в холодных, умеренных и теплых морях (Коновалова, 2004).

Из наиболее редко встречающихся микроводорослей можно отметить факультативный (обитающий в нестабильных холодных условиях) *Psychrobacter okhotskensis* (см.: Yumoto et al., 2003), выделенный из состава фитопланктонного сообщества прибрежной части Охотского моря. Здесь же обнаружена галофильная факультативная психрофильная бактерия *Psychromonas marina* sp. nov. (см.: Kawasaki et al., 2002).

Суммируя информацию о численности фитопланктона, полученную в 2015 г., можно отметить почти двукратное преобладание диатомовых видов над динофитовыми. При этом наиболее массовые виды фитопланктонного сообщества в исследованном районе предпочитали низкие температуры.

Такие же выводы следуют из анализа сезонной динамики суммарной биомассы фитопланктона. Ее наибольшие объемы приходились на май–июнь и сентябрь–октябрь. Сходный характер вегетации описан для диатомей в умеренных широтах, максимально продуцирующих в весенний и осенний периоды (Авраменко и др., 2015). Наибольший пик биомассы наблюдался в июне 2016 г.; этот год характеризовался самой холодной после 2000 г. зимой (Коломейцев, 2016). За майским и июньским подъемами биомассы, обусловленными суровой зимой, следовал заметный спад в июле и августе. В сентябре и октябре наблюдалось некоторое увеличение биомассы фитопланктона по сравнению с таковой в предыдущие два месяца.

При помесечном сравнении объемов биомассы микроводорослей в 2015 и 2016 гг., на первый взгляд, обнаруживается некоторое противоречие с преобладанием холодноводных диатомовых в наблюдаемом районе. В частности, биомасса микроводорослей в июле 2016 г. была меньше таковой в июле 2015 г., несмотря на то, что 2016 г. был одним из самых холодных (Коломейцев, 2016). Более подробный анализ динамики видовой структуры фитопланктона объясняет кажущееся расхождение. В работе Авраменко с соавторами (2015) отмечено, что во время похолоданий период вегетации диатомей значительно увеличивается, в результате чего последние лидируют в фитопланктоне. Вероятно, этим обусловлен значительный подъем биомассы именно в июне, а не в мае 2016 г., т.е. с некоторым временным лагом, в течение которого, по-видимому, происходит изменения в составе микроводорослей. Таким образом, после холодной зимы присутствие диатомовых в составе сообщества значительно увеличивается. Об этом свидетельствуют и контакт-

ные исследования (Доклад ..., 2017), в частности, говорится, что на протяжении всего периода наблюдений “в фитопланктоне доминировали диатомовые, составляя более 99% численности и биомассы планктонных микроводорослей”. В 2015 г., как отмечено выше, доля диатомей превышала таковую динофитовых лишь в 2 раза. Вследствие структурных различий и отклика на более благоприятные температурные условия биомасса микроводорослей в июле 2015 г. была выше, чем в июле 2016 г. При анализе распределения биомассы наряду с показателями средних значений температуры, очевидно, необходимо учитывать изменение видового состава.

В августе 2016 г. температурный фон был более низким по сравнению с таковым в 2015 г., в результате наблюдалось слабо выраженное преобладание суммарной биомассы, обеспеченное холодолюбивыми диатомовыми микроводорослями. В 2015 г. большой вклад в формирование общей биомассы фитопланктона вносили более теплолюбивые динофитовые водоросли.

Сходная ситуация наблюдалась и в сентябре. В 2015 г. температура понижалась, соответственно, немного увеличивались значения биомассы, большую часть которой формировали холодноводные виды. Показательно, что распределение областей низких температур явно не коррелирует с областями высокой биомассы микроводорослей. Это говорит о неочевидной приверженности к холоду фитопланктона в целом в 2015 г. В то же время в 2016 г. такая корреляция присутствует. Прибрежная камчатская зона с более высокими температурами характеризуется незначительными показателями биомассы, тогда как северная открытая часть имеет выраженную область низких температур, практически совпадающую с пиком биомассы фитопланктона, представленного в 2016 г. преимущественно холодноводными видами (Доклад ..., 2017).

В октябре незначительное преимущество имел 2015 г. В 2015 г. наибольшие значения биомассы фитопланктона приходились на область температур от 4 до 7°C. При этом участки с более высоким температурным фоном характеризовались меньшими значениями биомассы. В области более низких температур (участок с 58°50' N до 59° N и со 155° E до 156° E) фитопланктон практически отсутствовал. В 2016 г. значительная биомасса фитопланктона была отмечена на участках, где температура также изменялась от 4 до 7°C (с 55° N по 58°46' N и со 154° E по 156°26' E). Близкие к нулевым значения плотности зарегистрированы в областях с температурой, превышающей 7°C (прибрежная зона), либо в районах почти с отрицательной температурой (с 54° N по 55°51' N).

Таким образом, биологическое объяснение полученных на основе спутниковой информации

расчетов состоит в том, что в результате зимнего похолодания в 2016 г. в структуре фитопланктонного сообщества произошло увеличение доли видов диатомовых микроводорослей, для которых благоприятна температура от 4 до 7°C. Результаты решения системы уравнений (1) на всем множестве предоставленных данных хорошо согласуются с вышеизложенным описанием контактных исследований (Мониторинг состояния..., 2015). Более того, на их основании можно сделать предварительные выводы о видовом составе сообщества микроводорослей. Полученные значения температурного оптимума совпадают с экологической характеристикой некоторых видов, в частности, *Chaetoceros decipiens* и *C. furcellatus*, отмеченных в качестве основы доминантного комплекса в 2016 г. (Доклад ..., 2017).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа частично поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 18-01-00213 и грантом Комплексной программы фундаментальных научных исследований “Дальний Восток” (проект № 18-5-051).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность ЦКП РСМОС ИАПУ ДВО РАН за сбор данных и Лаборатории компьютерной графики за оцифровку и преобразование топографического материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов А.И., Пак С.Я. Модельные методы оценки содержания фитопланктона и расчет первичной продукции в Японском море по спутниковым данным // Вестн. ДВО РАН. 2016. № 4. С. 78–86.
- Абакумов А.И., Пак С.Я., Морозов М.А., Тыныбеков А.К. Модельная оценка биомассы фитопланктона оз. Иссык-Куль по данным дистанционного зондирования // Биол. внутренних вод. 2019. № 4(2). С. 90–97.
- Авраменко А.С., Черепанова М.В., Пушкарь В.С., Ярусова С.Б. Характеристика некоторых дальневосточных диатомитов // Геология и геофизика. 2015. № 6. Т. 56. С. 1206–1220.

- Гайл М.М. Весенний фитопланктон юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. 1963. Т. 49. С. 137–158.
- Гладышев С.В., Гладышев В.С., Паутова Л.А. и др. Структура и долгопериодная изменчивость придонного слоя в море Ирмингера // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 481. № 4. С. 442–446.
- Динамическая теория биологических популяций / Под ред. Р.А. Полуэктова. М.: Наука. 1974. 456 с.
- Доклад об экологической ситуации в Камчатском крае в 2016 году. Министерство природных ресурсов и экологии Камчатского края. Петропавловск-Камчатский. 2017. 374 с.
- Елизарова В.А. Хлорофилл как показатель биомассы фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеоздат. 1993. С. 126–131.
- Жизнь растений: в 6-ти томах / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение. 1974.
- Коломейцев В.В. Типизация зимних гидрологических условий для всего Охотского моря и для района у Западной Камчатки по данным спутникового мониторинга // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2016. Вып. 41. С. 81–88.
- Коновалова Г.В. Планктонная флора прибрежных вод Восточной Камчатки. Жгутиковые водоросли // Тр. Камчат. фил. ТИГ ДВО РАН. 2004. Вып. V. С. 131–182.
- Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю., Паутова Л.А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л.: Наука. 1989. 165 с.
- Лепская Е.В. Фитопланктон северной части западно-камчатского шельфа в летний период 2008 г. // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2015. Вып. 36. С. 87–98.
- Лепская Е.В., Коломейцев В.В., Тепнин О.Б., Коваль М.В. Фитопланктон у юго-западного побережья Камчатки в 2007 году // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2009. Вып. 15. С. 21–33.
- Лучин В.А., Круц А.А. Характеристики ядер водных масс Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 184. С. 204–218.
- Мониторинг состояния окружающей среды на Западно-Камчатском лицензионном участке в 2015–2016 гг.: Информ. бюл. Красноярск – Петропавловск-Камчатский. 2015. 376 с.
- Морозов М.А., Фомин Е.В. Программное средство быстрого визуального анализа спутниковых изображений // Материалы конф. “Математическое моделирование и информационные технологии в исследованиях биоресурсов Мирового океана”. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2004. С. 59–61.
- Овчинникова С.И., Широкая Т.А., Пашкина О.И. Основные тенденции изменения гидрохимических показателей водной экосистемы Кольского залива (2000–2011 годы) // Вестн. МГТУ. 2012. Т. 15. № 3. С. 544–550.
- Орлова Т.Ю., Шевченко О.Г., Гогорев Р.М. Род *Chaetoceros* Ehr. (Bacillariophyta) в дальневосточных морях России // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 52–58.
- Расс Т.С. Комплексные исследования вод северных Курильских островов и Кроноцкого залива (Камчатка) // Тр. ИОАН СССР. 1959. Т. 36. С. 282–297.
- Шевченко О.Г., Орлова Т.Ю. Комплексы доминирующих видов рода *Chaetoceros* (Bacillariophyta) в дальневосточных морях России // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 37–41.
- Abakumov A., Izrailsky Yu., Park S. Chapter 15 – Functioning of the phytoplankton in seas and estimates of primary production for aquatic ecosystems // Dev. Environ. Modell. 2015. V. 27. P. 339–349.
- Cleve P.-T. Examination of diatoms found on the surface of the Sea of Java // Bihang K. Sven. Vetenskaps-Akad. Handl. 1873. V. 1. № 11. P. 1–13.
- Gebühr C., Wiltshire K.H., Aberle N. et al. Influence of nutrients, temperature, light and salinity on the occurrence of *Paralia sulcata* at Helgoland Roads, North Sea // Aquat. Biol. 2009. V. 7. P. 185–197.
- Hirt C., Rexer M. Earth2014: 1 arc-min shape, topography, bedrock and ice-sheet models – Available as gridded data and degree-10,800 spherical harmonics // Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinformation. 2015. № 39. P. 103–112. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2015.03.001>
- Hobson L.A., McQuoid M.R. Temporal variations among planktonic diatom assemblages in a turbulent environment of the southern Strait of Georgia, British Columbia, Canada // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 1997. V. 150. P. 263–274.
- Hop H., Pearson T., Nøst Hegseth E. et al. The marine ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard // Polar Res. 2002. V. 21. № 1. P. 167–208.
- Hu S., Zhou W., Wang G. et al. Comparison of satellite-derived phytoplankton size classes using in-situ measurements in the South China Sea // Remote Sens. 2018. V. 10. № 4. art. ID 526. <https://doi.org/10.3390/rs10040526>
- Huseby S., Degerlund M., Eriksen G.K. et al. Chemical diversity as a function of temperature in six northern diatom species // Mar. Drugs. 2013. V. 11. P. 4232–4245.
- Jørgensen S.E. Lake management / Water development, supply and management. V. 14. Oxford: Pergamon Press. 1980. 167 p.
- Kawasaki K., Nogi Y., Hishinuma M. et al. *Psychromonas marina* sp. nov., a novel halophilic, facultatively psychrophilic bacterium isolated from the coast of the Okhotsk Sea // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2002. V. 52. № 5. P. 1455–1459.
- Klausmeier C.A., Litchman E. Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns // Limnol. Oceanogr. 2001. V. 46. № 8. P. 1998–2007.
- Mock T., Junge K. Psychrophilic diatoms: mechanisms for survival in freeze-thaw cycles // Algae and cyanobacteria in extreme environments. Netherlands: Springer. 2007. P. 343–364.
- Monod J. The growth of bacterial cultures // Annu. Rev. Microbiol. 1949. V. 3. P. 371–394.
- Pak S.Ya., Abakumov A.I. Mapping of model estimates of phytoplankton biomass from remote sensing data // Information Technologies in the Research of Biodiversity / Springer Proceedings in Earth and Environmental Sciences. Cham, Switzerland: Springer. 2019. P. 73–79.

- Raymont J.E.G. Plankton and productivity in the oceans. Volume 1 – Phytoplankton. Second Edition. Oxford: Pergamon Press. 1980. 496 p.
- Ryabov A.B., Rudolf L., Blasius B. Vertical distribution and composition of phytoplankton under the influence of an upper mixed layer // J. Theor. Biol. 2010. 263. № 1. P. 120.
- Sammartino M., Marullo S., Santoleri R., Scardi M. Modeling the vertical distribution of phytoplankton biomass in the Mediterranean Sea from satellite data: A neural network approach // Remote Sens. 2018. V. 10. Art. ID 1666. <https://doi.org/10.3390/rs10101666>
- SCOR-UNESCO Working group № 17. Determination of photosynthetic pigments in sea-water // Monographs on Oceanologic Methodology, V. 1. Paris: UNESCO. 1966. P. 9–18.
- Uitz J., Claustre H., Morel A., Hooker S.B. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll // J. Geophys. Res.: Oceans 2006. V. 111. № C8. Art. ID C08005. <https://doi.org/10.1029/2005JC003207>
- Werner D. The biology of diatoms. V. 13 of Botanical monograph. Oxford: Blackwell Scientific. 1977. 498 p.
- Yumoto I., Hirota K., Sogabe Y. et al. *Psychrobacter okhotskensis* sp. nov., a lipase-producing facultative psychrophile isolated from the coast of the Okhotsk Sea // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2003. V. 53. № 6. P. 1985–1989.
- Zong Y. Implications of *Paralia sulcata* abundance in Scottish isolation basins // Diatom Res. 1997. V. 12. P. 125–150.

A Model-Based Study of Phytoplankton Condition Using Remote Sensing Data for the Western Kamchatka Shelf

S. Ya. Pak^a, A. I. Abakumov^a, and M. A. Morozov^a

^a*Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

A method for estimating the integral microalgae biomass beneath a unit surface was designed based on a mathematical model for phytoplankton function in water column and subsequently tested. The model was verified on data collected during field studies. Results of remote sensing allow extending this method to cover large territories (areas of water). The phytoplankton abundance in the waters of the Western Kamchatka shelf in a cold year was compared to that in a warm year using satellite-derived data. It has been found that in the northern part of the shelf the total phytoplankton biomass in the cold year 2016 was generally higher than that in the warm year 2015. According to assessments, confirmed by data from literature, this may be caused by dynamics in the phytoplankton species structure.

Keywords: phytoplankton, biomass, mathematical model, satellite, remote sensing