



УДК:582.26:581.1

И. В. Ковалёва, вед. инж.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

СРАВНЕНИЕ АЛГОРИТМОВ РАСЧЁТА ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ЧЁРНОГО МОРЯ ПО КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА В ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ, ИНТЕНСИВНОСТИ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ И ТЕМПЕРАТУРЕ

Приведены результаты сравнения интегрированной по глубине суточной первичной продукции, рассчитанной с применением пяти моделей для Чёрного моря. Алгоритмы включали информацию о концентрации хлорофилла в поверхностном слое, интенсивности фотосинтетически активной радиации, температуре и глубине эвфотической зоны. Для анализа рассчитанных величин использованы три базы данных. Одна включала спутниковые данные, две других – данные, полученные при измерениях продукции методом имитации световых условий в море и *in situ*. Результаты расчётов, полученные с применением пяти алгоритмов внутри каждой базы данных, сравнивались между собой и с экспериментальными данными. Анализ различающихся по структуре и сложности моделей приводит к относительно малым различиям первичной продукции, рассчитанной по концентрации хлорофилла в поверхностном слое, количеству солнечной радиации и температуре. Для трёх основных моделей показан высокий уровень сопоставимости модельных расчётов с измеренными данными, крайние различия между отдельными величинами находились в пределах 2 – 3 раз. Средние значения интегральной суточной продукции, рассчитанные по алгоритмам, на 10 – 30 % выше, чем измеренные методом имитации световых условий в море и *in situ*. Обсуждены сильные и слабые стороны моделей для расчёта первичной продукции в Чёрном море.

Ключевые слова: первичная продукция, хлорофилл *a*, интенсивность солнечной радиации, Чёрное море

Для мониторинга пространственной и временной variability содержания хлорофилла в поверхностном слое широко используются спутниковые сканеры цвета океана, позволяющие проводить измерения в течение длительного времени с высокой частотой и на больших акваториях. За короткий срок спутниковые данные получили широкое распространение и были использованы многими авторами при изучении и оценке уровня первичной продукции в морских и океанических экосистемах [7, 9, 17]. В ранних исследованиях расчёты были основаны на простой статистической связи суточной первичной продукции, интегрированной по глубине, с концентрацией хлорофилла в поверхностном слое [13]. Однако точность таких оценок оказалась невелика, поскольку изменчивость хлорофилла учитывает

только около 30 % variability первичной продукции [8]. Поэтому при создании моделей для оценки первичной продукции, кроме концентрации хлорофилла, начали включать интенсивность света и факторы, регулирующие соотношение между скоростью фотосинтеза и хлорофиллом «а». Современные модели, различающиеся по структуре и сложности вычислений [9], учитывают вертикальное распределение хлорофилла, фотосинтетические характеристики фитопланктона и основные параметры среды внутри эвфотической зоны [7, 17]. Многие из них имеют одинаковую структуру, но различаются по параметризации уравнений и входным параметрам, зависящим от способа расчёта интегрированной по глубине и времени продукции внутри эвфотической зоны.

Верификация моделей осуществляется по данным, полученным радиоуглеродным методом, который обладает высокой чувствительностью, но содержит некоторые допущения и связанные с ними ошибки [15, 19]. В зависимости от условий проведения опытов источники погрешностей могут быть различны и иметь разное относительное значение. Отсутствие метода, позволяющего измерить абсолютные значения скорости фотосинтеза фитопланктона в море, затрудняет возможность определения степени погрешности величин первичной продукции, рассчитанных с применением алгоритмов. Многие авторы рассматривают величины продукции, измеренные радиоуглеродным методом, как «истинные», а различия между измеренными и рассчитанными величинами считают ошибкой. Величины первичной продукции, полученные с применением моделей и измеренные радиоуглеродным методом в опытах *in situ*, могут различаться в несколько раз [11]. Однако исследований с параллельным определением величин продукции разными способами крайне мало, и в настоящее время невозможно прийти к какому-либо обоснованному заключению о степени погрешности, допускаемой при применении различных моделей.

Цель работы – провести сравнение величин первичной продукции, рассчитанных с применением широко используемых алгоритмов, учитывающих концентрацию хлорофилла в поверхностном слое, количество солнечной энергии и температуру, с данными, полученными в Чёрном море радиоуглеродным методом, в опытах, имитирующих световые условия в море и *in situ*.

Материал и методы. Для тестирования данных, рассчитанных с применением моделей, использованы определения суточных величин продукции под единицей поверхности, полученные в Чёрном море радиоуглеродным методом в двух вариантах: методом имитации световых условий в море [3] и *in situ* [1, 2].

При определении первичной продукции методом имитации световых условий в море, Морський екологічний журнал, № 2, Т. IX. 2010

склянки заполнялись водой с глубин, куда проникает от 0.5 до 100 % поверхностного света [3]. Затем в них добавляли радиоактивный углерод, и они экспонировались на палубе судна при естественном освещении, ослабленном нейтральными светофильтрами до световых условий, которые наблюдались на глубинах, с которых отбирались пробы. Склянки экспонировали с рассвета до астрономического полудня, или с полудня до заката солнца. Для определения суточных значений первичной продукции полученные данные увеличивали в 2 раза, поскольку скорость фотосинтеза фитопланктона является функцией света, а поток суммарной солнечной радиации в ясные дни в течение первой и второй половины дня примерно одинаков. В тех случаях, когда интегральный поток к солнечной радиации в течение первой и второй половине дня значительно различается, такой упрощенный способ расчёта суточной первичной продукции может быть источником погрешности. Для сравнения измеренных и рассчитанных величин первичной продукции, использованы данные, полученные в зимне-весенний (1988), весенний (1989) и летний (1990) периоды в западной и северо-западной частях Чёрного моря, которые обобщены в [3 – 6]. В этих исследованиях одновременно с определениями интегральной суточной продукции под единицей поверхности проведены измерения суммарной солнечной радиации в области ФАР (фотосинтетически активная радиация), диффузного ослабления света водой, глубины эвфотической зоны и концентрации хлорофилла «а» внутри неё, которые использованы в модельных расчетах.

При измерениях продукции методом *in situ* в склянки с пробами воды, взятыми с разных глубин, добавляли радиоактивный углерод, после чего их опускали на тросе на те же глубины [1]. Склянки экспонировали в течение второй половины светового дня, а для перехода к суточной продукции полученные значения умножались на коэффициент, равный двум. Параллельно с определениями продукции проводились измерения суммарной солнечной

радиации, концентрации хлорофилла, температуры воды и подводной облучённости. В течение марта – апреля и июля – сентября выполнено 47 определений первичной продукции в столбе воды, измеренных в условиях *in situ*, которые были включены в базу данных для проведения сравнительного анализа [1, 2].

Алгоритмы расчёта интегрированной по глубине первичной продукции. Для расчёта суточной первичной продукции под единицей поверхности моря использована модифицированная модель Платта с соавторами [18], как описано в работе [4]:

$$PP = \int_0^z P_m^B(z) \cdot DL \cdot Chl(z) \cdot \tanh\left(\frac{\alpha^B(z) E_0(z)}{P_m^B(z)}\right) dz \quad (1)$$

где PP – валовая интегральная суточная первичная продукция, $\text{мгС м}^{-2} \text{сут}^{-1}$.

Алгоритм учитывает непрерывное вертикальное распределение подводной освещённости, концентрации хлорофилла и значения двух параметров, характеризующих зависимость фотосинтез – свет. Результаты математического описания вертикального профиля хлорофилла, полученные ранее [5], использованы для расчётов. Зависимости между концентрацией хлорофилла в поверхностном слое (Chl_0), глубиной его максимума (Z_m) и содержанием хлорофилла в нём (Chl_{max}) рассматриваются как единый набор параметров для кривой, описывающей концентрацию хлорофилла с глубиной.

В моделях (1 и 1а) использованы параметры кривой фотосинтез – свет, нормализованные на концентрацию хлорофилла «а»: α^B мгС мгХл^{-1} (моль квантов м^{-2}) $^{-1}$ и P_m^B ($\text{мгС мгХл}^{-1} \text{ч}^{-1}$). Сущность модификации, предложенная в [4], заключается в том, что в основу расчётов положены не усреднённые данные двух фотосинтетических параметров кривой фотосинтез – свет, а их закономерные изменения от плотности светового потока, температуры и концентрации питательных веществ, полученные на основании экспериментальных данных с фитопланктонным сообществом. Расчёт параметров кривой фотосинтез – свет для

фитопланктона, обитающего в поверхностном слое, проведён двумя способами. В первом варианте (модель 1) тангенс угла начального наклона кривой фотосинтез – свет (α^B) функционально связан с концентрацией хлорофилла ($\alpha^B = bXl^k$), а значение светового насыщения фотосинтеза (E_k) с температурой ($E_k = a \exp^{AT}$) [6]. Отсюда максимальная скорость фотосинтеза, нормированная на хлорофилл, равна произведению значений начального наклона световой кривой на световое насыщение фотосинтеза ($P_m^B = \alpha^B E_k$). Во втором варианте (модель 1а) P_m^B и E_k связаны с температурой показательной функцией, в которой степенные коэффициенты равны 0.075 и 0.066 соответственно [6]. Различие в коэффициентах приводит к увеличению значений α^B ($\alpha^B = P_m^B / E_k$) с ростом температуры. При изменении температуры от 10 до 20°C значение параметра α^B увеличивается в среднем на 14 %.

Для расчётов интегральной первичной продукции с применением моделей (1) и (1а) использованы спутниковые (SeaWiFS) измерения температуры, концентрации хлорофилла в поверхностном слое, энергии солнечной радиации, падающей на поверхность моря и коэффициента диффузного ослабления света водой в спектральном канале 490 нм. Наблюдения проведены в течение двух лет (1998 – 1999) в восьми районах в прибрежных и глубоководных областях Чёрного моря. Эти данные включены в модель для расчёта непрерывных вертикальных профилей суточной первичной продукции с двухнедельным интервалом, как описано в [4]. Те же спутниковые данные использованы для расчёта первичной продукции по алгоритму, предложенному в [9], который был применён для оценки продукции Мирового океана.

$$PP = P_{opt}^b \cdot DL \cdot Chl_0 \cdot Z_{eu} \cdot \frac{0.66125 \cdot E_0}{E_0 + 4.1}, \quad (2)$$

где PP – чистая интегральная суточная первич-

ная продукция, $\text{мгС м}^{-2} \text{сут}^{-1}$; P_{opt}^B – максимальная часовая скорость фотосинтеза, нормированная на хлорофилл, $\text{мгС мгХл}^{-1} \text{ч}^{-1}$; DL – длительность светового дня, ч; Chl_0 – концентрация хлорофилла в поверхностном слое, мг м^{-3} ; Z_{eu} – глубина эвфотической зоны, м; E_0 – количество солнечной энергии, падающей на поверхность моря, моль квантов, $\text{м}^{-2} \text{сут}^{-1}$. По результатам, приведённым в [1], были рассчитаны средние значения P_{opt}^B для температур с интервалом один градус от 5 до 26°C. По полученным данным рассчитано общее уравнение, связывающее P_{opt}^B с температурой (T):

$$P_{opt}^B = a \cdot \exp(b \cdot T), \text{ где}$$

$a = 1.4 \pm 0.2$; $b = 0.06 \pm 0.01$; $r^2 = 0.77$; $p < 0.0001$; $n = 20$.

Для акватории Чёрного моря отношение $(0.66125E_0/(E_0+4.1))$ при изменении суммарной ФАР от 5 до 75 (моль квантов $\text{м}^2 \text{сут}^{-1}$) варьировало в пределах 0.36 – 0.63, и в среднем за рассматриваемый период составило 0.55 ± 0.012 , что соответствует величинам, полученным в разных районах Мирового океана [10]. Тогда

$$PP = P_{opt}^B \cdot DL \cdot Chl_0 \cdot Z_{eu} \cdot 0.55. \quad (3)$$

В алгоритме (3) вместо функции света используется константа, которая является средним значением функции света, и предполагается, что она одинакова в течение года. Для сравнения рассчитанных величин, полученных с применением алгоритмов (2) и (3), использованы спутниковые данные (SeaWiFS, 1998 – 1999). При определении первичной продукции радиоуглеродным методом в опытах *in situ* и методом имитации световых условий использовали результаты измерений концентрации хлорофилла «а» и подводной освещённости, которые проводились в этих исследованиях.

Продукция фитопланктона была также рассчитана с использованием алгоритма, предложенного в [14], который учитывает инте-

гральные характеристики фитопланктона для эвфотического слоя:

$$PP = \Psi \times Chl_{tot} \times E_0, \quad (4)$$

где PP – валовая интегральная суточная первичная продукция, $\text{мгС м}^{-2} \text{сут}^{-1}$; Ψ – эффективность фотосинтеза, интегрированная от поверхности до конца эвфотической зоны, $\text{мгС (мгХл «а»)}^{-1} (\text{моль квантов})^{-1} \text{м}^2$; Chl_{tot} – концентрация хлорофилла «а», интегрированная от поверхности до конца эвфотической зоны, мг Хл «а» м^{-2} ; E_0 – суммарная ФАР, моль квантов $\text{м}^{-2} \text{сут}^{-1}$. В модели (4) предполагается, что эффективность фотосинтеза фитопланктона для эвфотической зоны в течение года постоянна. Обращение к этому алгоритму обусловлено его простотой и возможностью расчёта продукции с минимальным количеством входящих параметров.

Статистическая обработка данных проведена с использованием компьютерной программы «Sigma-Plot 2001» (Systat Inc.).

Результаты. Сравнение моделей при использовании спутниковых измерений. Из статистических показателей, приведённых в табл. 1, видно, что при использовании спутниковых данных между величинами первичной продукции, рассчитанными с применением алгоритма (1) и алгоритмов (1а, 2 – 4), наблюдается тесная корреляция ($r = 0.90 – 0.94$).

Средняя ошибка коэффициента корреляции изменялась в пределах от 0.005 до 0.01. Исходя из величин коэффициентов детерминации, можно утверждать, что в 81 – 88 % случаев продукция, рассчитанная по алгоритму (1), согласуется с данными, полученными по алгоритмам (1а, 2 – 4).

Достоверность линейной регрессии между рассчитанными значениями очень высока ($p < 0.0001$). Среднеквадратическое отклонение коэффициента a (S_a) для данных, рассчитанных по модели (1) и (1а), равно $\pm 171 \text{ мгС м}^{-2} \text{сутки}^{-1}$.

Табл. 1 Основные статистические показатели линейной регрессии ($y = a + bx$) между величинами первичной продукции, рассчитанными с использованием модели (1) и моделей (1a - 4).Table 1 Coefficients of linear regression ($y = bx + a$) between the data calculated on an algorithm (1) and algorithms (1a - 4).

№ модели	b(±SE)	a(±SE)	S _y	S _a	S _b	r	x	y	y/x
А									
1a	0.62 (0.01)	140.81 (8.98)	458	171.3	0.03	0.93	455.25	504.69	1.11
2	1.06 (0.03)	-55.80 (17.39)	451	199.6	0.02	0.90	528.33	504.69	0.96
3	1.19 (0.03)	-97.14 (17.74)	451	194.3	0.04	0.90	506.26	504.69	1.00
4	1.05 (0.02)	63.73 (12.03)	458	158.6	0.02	0.94	623.48	504.69	0.81
Б									
2	0.55 (0.04)	219.49 (38.59)	568	348.9	0.04	0.79	709.55	611.55	0.86
3	0.57 (0.04)	204.88 (40.92)	566	358.0	0.04	0.77	709.72	611.55	0.86
4	0.45 (0.03)	286.85 (39.29)	566	358.0	0.03	0.75	724.39	611.55	0.84
В									
2	0.57 (0.07)	107.24 (48.11)	367	223.5	0.06	0.79	499.65	403.04	0.81
3	0.60 (0.07)	107.76 (49.52)	367	230.0	0.07	0.78	481.47	403.04	0.84
4	0.80 (0.08)	192.56 (35.40)	367	195.0	0.07	0.85	272.97	403.04	1.48

А – данные спутниковых измерений (n = 370);

Б – данные, полученные методом, имитирующим in situ (n = 140);

В – данные, полученные методом in situ (n = 47)

А – data by satellite measurements (n = 370);

Б - data by measuring of primary production the method of simulated in situ (n = 140);

В - data by measuring of primary production the method of in situ (n = 47)

* SE – стандартная ошибка; p – вероятность достоверности величин a и b; S - среднеквадратическое отклонение величин y, a и b; r – коэффициент корреляции; y, x – средние арифметические значения y и x; n – количество измерений. P < 0.0001.

* SE - standard error; p - probability of reliability of values a and b; S - root-mean-square deviation of values a and b; r - coefficient correlations; y, x - arithmetic mean value a and x; n is number of measuring. P < 0.0001.

Крайние отклонения отдельных значений наблюдались при высоких значениях продукции (>1.5 гС м⁻² сут⁻¹), характерных для весеннего «цветения» фитопланктона. В этот период они колебались в пределах ±1.02 раза. Концентрация хлорофилла в поверхностном слое достигала максимальных величин и значения α^B , рассчитанные с учётом концентрации хлорофилла, было более высоким, чем вычисленные по отношению P_m^B/E_k , где P_m^B и E_k функционально связаны только с температурой. При величинах продукции <1.5 гС м⁻² сут⁻¹ все данные находятся в пределах 2S, а отклонения отдельных значений от ожидаемой средней варьируют в обе стороны не более чем в ±0.68 раза (рис. 1а). Как видно из данных, приведенных в табл. 1, среднее значение продукции, найденное по модели (4), на 20% ниже, чем по модели (1). Причина этих расхождений может быть в том, что в модели (4) параметр Ψ

принят постоянным (0.55 мгС (мгХл «а»)⁻¹ (моль квантов)⁻¹ м⁻²). Не исключено, что он закономерно изменялся в течение года. Средние значения первичной продукции, найденные с применением моделей (2) и (3), практически одинаковы (табл. 1, рис. 1г).

Таким образом, при использовании спутниковых измерений между рассчитанными значениями первичной продукции с применением моделей (1 – 4) наблюдается тесная корреляция, которая достоверна при высоком уровне значимости. Средние величины продукции, рассчитанные по этим моделям, различаются от 4 до 20 %.

Тестирование моделей проведено по данным, полученным при определении первичной продукции, методом имитирующим in situ (табл. 1,Б).

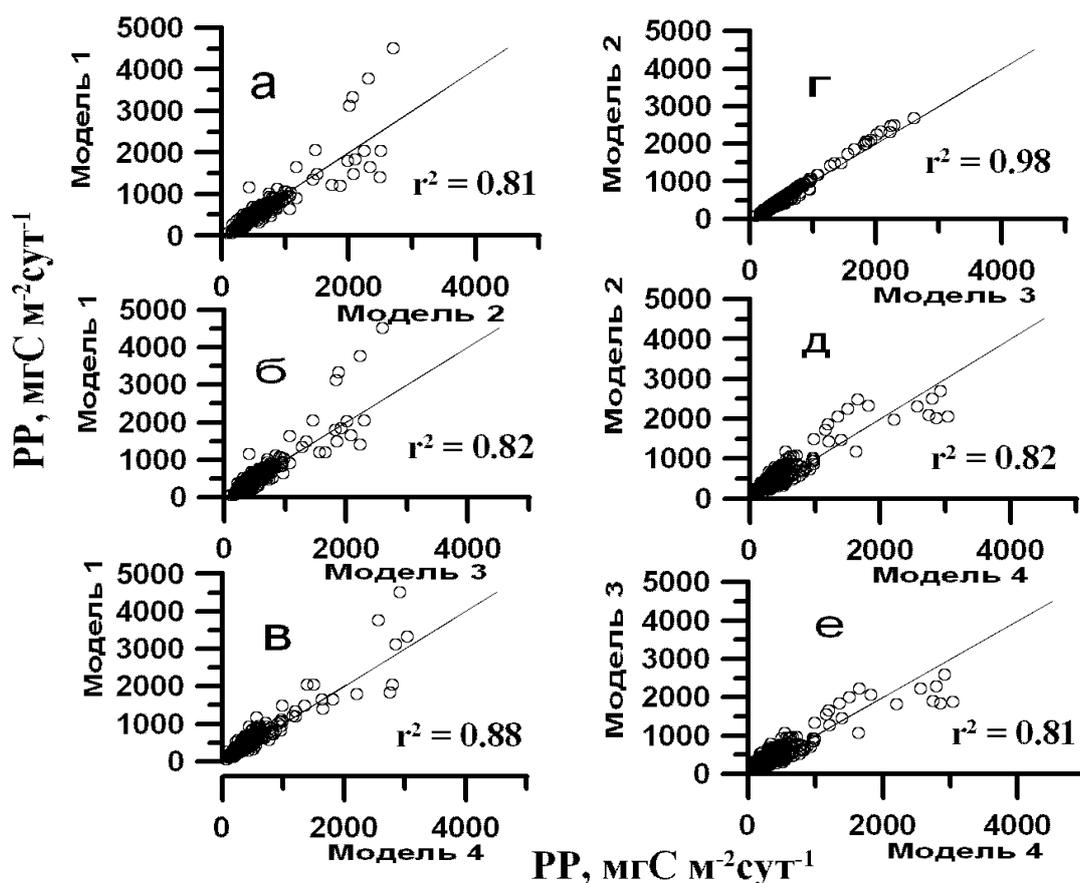


Рис. 1 Зависимость между суточной первичной продукцией ($\text{мгС м}^2\text{сут}^{-1}$), рассчитанной по моделям 1 – 2 (а), 1 – 3 (б), 1 – 4 (в), 2 – 3 (г), 2 – 4 (д) и 3 – 4 (е), при использовании спутниковых данных SeaWiFS в 1998 – 1999 гг.
 Fig. 1 Relationships between daily primary production ($\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$) calculated on models 1 – 2 (a), 1 – 3 (б), 1 – 4 (в), 2 – 3 (г), 2 – 4 (д) and 3 – 4 (e), at the data using of SeaWiFS in 1998 – 1999

Для расчётов использованы измерения концентрации хлорофилла «а» в поверхностном слое, интенсивности солнечной радиации и глубины эвфотической зоны. Значения α^B и P_{\max}^B определены по концентрации хлорофилла «а» в поверхностном слое, а P_{opt}^B – по температурной зависимости, как описано выше. Из данных, приведённых в табл. 1, видно, что значения продукции, рассчитанные с применением модели (1), в среднем на 14 – 16 % ниже, чем с использованием моделей (2 – 4). Коэффициент корреляции между рассчитанными данными изменяется от 0.75 до 0.79. Исходя из статистических показателей, можно ожидать, что с вероятностью 0.997 отдельные значения, рассчитанные с использованием модели (1), могут отклоняться от значений, найденных по

моделям (2 – 4) в 1.7 раза, а в 68 % случаев они не превысят 0.6 раза в обе стороны. Близкие статистические показатели получены при сравнении данных, рассчитанных по модели (1) и моделям (2 – 4), с использованием измерений в опытах *in situ*. Средние величины продукции, рассчитанные с применением моделей (2 и 3), на 14 – 19 % выше, чем по модели (1). Между рассчитанными величинами, значения коэффициентов корреляции варьировали в пределах от 0.78 до 0.85, а среднеквадратические отклонения для коэффициента a (S_a) изменялись от 195 до 230 $\text{мгС м}^2 \text{сут}^{-1}$ (табл. 1). При 3S отклонения отдельных значений, рассчитанных по модели (1), от ожидаемой средней по этой модели могут достигать ± 1.75 раза. Стандартная ошибка определения коэффициента b очень мала ($SE = 0.07 - 0.08$), в то время как ошибка определе-

ния коэффициента a , связанная с разбросом данных, значительно выше (табл. 1).

Таким образом, можно заключить, что применение отличающихся по структуре и сложности моделей приводит к относительно малым различиям первичной продукции, рассчитанной по концентрации хлорофилла в поверхностном слое, количеству солнечной ради-

ации, температуре и фотосинтетическим параметрам кривой фотосинтез – свет.

Сравнение рассчитанных и измеренных значений первичной продукции. Зависимости между величинами первичной продукции, измеренными в опытах, имитирующих световые условия в море, и рассчитанными по моделям (1 – 4), приведены на рис. 2.

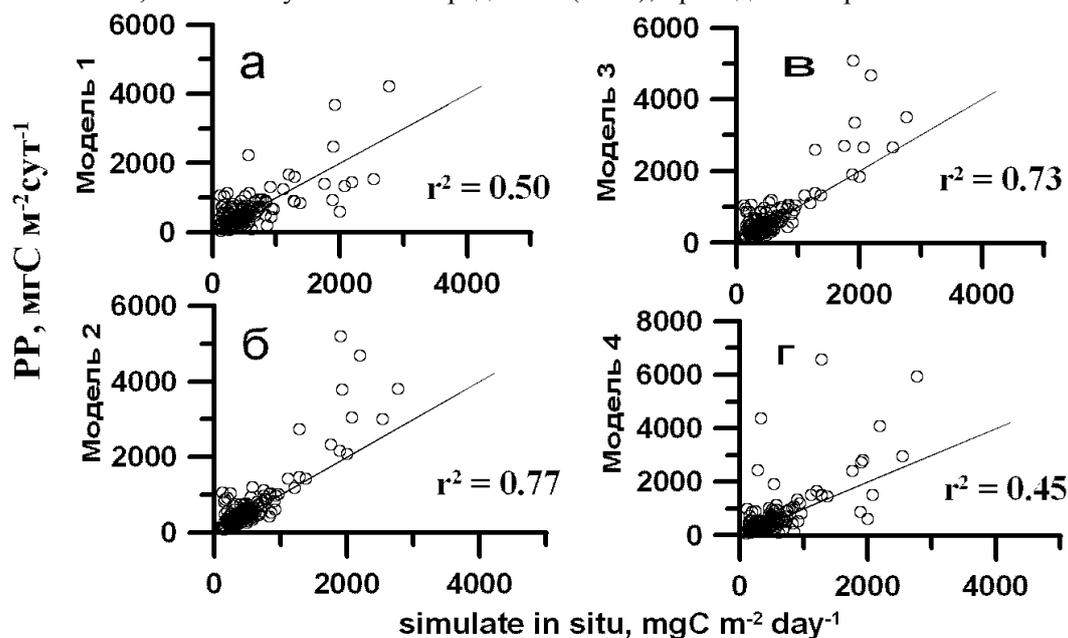


Рис. 2 Зависимость между значениями первичной продукции ($\text{мгС м}^{-2}\text{сут}^{-1}$), рассчитанной по моделям (1 – 4), и значениями, измеренными радиоуглеродным методом, имитирующим in situ (а, б, в, г)

Fig. 2 Relationships between of the calculated values of phytoplankton production ($\text{mgC м}^{-2}\text{d}^{-1}$) on models (1 – 4) and values measured by a radiocarbon method simulated in situ (а, б, в, г)

При использовании моделей (2 и 3) между измеренными и рассчитанными значениями наблюдается тесная корреляция ($r = 0.85 - 0.88$), которая достоверна при уровне значимости < 0.001 . Отклонения отдельных значений продукции от ожидаемой средней находятся примерно в тех же пределах, что и в предыдущих расчётах. Исходя из величины S_a , максимальные отклонения при $3S$ не должны превышать $\pm 1.6 - 1.7$ раза. Реально такие отклонения наблюдались только при высоких значениях первичной продукции ($> 2 \text{ гСм}^{-2} \text{ сут}^{-1}$). При значениях продукции ($< 2 \text{ гСм}^{-2} \text{ сут}^{-1}$) они находились в пределах $2S$. Наименьшие значения коэффициентов корреляции, между изме-

ренными и рассчитанными величинами найдено при использовании моделей (1 и 4).

Сравнение величин, полученных в опытах in situ, с величинами, рассчитанными с применением моделей 2 и 3, показало, что с сентября по октябрь коэффициент детерминации между ними достаточно высок и составляет $0.86 - 0.88$ (рис. 3). Однако средние значения продукции, полученные с применением моделей (2 – 3), на 31 % больше измеренных величин (табл. 2). Эти различия, вероятно, обусловлены тем, что в моделях (2 – 3) не учитывается фотоингибирование скорости фотосинтеза фитопланктона. При сравнении данных, полученных с применением модели 1 и in situ, коэффициент детерминации равен 0.57 (табл. 2).

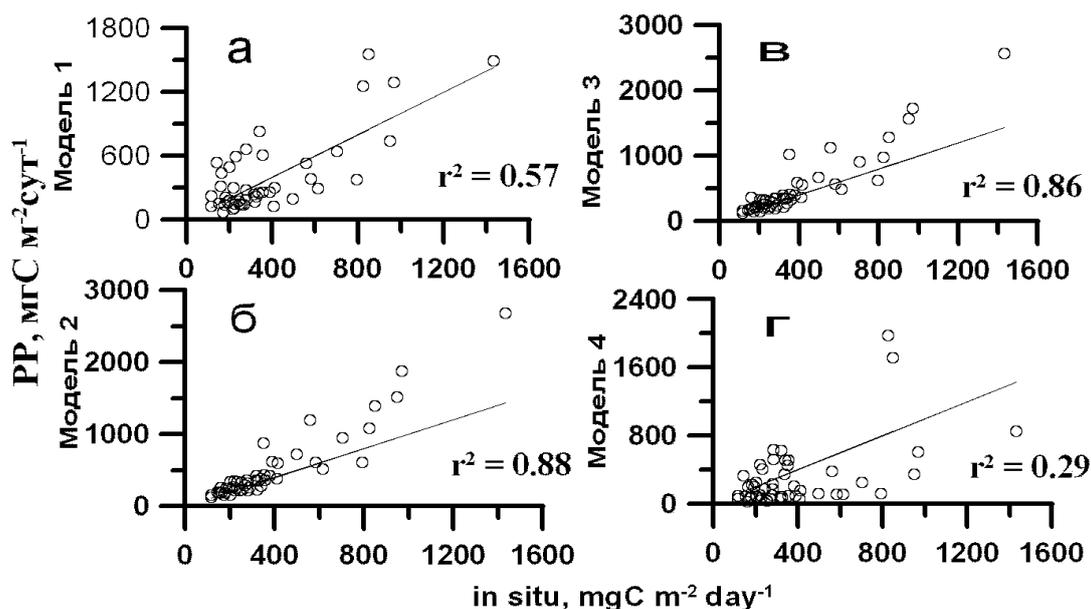


Рис. 3 Зависимость между рассчитанными величинами продукции фитопланктона ($\text{mgC m}^{-2}\text{сут}^{-1}$) по моделям (1 – 4) и значениями, измеренными радиоуглеродным методом *in situ* (а, б, в, г)

Fig. 3 Relationships between of the calculated values of phytoplankton production ($\text{mgC m}^{-2}\text{d}^{-1}$) on models (1 – 4) and values measured by radiocarbon method *in situ* (а, б, в, г)

Относительно низкое значение коэффициента связано с тем, что при высоких концентрациях хлорофилла в поверхностном слое рассчитанные значения превышали измеренные в 2 – 3 раза. Эти различия возникают из-за крайне низких значений ассимиляционного числа фитопланктона, которые наблюдались в марте – апреле в прибрежных и глубоководных районах моря во время весеннего «цветения» диатомовых водорослей. Можно предположить, что исследования были выполнены в период окончания «цветения» фитопланктона, когда максимальная скорость фотосинтеза была уже низкой, а концентрация хлорофилла оставалась ещё высокой. В сентябре – октябре между рассчитанными по модели (1) и измеренными данными наблюдалась достаточно тесная корреляция ($r^2 = 0.73$). Данные, полученные с применением модели 4, слабо коррелирует с измерениями *in situ* (табл. 2). В отдельных случаях крайние различия между величинами достигали 7 – 9 раз (рис. 3). Одна из причин – это высокая вариабельность коэффициента ψ , который в модели (4) принимался

постоянным, а при определении продукции методом *in situ* изменялся в широких пределах.

Обсуждение. Существует ряд подходов к моделированию первичной продукции в морских экосистемах [7, 9, 16, 17]. Приведённые выше модели для расчёта интегрированной по глубине продукции фитопланктона различаются по сложности, структуре, разрешающей способности и степени интеграции, как описано в [9]. Так, наиболее полные и сложные модели для расчёта скорости фотосинтеза на дискретных глубинах учитывают поглощение света в зависимости от длины волны в пределах 400 – 700 нм и включают информацию о физиологических ответах водорослей на изменение факторов среды. Однако недостаток измерений физиологических характеристик на масштабах сотни – тысячи километров ограничивает их применение. Общим параметром многих простых моделей (алгоритмы 2 и 3) является максимальная скорость фотосинтеза внутри водного столба, нормированная на хлорофилл «а» (P_{opt}^B). Данные, используемые для расчёта значений P_{opt}^B , определяются в опытах продолжительностью от 4 – 8 до 24 ч при переменном

Табл. 2 Основные статистические показатели линейной регрессии ($y = a + bx$) при сравнении первичной продукции, рассчитанной по алгоритмам (1 - 4) и измеренной: (А) - методом имитации световых условий в море, (Б) - методом in situ.

Table 2 Coefficients of linear regression ($y = a + bx$) at comparison of the primary production calculated on algorithms (1 - 4) and simulation of light terms measured by a method in a sea (А) and method of in situ (Б).

model	b(±SE)	a(±SE)	SE	S _y	S _x	S _a	S _b	t-a	t-b	p-a	p-b	r	x	y	y/x
А															
1	0.83 (0.07)	148.03 (50.96)	400.04	566	484	141.5	0.069	2.9	12	0.0043	0.0001	0.71	558.46	611.55	1.10
2	1.47 (0.07)	-111.28 (49.42)	387.95	810.13	484.27	388.53	0.07	-2.2	21.9	0.0026	0.0001	0.88	558.46	709.55	1.27
3	1.35 (0.07)	-45.64 (50.54)	396.71	765.12	484.27	404.86	0.07	-0.9	19.7	0.368	0.0001	0.85	558.46	709.72	1.27
4	1.32 (0.12)	-12.10 (89.92)	705.85	950.08	484.27	704.60	0.12	-0.13	10.8	0.89	0.0001	0.67	558.46	724.39	1.30
Б															
1	1.02 (0.13)	12.81 (60.77)	237.72	367.81	489.65	235.51	0.07	0.21	7.89	0.83	0.0001	0.77	374.39	403.04	1.08
2	1.73 (0.09)	-150.31 (42.71)	174.14	489.65	265.60	169.62	0.09	3.93	19.5	0.0003	0.0001	0.94	374.39	499.65	1.33
3	1.64 (0.10)	-132.31 (43.61)	177.82	463.40	374.90	173.39	0.07	-3.74	19.32	0.0005	0.0001	0.93	374.39	481.47	1.29
4	0.76 (0.17)	1.40 (78.35)	319.47	371.49	265.60	173.39	0.07	-0.03	4.41	0.89	0.0001	0.85	374.39	272.97	0.73

SE – стандартная ошибка величин: a, b и y; S_y, S_x, S_a, S_b – среднеквадратическое отклонение величин: y, x, a и b соответственно; t-a, t-b – значение t по Стьюденту для величин a и b; p – a, p – b – вероятность достоверности величин a и b при уровне значимости; r – коэффициент корреляции; x и y – средние арифметические величины y и x.

SE – standard error of values: a, b and y; S_y, S_x, S_a, S_b – root-mean-square deviation of values: y, x, a and b accordingly; t-a, t-b – meaning t by Student's test for values a and b; p – a, p – b – probability of reliability of values a and b at the significance level; r – coefficient of correlation; x and a – arithmetic mean values a and x.

солнечном излучении. В этих условиях средняя величина P_{opt}^B интегрирует ряд величин фотосинтеза, получаемых при переменном освещении, и отражает оптимум световых условий, при котором скорость фотосинтеза сбалансирована противоположными процессами, связанными с фотоингибированием и световым лимитированием.

В более сложной категории моделей (алгоритм 1 и 1а), которые включают моделирование скорости фотосинтеза на дискретных глубинах, применяются два физиологических параметра P_{max}^B и α^B , измеряемых в короткий период времени (1 – 2 ч). Параметр P_{max}^B представляет собой максимальное значение скорости фотосинтеза, нормированной на хлорофилл «а», которое достигается при увеличении постоянной интенсивности света, в то время как значение P_{opt}^B является результатом фотоадаптационных изменений к определённым световым условиям. Скорость фотосинтеза при светонасыщении контролируется внутриклеточной концентрацией и активностью ферментов, ответственных за темновые реакции ассимиляции CO_2 . Начальный наклон кривой фотосинтез – свет (α^B) контролируется концентрацией реакционных центров фотосистемы II и количеством, поглощенных ими квантов.

Сравнительный анализ данных, вычисленных с применением моделей первичной продукции, адаптированных к условиям Чёрного моря, выявил их согласованность между собой и с данными измерений. Различия между оценками продукции с применением моделей и измеренными данными находились в пределах двух – трёх раз. Среднегодовые значения продукции, рассчитанные по алгоритмам, различались между собой в пределах 5 – 20 %, а при сравнении с измеренными данными в пределах 15 – 30 %. Наиболее высокий уровень согласованности между рассчитанными и измеренными данными для Чёрного моря наблюдался при использовании алгоритмов (2) и (3). Коэффициент детерминации с данными, измеренными

методом имитации световых условий, составил 0.77 – 0.73, с данными *in situ* – 0.88 – 0.86.

Сравнение модельных расчетов с *in situ* измерениями первичной продукции было проведено для 89 станций, расположенных в различных районах Мирового океана [11]. Данные, полученные с применением 8 моделей, различались от измеренных величин в пределах двух раз. Наилучшая согласованность между рассчитанными и измеренными значениями отмечена для района Атлантического океана, где было выполнено большое количество экспериментов, результаты которых внесли наибольший вклад в параметризацию алгоритмов. Для экваториальных районов Тихого и Южного океанов согласованность между модельными расчётами и измеренными данными была минимальной. В работе [12] проведён сравнительный анализ данных, полученных с применением 31-й модели, варианты которых были использованы в США, Европе, Японии и Бразилии. Для восьми месяцев 1998 – 1999 гг. среднее значение первичной продукции Мирового океана, рассчитанное с применением моделей, варьировало в пределах двух раз. Наибольшие различия наблюдались в Южном океане, в районах с концентрацией хлорофилла выше 1 mg m^{-3} и температурой воды в поверхностном слое ниже 10°C .

Таким образом, данные, полученные нами с применением моделей (1 – 3) с достаточной для практических целей точностью согласуются с прямыми измерениями первичной продукции, и они могут быть положены в основу расчёта продуктивности фитопланктона по концентрации хлорофилла и интенсивности солнечной радиации. Естественно, что модельные расчёты нивелируют ряд возможных специфических отклонений, связанных с условиями развития фитопланктона или резким изменением условий среды.

Согласованность рассчитанных и измеренных данных позволяет сделать вывод об адекватности исследованных моделей, которые удовлетворительно согласуются между собой. Наиболее слабым местом, анализируемых

моделей, является отсутствие достаточного понимания в причинах изменчивости физиологических характеристик фитопланктона от факторов среды и видового состава, влияющих на изменчивость интегрированной по глубине первичной продукции. Для повышения точности модельных расчетов продуктивности необходимо улучшить параметризацию, учитывающую изменение максимальной скорости фотосинтеза от физико-химических условий и таксономического состава фитопланктона.

Выводы. 1. Анализ модельных расчётов показал, что применение отличающихся по структуре и сложности моделей (1 – 3), приводит к относительно малым различиям первичной продукции, рассчитанной по концентрации хлорофилла в поверхностном слое, количеству солнечной радиации, температуре и фотосинтетическим параметрам кривой фотосинтез – свет. При использовании спутниковых измерений, между рассчитанными значениями про-

дукции, полученными с применением моделей (1 – 4), наблюдается тесная корреляция, которая достоверна при высоком уровне значимости. 2. Наилучшая согласованность между рассчитанными и измеренными значениями первичной продукции отмечена при использовании моделей (1 – 3). Модель (2) наиболее проста и с достаточной для практических целей точностью передает вариабельность средних значений продукции фитопланктона. Данные, полученные с применением модели (4), показали слабую сопоставимость, как с результатами измерений, так и с результатами расчётов по другим моделям, и в такой форме она не пригодна для оценки первичной продукции Чёрного моря.

Благодарности. Автор сердечно признателен д. б. н. З. З. Финенко за предоставленные материалы по определению первичной продукции радиоуглеродным методом и участие в обсуждении рукописи, и анонимным рецензентам за ценные замечания, которые помогли улучшить статью.

1. *Ведерников В. И.* Первичная продукция и хлорофилл В Чёрном море в летне-осенний период. // М. Е. Виноградов, М. В. Флинт. Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. - М: Наука, 1989. - С. 65 – 83.
2. *Ведерников В. И.* Особенности распределения первичной продукции и хлорофилла в Чёрном море в весенний и летний периоды / М. Е. Виноградов. Изменчивость экосистемы Чёрного моря: естественные и антропогенные факторы. – М: Наука, 1991. – С. 128 – 147.
3. *Финенко З. З., Крупаткина Д. К.* Первичная продукция в Чёрном море в зимне-весенний период // *Океанология.* – 1993. – **33**, вып. 1. – С. 97 – 104.
4. *Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я.* Региональная модель для расчёта первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета SeaWiFS // *Морск. экол. журн.* – 2009. – **8**, №1. – С. 81 – 106.
5. *Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Ли Р. И.* Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Чёрном море // *Морск. экол. журн.* – 2005. – **4**, №1. – С. 15 – 45.
6. *Финенко, З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М.* и др. Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря // *Океанология.* – 2002. – **42**, вып. 1. – С. 60 – 75.
7. *Antoine D., Morel A.* Oceanic primary production 1. Adaptation of a spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations // *Global Biogeochemical Cycles.* – 1996. – **10**. – С. 43 – 55.
8. *Balch W. M., Evans J., Brown G.* et al. The remote sensing of ocean primary production: use of new data compilation to test satellite algorithms // *J. Geophys. Res.* – 1992. – **97** (C2). – P. 2279 – 2293.
9. *Behrenfeld M., Falkowski P.* A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models // *Limnol. Oceanogr.* – 1997. – **42**, 7. – P. 1479 – 1491.
10. *Behrenfeld M., Falkowski P.* Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration // *Limnol. Oceanogr.* – 1997. – **42**, 1. – P. 1 – 20.
11. *Campbell J., Antoine D., Armstrong R.* et al. Comparison of algorithms for estimating ocean primary production from surface chlorophyll, temperature, and irradiance // *Global Biogeochemical Cycles.* – 2002. – **16**, 3. – P. 9,1 – 9,15.
12. *Carr M – E., Friedrichsw M. A., Schmeltz M.* et al. A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color // *Deep-Sea Res. II.* – 2006. – **53**. – P. 741 – 770.

13. *Eppley R., Stewart E., Abbott M., Heyman U.* Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll: introduction to regional differences and statistics for the Southern California Bight // *J. Plankton Res.* – 1985. – **7**. – P. 55 – 70.
14. *Falkowski P. G.* Light-shade adaptation and assimilation numbers // *J. Plankton Res.* – 1981. – **3**. – P. 203 – 216.
15. *Fitzwater S. E., Knauer G. A., Martin J., H.* Metal contamination and its effect on primary production measurements // *Limnol. Oceanogr.* – 1982. – **27**. – P. 544 – 551.
16. *Longhurst A., Sathyendranath S., Platt T., Caverhill C.* An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data // *J. Plankton Res.* – 1995. – **17**, 6. – P. - 1245 – 1271.
17. *Platt T., Sathyendranath S.* Estimators of primary production for interpretation of remotely sensed data on ocean color // *J. Geophys. Res.* – 1993. – **98**. – P. 14561 – 14567.
18. *Platt T., Caverhill C., Sathyendranath S.* Basin-scale estimates of primary production by remote sensing: The North Atlantic // *J. Geophys. Res.* – 1991. – **96** (C8). – P. 15147 – 15159.
19. *Richardson K.* Comparison of ¹⁴C primary production determinations made by different laboratories // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1991. – **72**. – P. 189 – 201.

*Поступила 03 апреля 2009 г.
После доработки 22 марта 2010 г.*

Порівняння алгоритмів розрахунку первинної продукції Чорного моря по концентрації хлорофілу в поверхневому шарі, інтенсивності сонячної радіації і температурі. І. В. Ковальова. Приведені результати порівняння інтегрованої по глибині добової первинної продукції, розрахованої із застосуванням п'яти алгоритмів. Алгоритми включали інформацію про концентрацію хлорофілу в поверхневому шарі, інтенсивності фотосинтетичний активної радіації, температурі і глибині евфотічеської зони. Для аналізу алгоритмів використані три бази даних. Одна включала супутникові дані, дві інших - дані, одержані при вимірюваннях продукції методом імітації світлових умов і *in situ*. Результати розрахунків, одержані із застосуванням п'яти алгоритмів усередині кожної бази даних, порівнювалися між собою і з експериментальними даними. Аналіз алгоритмів, що розрізняються по структурі і складності, приводить до відносно малих відмінностей первинної продукції, розрахованої по концентрації хлорофілу в поверхневому шарі, кількості сонячної радіації і температури. Показаний високий рівень зіставності модельних розрахунків із зміряними даними, крайні відмінності між величинами знаходилися в межах 2 – 3 разів. Середні значення інтегральної добової продукції, розраховані по алгоритмах, на 10 – 30 % менше, ніж зміряні методом імітації світлових умов і *in situ*. Виявлені сильні і слабкі сторони моделей, що дозволяють вибрати найзручніші алгоритми для розрахунку первинної продукції в Чорному морі.

Ключові слова: первинна продукція, хлорофіл *a*, інтенсивність сонячної радіації, Чорне море

Comparison of calculation algorithms of primary production in the Black Sea on concentration of chlorophyll in surface layer, to intensity radiation of sun and temperature. I. V. Kovalyova. The results of comparison of integrated on a depth primary production calculated with the use of five algorithms are shown. Algorithms included information about concentration of chlorophyll in a surface layer, intensity photosynthetic active radiation, temperature and depth of euphotic zone. For the analysis of algorithms three databases are used. One included satellite information two other was obtained at measurements of production the method of simulate *in situ* and *in situ*. The results of calculations, with using of five algorithms into every database, were compared between itself and with experimental data. Analysis of algorithms differentiating on a structure and complication are shown relatively small distinctions of the primary production calculated on concentration of chlorophyll in a surface layer, amount of sun radiation and temperature. The high level of comparable of model calculations with the measured data is shown extreme distinctions between value were within the limits of 2 – 3 times. Mean values of integral daily production, calculated by algorithms, on 10 – 30 % less, than simulate *in situ* and *in situ* methods. The strong and weak sides of models allowing choosing the most comfortable algorithms for the calculation of primary production in the Black Sea are revealed.

Key words: primary production, chlorophyll *a*, intensity of sun radiation, Black Sea