Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН»

На правах рукописи

Ковалёва Илона Васильевна

# МОДЕЛИРОВАНИЕ СЕЗОННОЙ И МНОГОЛЕТНЕЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА В ЧЕРНОМ МОРЕ

Специальность 03.02.10 – Гидробиология

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук

> Научный руководитель доктор биологических наук, профессор Финенко Зосим Зосимович

Севастополь - 2017

# СОДЕРЖАНИЕ

## Стр.

ВВЕДЕНИЕ4
РАЗДЕЛ 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ12
1.1 Основные уравнения для математического описания зависимости
фотосинтез – свет13
1.2 Основные модели для математического описания интегрированной по
глубине первичной продукции23
1.3 Основные алгоритмы для оценки первичной продукции, интегрированной
по глубине
1.4 Алгоритмы для оценки первичной продукции по спутниковым
наблюдениям
1.5 Применение ключевых моделей для расчета первичной продукции в
Мировом океане
РАЗДЕЛ 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ44
2.1 Материалы44
2.2 Методы
2.3 Статистика
РАЗДЕЛ 3. МОДЕЛИРОВАНИЕ ФОРМЫ СВЯЗИ ПЕРВИЧНОЙ
ПРОДУКЦИИ С ИНТЕНСИВНОСТЬЮ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ53
3.1 Эскиз модели связи первичной продукции со светом
3.2 Результаты моделирования первичной продукции при различных
световых условиях
3.3 Зависимость отношения общей продукции фитопланктона к хлорофиллу
от света
РАЗДЕЛ 4. ОЦЕНКА ИНТЕГРАЛЬНОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА
ФИТОПЛАНКТОНА В ЧЕРНОМ МОРЕ67
4.1 Описание алгоритма
4.2 Сезонные изменения основных параметров необходимых для проведения

расчетов70
4.3 Сезонная динамика эффективности фотосинтеза77
РАЗДЕЛ 5. СРАВНЕНИЕ МОДЕЛЬНЫХ РАСЧЕТОВ ПЕРВИЧНОЙ
ПРОДУКЦИИ С ДАННЫМИ, ИЗМЕРЕННЫМИ В ЧЕРНОМ МОРЕ83
5.1 Описание использованных алгоритмов
5.2 Сравнение моделей при использовании спутниковых измерений92
5.3 Тестирование моделей по данным экспедиционных наблюдений95
5.4 Сравнение рассчитанных и измеренных значений первичной
продукции
РАЗДЕЛ 6. АНАЛИЗ РАСЧЕТОВ СЕЗОННЫХ И МНОГОЛЕТНИХ
ИЗМЕНЕНИЙ ИНТЕГРИРОВАННОЙ ПО ГЛУБИНЕ ПЕРВИЧНОЙ
ПРОДУКЦИИ, КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА И ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ В
ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ ЧЕРНОГО МОРЯ102
6.1 Сезонная динамика концентрации хлорофилла103
6.2 Сезонная динамика первичной продукции107
6.3 Межгодовые и сезонные изменения концентрации хлорофилла а и
первичной продукции110
ВЫВОДЫ127
ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ129
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ

#### **ВВЕДЕНИЕ**

#### Актуальность темы исследования и степень ее разработанности

Широко признана современном научном мире необходимость В прогнозирования процессов, протекающих в морских экосистемах, и их моделирования. Модели, учитывающие функциональные взаимосвязи между биологическими явлениями в пространстве и времени и физическими и химическими процессами среды, позволяют определять и прогнозировать продуктивность и оценивать устойчивость системы. Можно сказать, что рассматриваемые модели включают в себя модели экосистем, продуктивности, популяций. В них учитываются пространственный (рассматриваются различные пространственные блоки в зависимости от наблюдаемой картины распределения первичной продукции, биогенных веществ в пространстве в условиях апвеллинга, прибрежных районов, эстуариев и т. п.) и временной аспекты. Предмет «биогеохимическое моделирование» охватывает широкую область, и потому необходимо выделять конкретные задачи и период времени исследования.

Особое внимание уделяется моделям продуктивности, с помощью которых воссоздают сезонный ход биомассы фитопланктона. Фитопланктон ответственен за значительную часть общей первичной продукции в Мировом океане и за развитие всех гетеротрофных организмов. Системы уравнений таких моделей описывают: скорость роста фитопланктона как функцию поступления солнечной энергии и ее интенсивности на физиологически эффективных длинах волн; концентрации лимитирующих биогенных веществ, как функции потребления, регенерации и поступления их в процессе перемешивания поверхностных вод с глубинными; скорости уменьшения биомассы фитопланктона в результате его выедания; воздействие зоопланктона и др. Этим вопросам посвящено большое количество исследований [52, 81, 121]. Модели данной категории, как правило, базируются на ранних работах Райли и Стила [143, 145], большой вклад был внесен позже и Платом [118, 119].

Фотосинтез морского фитопланктона - основной процесс, регулирующий

углеродный цикл в море. Только малая часть органического вещества, образуемая в процессе фотосинтеза, экспортируется из верхнего освещенного слоя в более чтобы глубокие слои, однако этого достаточно, концентрация СО<sub>2</sub> В поверхностном слое была ниже, чем над поверхностью моря. Для понимания процессов, контролирующих углеродный цикл в море, важно знать скорость фиксации СО<sub>2</sub> фитопланктоном, которая зависит от способности водорослей поглощать свет и ассимилировать питательные вещества для синтеза углерода. Важность света и питательных элементов показана во многих работах и большое количество исследований было направлено на изучение физиологических характеристик фитопланктона, когда свет или биогенные элементы лимитировали его рост [41, 81, 89, 119, 143]. Значительно меньше работ посвящено выяснению совместного действия основных факторов на изменение первичной продукции [84, 85, 122]. В течение последних лет активные усилия были направлены на расширение представлений 0 характере изменений фотосинтетических параметров фитопланктона. Вариабельность этих параметров рассматривалась в связи с сезонными [87, 137] и региональными особенностями [65, 74, 81, 87, 153], суточной периодичностью [121], разнообразием таксономического и размерного состава фитопланктона [81, 140], температурной и световой адаптацией [65, 74, 81]. Наиболее важными факторами, определяющими величины фотосинтетических фитопланктона, параметров В природных популяциях являются свет, температура, концентрация биогенных элементов, а также важным показателем является содержание пигментов в водорослях. Одним из способов изучения действия совокупности факторов на изменение параметров фотосинтеза может служить сопоставление их значений (например, климатических факторов и параметров фотосинтеза) в районах с разными условиями среды. Исследование механизма связей изменениями климатических факторов между И продуктивностью фитопланктона, в особенности за длительные периоды, необходимо для прогнозирования изменчивости водной экосистемы и оценки ее экологического состояния. В зависимости от климатических и метеорологических происходит увеличение или уменьшение первичной продукции, условий

изменяются масштабы и время «цветения» воды, формируются таксономические группы и видовой состав фитопланктона, что в свою очередь предопределяет все дальнейшее развитие морской экосистемы. Влияние климата, и в частности температуры, отражается на стратификации столба воды, турбулентных потоках и поступлении биогенных веществ в эвфотическую зону, а также условия освещения и выедания фитопланктона гетеротрофами. Появление искусственных спутников Земли, оснащенных сканерами измерениям ПО которых восстанавливают оптические характеристики вод Мирового океана из космоса, новую информацию позволили получать совершенно 0 синоптической изменчивости концентрации хлорофилла в поверхностном слое, а также температуры, освещенности и некоторых других, важных для определения первичной продукции характеристик. Толщина этого слоя равна одной оптической глубине, что соответствует примерно 20% эвфотической зоны [65]. Использование био-оптических моделей для перехода от цветовых характеристик моря, восстановленных по измерениям из космоса, к первичной продукции требует описания пространственно-временного и вертикального распределения характеризующих оптические и фотосинтетические свойства параметров, фитопланктона. Поэтому современном на этапе научных исследований необходимо создание и разработка новых моделей, удобных в использовании, и позволяющих наиболее точно определять и прогнозировать продуктивность фитопланктона в океане. Это особенно актуально для Черного моря, в котором велико влияние не только климатических факторов, но и антропогенного воздействия.

#### Цель и задачи исследования

Развить и применить алгоритмы для оценки сезонной и межгодовой изменчивости продукции фитопланктона и эффективности фотосинтеза в контрастных зонах Черного моря.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Провести расчеты и исследовать форму связи между величинами первичной продукции на единицу поверхности, количеством солнечной энергии,

достигающей поверхности моря и фотосинтетическими параметрами фитопланктона. Определить интегральную эффективность фотосинтеза черноморского фитопланктона, выявить количественные закономерности ее пространственной, внутри- и межгодовой изменчивости;

2. На основе известных представлений о факторах, определяющих первичную продукцию в океане, а также известных моделей для Мирового океана, развить модель для расчета интегрированной по глубине первичной продукции в Черном море;

3. На основе созданной модели провести расчет интегральной первичной продукции в Черном море, исспользуя базы данных прямых и спутниковых измерений;

4. Провести сравнительный анализ данных, расчитанных по известным моделям и новым способом расчета, а также сравнить эти данные с измеренными;

5. Провести анализ многолетней динамики первичной продукции, температуры и концентрации хлорофилла *а* в Черном море.

#### Научная новизна полученных результатов

Автором модифицирована модель для расчета интегральной первичной продукции в Черном море с небольшим числом измеренных входных параметров (поверхностная концентрация хлорофилла *a*, температура и освещенность). сравнение измеренных Впервые проведено И рассчитанных данных использованием пяти различных моделей. По результатам анализа выбрана упрощенная математическая модель для расчета интегральной первичной продукции в Черном море, которая наиболее точно описывает измеренные данные. Предложенная новая модель наиболее проста и с достаточной для практических целей точностью передает вариабельность средних значений продукции фитопланктона. Впервые проведены расчеты интегрированной по глубине первичной продукции в эвфотическом слое за 30-летний период. Определена динамика интегральной первичной продукции, поверхностной концентрации хлорофилла и температуры в Черном море с построением трендов данных показателей. Рассчитаны величины эффективности фотосинтеза и определены закономерности ее изменения от интенсивности солнечной радиации.

Полученные значения интегральной эффективности находятся в пределах, характерных для других морей и океанов.

Теоретическая и практическая значимость полученных результатов Предложенная модель позволяет расчитывать, оценивать и прогнозировать интегральную первичную продукцию в Черном море. Ее можно использовать для расчета продукции на различных пространственно-временых масштабах и мониторинге фитопланктонного сообщества. Рассматриваемая модель проста и имеет достаточно высокую точность, а также сопоставимость с данными прямых измерений. Важность исследований таких заключается В TOM, что интегрированная по глубине продуктивность фитопланктона является ключом к пониманию углеродного цикла в море. Основываясь на оценках эффективности фотосинтеза, можно судить о состоянии фитопланктонного сообщества Черного моря. По результатам моделирования интегральной продуктивности показано, что при сравнении первичной продукции, измеренной в различных районах моря, необходимо учитывать интенсивность солнечной радиации.

#### Основные положения, выносимые на защиту:

- 1. Интегральная первичная продукция зависит от интенсивности солнечной радиации, достигающей поверхности моря, и ее необходимо учитывать при сравнении пространственной и временной изменчивости величин.
- 2. Интегральная эффективность фотосинтеза фитопланктона в Черном море в течение большей части года изменяется в узких пределах.
- Адаптированная для Черного моря математическая малопараметрическая модель для расчета интегральной первичной продукции в эвфотическом слое с достаточной для практических целей точностью передает вариабельность средних значений продукции фитопланктона.
- 4. Однонаправленных трендов многолетних изменений первичной продукции и концентрации хлорофилла в глубоководной части Черного моря не выявлено.

#### Методология и методы исследования

Диссертационная работа является самостоятельным научным исследованием. Разработка задач и выбор методов исследований, основной

комплекс расчетных работ (подборка моделей и разработка новых путей расчета продуктивности, подготовка специализированной базы данных для расчета первичной продукции, математическая обработка полученных результатов), обобщение, анализ и интерпретация полученных данных выполнены автором самостоятельно.

Объект исследования – фитопланктон Черного моря.

Предмет исследования – первичная продукция, эффективность фотосинтеза фитопланктона, сезонная и многолетняя динамика продукции и концентрации хлорофилла.

*Методы исследования* – в работе использовались данные по продукции фитопланктона, измеренные ранее: а) радиоуглеродным методом в двух модификациях: методом имитации световых условий и *in situ*, б) по концентрации хлорофилла *а* флуориметрическим и спектрофотометрическим методами и рассчитанной по спутниковым наблюдениям. Методы математического моделирования.

Достоверность результатов обеспечена методами статистической обработки данных, проведенной стандартными методами, предложенными в учебнике по общей теории статистики (Елисеева И. И., Юзбашев М. М., 2004), методическом пособии (Д. С. Парчевская, 1969), а также использованием компьютерных программ SigmaPlot, Grapher, Excel.

#### Апробация результатов исследований

Диссертационная работа выполнена в отделе экологической физиологии водорослей ИМБИ им. А. О. Ковалевского РАН в рамках фундаментальных исследований по госбюджетным темам: "Разработка новых подходов для оценки структурных и продукционных характеристик фитопланктонного сообщества и роли физико-химических процессов в их изменчивости" (№ ДР 0107U012022, 2004 – 2009 гг.); "Комплексная оценка современного состояния и прогнозирования динамики условий морской среды и ресурсов Азово-Черноморского бассейна" (№ ДР 0110U006203, 2010 – 2014 гг.); "Изучение механизмов адаптации, трансформации и эволюции морских и океанических

экосистем в условиях климатических изменений и антропогенного влияния» (№ 1001-2014-0013, 2015 – 2017). В перечисленных темах диссертант принимал участие как исполнитель.

Материалы диссертации были представлены на семинарах отдела экологической физиологии водорослей ИМБИ им. А. О. Ковалевского РАН (2005 - 2015 гг.), Международной III Всероссийской научно-практической конференции "Биологические устойчивость, принципы системы: И механизмы функционирования". (1 - 5 марта 2010 года Россия, Нижний Тагил, Свердловская область, 2010); "6-ой Международной научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем "Понт Эвксинский VI" (г. Севастополь, 21 – 24 сентября 2009 г.); Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых "Фундаментальные и прикладные исследования в биологии" (23 - 26 февраля 2009 г., Донецк); IX Международной научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем, посвященной 100-летию со дня рождения д.б.н. проф., чл.-кор. АН УССР В. Н. Грезе (17 - 20 ноября 2015 г.) "Понт Эвксинский – 2015"; Международной научно-практической конференции, г. Елабуга, 25-26 ноября 2015 года: «ОХРАНА ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ И ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБРАЗОВАНИЕ»; XVI-ая Всероссийская Молодежная Гидробиологическая конференция «Перспективы и проблемы современной гидробиологии» - 10 – 13 ноября, Борок, 2016.

#### Публикации

По теме диссертации опубликовано 11 печатных работ, 6 статей, в том числе 5 статей в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК РФ и ВАК Украины (опубликованных до 2014 г.), 1 статья в сборнике, 5 – в материалах региональных и международных конференций. Самостоятельно написано 4 статьи. В работах, опубликованных в соавторстве, вклад соискателя состоит в проведении расчетов и их статистической обработке, описании результатов и их анализе. Права соавторов публикаций не нарушены.

### Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 6 разделов, выводов, списка

использованных источников (47 отечественных изданий и 106 иностранных). Работа изложена на 147 страницах машинописного текста, иллюстрирована 3 таблицами и 25 рисунками.

#### Благодарности

Автор считает приятным долгом выразить глубокую благодарность и признательность научному руководителю доктору биологических наук, заведующему отделом экологической физиологии водорослей ИМБИ им. А. О. Ковалевского РАН **3. 3. Финенко** за помощь в разработке теоретических основ диссертации, руководство и определение стратегии исследований, рекомендации на всех этапах работы; к.ф-м.н. **В. В. Суслину** за предоставление спутниковых данных, а также сотрудникам отдела экологической физиологии водорослей за предоставленные первичные данные; признательность всем сотрудникам отдела экологической физиологии водорослей за внимание к работе и ценные замечания.

#### РАЗДЕЛ 1

### ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Количественное описание функционирования морских экосистем требует интеграции физических, химических и биологических знаний. Пространственное зависящее распределение многих организмов, ОТ физических процессов, регулирующих перенос самих организмов и питательных веществ, не может быть объяснено биологией. Поэтому только одной модели, интегрирующие физические, химические и биологические взаимодействия являются адекватной основой для исследования морских систем. Модели, объединяющие биологию и физическую океанографию, имеют много привлекательных особенностей. Они помогают главные факторы, действующие выделить на систему, рационализировать планирование наблюдений, упорядочить обработку данных, целенаправленный теоретический анализ. Bo провести многих случаях применение математического моделирования для предсказания воздействия на Создание экосистему альтернативы. моделей, учитывающих не имеет пространственно-временные функциональные взаимосвязи между биологическими явлениями и физико-химическими процессами среды, позволяет прогнозировать продуктивность системы и оценивать ее устойчивость [2, 3, 11, 12, 16, 17, 22, 23, 26, 31, 32, 30, 32, 33, 38, 133]. В зависимости от задач и достигнутого уровня знаний об объекте, используются, различные типы моделей, которые можно охарактеризовать по их сложности, зависящей от количества переменных и математического аппарата. В биологической океанографии используются различные категории моделей. Как указывается в литературе [2, 3, 11, 12, 22, 24, 23, 26, 31, 32, 33, 61, 144], в простейшем случае ограничиваются построением блок-схемы, с помощью которой качественно, иногда количественно, оценивают, какие взаимосвязи имеют место в изучаемой экосистеме. Блок-схема обычно включает потоки вещества, или энергии, чтобы в первом приближении можно было бы сравнить, какая часть растительной биомассы потребляется зоопланктоном, какая оседает, или разрушается. В таких схемах потоки характеризуются средней величиной и не отражают динамики процесса [24, 29]. Для прогнозирования процессов с учетом динамики изменений и ее последствий на биологическую систему обычно используют имитационную модель [10, 22]. Переход от блок - схемы к динамической имитационной модели осуществляется в построении уравнений, описывающих потоки между блоками. Простые варианты имитационных моделей являются детерминированными и гомогенными в пространстве. В этих моделях параметры, характеризующие скорость потоков принимаются как средние значения за определенный интервал времени, а горизонтальное распределение организмов, относящихся к различным группам, равномерно. Все трофическим ранние математические модели продуктивности планктона, основываются на допущении горизонтальной однородности [144, 146] и они часто называются «резервуарными моделями». При более детальном подходе к исследованию химических и биологических переменных определенный район разбивают на некоторое количество ниш, в пределах которых преобладают сходные условия среды, обмен между нишами учитывается введением управляемого параметра, характеристики которого определяют взаимодействие. Ниже будут рассмотрены некоторые подходы к моделированию продуктивности фитопланктона, которые интенсивно развивались в последние десятилетия.

### 1.1 Основные уравнения для математического описания зависимости фотосинтез – свет

Основная форма связи между скоростью фотосинтеза и плотностью светового потока известна с начала прошлого века. Как известно, по мере роста интенсивности света от нуля скорость фотосинтеза линейно возрастает, затем при

некоторой интенсивности наступает насыщение, и она становится постоянной. При высокой интенсивности света наблюдается обратимое ингибирование фотосинтеза, а при экстремально высокой освещенности фотосинтетический аппарат водорослей может разрушиться необратимо. Модели фиксации углерода фитопланктоном основаны на идеализации зависимости между фотосинтезом и светом. В работах [23, 32] показано поэтапное развитие ранних моделей светозависимого роста микроводорослей. Часть из них будет приведена ниже.

Так, первые представления о действии света на фотосинтез растений было сформулировано Блэкманом в 1905 году [66], согласно которому резкое изменение скорости фотосинтеза (*P*) происходит между двумя линейными участками кривой.

$$P = P_m \cdot E / E_n, (E \le E_n),$$
  

$$P = P_m, (E \ge E_n),$$
(1.1)

где *E* – интенсивность света, *E<sub>n</sub>* – интенсивность света при насыщении фотосинтеза светом, *P<sub>m</sub>* – максимальная скорость фотосинтеза.

Если не принимать во внимание ингибирование фотосинтеза при высокой интенсивности света, то зависимость фотосинтез-свет можно описать уравнением прямоугольной гиперболы Бэйли (1935) [54].

$$P = P_m \cdot E / (E_\kappa + E), \qquad (1.2)$$

где  $E_K$  – константа полунасыщения,  $E_K = P_m / 2$ .

Уравнение (1.2), аналогичное моделям ферментативного процесса, часто не согласуется с экспериментальными данными, тем не менее, оно широко используется в аналитических моделях. [117, 118, 119]. Смит (1936) [139] предложил ряд уравнений, которые более точно описывают экспериментальные данные по изменению значений *P* от *E*. Среди них широко известно уравнение в форме

$$P = P_m \cdot \alpha \cdot E / (P_m^2 + \alpha^2 \cdot E^2)^{1/2},$$
(1.3)

*а* – угол наклона кривой фотосинтез-свет.

Позже Волленвейдер [149] модифицировал уравнение Смита, дополнив его функцией ингибирования.

$$P = (P_m \cdot E / (E_K^2 + E^2)^{1/2}) \cdot (1 / ((E_{K_i}^2 + E^2)^{1/2})^n).$$
(1.4)

Крупный завершающий анализ в области математического описания зависимости фотосинтез – свет был выполнен Баннистером (1979) [56, 59], который предложил обобщенное уравнение для ее описания:

$$P = P_m \cdot E / (E_K^n + E^n)^{1/n} - P_r, \qquad (1.5)$$

 $P_r$  – скорость дыхания клеток, *n* - степенной показатель, зависящий от условий водоема, определяется экспериментально.

В отличие от вышеприведённых уравнений, существует другая группа моделей, представленная экспоненциальной зависимостью фотосинтеза от света. Обоснование такой зависимости, обычно основано на том, что фотоны поступают на реакционные центры в соответствии с законом распределения Пуассона. Так, например, было предложено уравнение [87]:

$$P = P_m \cdot (1 - \exp(-b \cdot E_{\delta})), \qquad (1.6)$$

где  $P_m = q \cdot N/\tau$  – максимальная интенсивность фотосинтеза, q – квантовый выход, b – коэффициент перехода от среднего количества фотонов поглощенных одним реакционным центром за время  $\tau$  к энергетическим единицам интенсивности света, N – количество реакционных центров,  $E_p$  – интенсивность

поглощаемой световой энергии. Поглощенный фотон поступает в электроннотранспортную цепь (ЭТЦ) и за счет энергии, поглощенной фотосистемой 2, в реакционном центре создается восходящий поток электронов от воды к последующим компонентам ЭТЦ и затем к НАДФ. В течение этого времени реакционные центры закрыты и не способны поглощать следующие фотоны. Близкий подход был использован в работе Петерсона с соавторами [114], которые получили достаточно хорошее описание скорости фотосинтеза фитопланктона от света и дали корректное объяснение, исходя из механизма фотосинтеза, при этом они использовали статистику Пуассоновского распределения поглощения фотонов фотосинтетической единицей за единицу времени  $\tau$ , где  $\tau$  – время ее оборота. Было сделано предположение, что фотоны в течение этого времени не поглощаются, тогда скорость фотосинтеза будет пропорциональна (1- $e^{-Ep}$ ), где  $E_p$ среднее количество квантов, поглощенных фотосинтетической единицей за единицу времени. Поскольку  $E_p$  пропорционально плотности светового потока (*E*), ясно, что

$$P = P_m \cdot (1 - e^{-E/E_n}).$$
(1.7)

Уравнения Горского и Петерсена с соавторами [87, 114] базируются только на световой стадии фотосинтеза. Введя дополнительный параметр (*S*), отвечающий за темновую стадию фотосинтеза, Филипповский (1970) [33], внес изменения в уравнение (1.7):

$$P = \frac{P_m \cdot (1 - \exp(-b \cdot E_{\delta}))}{1 + P_m \cdot (1 - \exp(-b \cdot E_{\delta})/S)} , \qquad (1.8)$$

*S* – фактор, учитывающий концентрацию субстрата.

Стил [141] предложил выражать зависимость фотосинтеза от света экспоненциальной функцией:

$$P = P_m \cdot E / E_n \cdot \exp(1 - E / E_n).$$
(1.9)

В уравнении (1.9) начальный наклон кривой равен

$$\Delta P / \Delta E = P_m \cdot \exp(E / E_n). \qquad (1.10)$$

(*E<sub>n</sub>* – плотность светового потока при которой наблюдается начало насыщения фотосинтеза по свету)

Это уравнение не всегда с необходимой точностью описывает данные, полученные в эксперименте, так как форма кривой жестко фиксирована, особенно при больших интенсивностях света. Паркер (1974) [110] модифицировал уравнение Стила, возведя правую часть уравнения в степень

$$P = P_m \cdot \left[ E / E_n \cdot \exp(1 - E / E_n) \right]^{\beta}.$$
(1.11)

Введение дополнительного параметра  $\beta$  ( $\beta$  - параметр торможения реакций фотосинтеза светом) улучшило соответствие кривых с экспериментальными данными. Исходя из Пуассоновского распределения поглощения фотонов фотосинтетической единицей, Вэб с соавторами [151] предложили экспоненциальное выражение для описания кривой фотосинтез – свет, обратив внимание на преимущества использования в уравнении начального наклона кривой и максимальной скорости фотосинтеза.

$$P = P_m \cdot (1 - \exp(-\alpha \cdot E/P_m)). \qquad (1.12)$$

Это уравнение было изменено Яссби и Платом (1976) [119] в форму, позволяющую измерять параметры кривой фотосинтез-свет. Они впервые ввели в модель фотосинтез-свет гиперболический тангенс.

$$P = P_m \cdot \tanh(a \cdot E / P_m), \qquad (1.13)$$

где *а* – начальный наклон кривой.

В дальнейшем уравнение (1.13) было расширено Платтом с соавторами (1980) [118], путем введения дополнительного параметра, отвечающего за процесс торможения фотосинтетической реакции при высокой плотности светового потока.

$$P = P_{s} \cdot [1 - \exp(-\alpha \cdot E/P_{s})] \exp(-\beta \cdot E/P_{s}), \qquad (1.14)$$

где *P<sub>s</sub>* - масштабный множитель, связанный с максимальной относительной скоростью фотосинтеза (*P<sub>m</sub>*, мгС мгХл<sup>-1</sup> сут.<sup>-1</sup>), следующим тождеством:

$$P_m = P_s \cdot (\alpha / [\alpha + \beta]) \cdot (\beta / [\alpha + \beta])^{\beta / \alpha}.$$

Яссби и Плат (1976) [119] провели сравнение, приведенных выше уравнений, задаваемых С ДВУХ или трех параметров, помощью С экспериментальными данными, полученными в 188 опытах, проведенных в прибрежных водах Новой Шотландии с природным сообществом фитопланктона. Критерием, характеризующим степень близости рассчитанных значений с экспериментальными данными, было среднеквадратическое отклонение между расчетными и измеренными значениями при каждом уровне освещенности. Тестирование показало, что с наименьшей дисперсией экспериментальные данные описываются уравнением Смита (1936) и уравнением в виде гиперболического тангенса. Было также показано, что уравнение Михаэлиса-Ментона, которая часто использовалась в моделях парных процессов, неточно отражает экспериментальные данные. Эта работа послужила началом широкого использования модели для описания скорости фотосинтеза природных популяций фитопланктона в различных зонах океана [88, 122].

Основными параметрами, используемыми в уравнениях являются: начальный наклон кривой  $\alpha = (\Delta P / \Delta E)$ , максимальная скорость фотосинтеза  $(P^{B}_{m})$ и  $\beta$  – параметр торможения реакций фотосинтеза светом. Эти параметры, нормированные на концентрацию хлорофилла a ( $\alpha^{B}$  и  $P^{B}_{m}$ ), обычно используются в моделях для оценки первичной продукции по спутниковым измерениям хлорофилла и определения влияния факторов среды на удельную продукцию фитопланктона.

В заключение представим ряд наиболее общепринятых уравнений, применявшихся ранее, и которые используются в современных исследованиях:

$$P = P_m \cdot (E/(E^2 + E_n^2)^{0.5}) - \text{уравнение Смита 1936}$$

$$P = P_m \cdot (1 - \exp(-E/E_n)),$$

$$P = P_m \cdot (1 - \exp(-\alpha \cdot E/P_m)) - \text{уравнение Вэба и др. 1974}$$

$$P = P_m \cdot (\tanh(E/E_n)) - \text{уравнение Яссби-Платта 1976}$$

$$P = P_m \cdot (1 - \exp(-E/E_n) \cdot \exp(-\beta \cdot E/P_m)) - \text{уравнение Платта и др. 1980}$$

Если сравнить данные, полученные с использованием основных подходов для описания световых зависимостей фотосинтеза, то наглядно, можно увидеть отличия экспоненциальных (1.12), (1.13), и гиперболических форм уравнений (1.2), (1.3), и уравнение ломаной (1.1), которые приведены на рисунке 1.1. Для построения были приняты постоянными величины  $\alpha^B = 0,03$  и  $P^B_m = 3$ , в световом диапазоне от 0 до 600 мкЕ м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>. Видно, что все кривые имеют сходную форму, однако они отличаются в области перегиба кривой и в достижении максимального фотосинтеза.



Рисунок 1.1 Кривые основных экспоненциальных и гиперболических уравнений зависимости фотосинтеза – свет.

Аналогичным образом могут быть построены кривые фотосинтез-свет, в которых учитывается не падающий на поверхность свет, а поглощенный водорослями. Кифер и Митчелл [94] для устойчивого состояния фитопланктона построили несложную модель для расчета валового фотосинтеза

$$P = \Phi_c \cdot \kappa \cdot E \cdot Chl \cdot (a_{ph} \cdot Chl^{-1}), \qquad (1.15)$$

где  $\Phi_c$  –квантовая эффективность фотосинтеза;  $\kappa$  – множитель для перехода от мольС к мгС; *Chl* – концентрация хлорофилла *a*;  $a_{ph} \cdot Chl^{-1}$  – спектральновесовое поглощение света фитопланктоном, нормированное на хлорофилл; *E* – количество квантов в области фотоситетически активного спектра. Для описания зависимости  $\Phi_c$  от света была выбрана функция Михаэлиса – Ментена (прямоугольная гипербола):

$$\Phi_c = \Phi_{\max} \cdot \left( E_{\Phi} / (E_{\Phi} + E) \right), \qquad (1.16)$$

где  $\Phi_{\text{max}}$  – максимальная квантовая эффективность фотосинтеза,  $E_{\phi}$  – свет при которой квантовая эффективность равна  $\Phi_{\text{max}}/2$ . Позднее уравнение (1.16) было трансформировано в спектральную модель [61, 107, 138], которая учитывает спектральное распределение света и поглощение его фитопланктоном (полная спектральная модель фотосинтеза описана Морелем [102]):

$$P(z) = \Phi_c \cdot (1, 2 \cdot 10^4) \cdot AQ_{ph}(z), \qquad (1.17)$$

где  $AQ_{ph}(z)$  – интегральное количество квантов, поглощенное фитопланктоном на определенной глубине z в пределах 400-700нм.

$$AQ_{ph}(z) = \int_{400}^{700} E(\lambda, z) \cdot a_{ph}(\lambda, z) d\lambda , \qquad (1.18)$$

где  $E(\lambda, z)$  – количество квантов на глубине z и длине волны  $\lambda$ ,

 $a_{ph}(\lambda,z)$  – коэффициент поглощения света фитопланктоном на глубине *z* и длине волны  $\lambda$ . Поскольку  $a_{ph}(\lambda,z)$  оценивается вместе с детритом, была разработана методика спектрального восстановления поглощения света фитопланктоном ( $a_{ph}(\lambda,z)$ ), основанная на определении концентрации пигментов методом жидкостной хроматографией и их поглощении света in vivo [61, 91, 107].

$$a_{ph}(\lambda, z) = \sum_{i=1}^{n} a^* \cdot (\lambda) \cdot Ci(z), \qquad (1.19)$$

где  $a_{ph}(\lambda, z)$  – удельный коэффициент поглощения света *i* пигментом и *Ci*(z) концентрация *i* пигмента, измеренная HPLC,  $a^*$  – удельный коэффициент поглощения света на определенной длине волны. Поскольку спектральный состав света изменяется с глубиной, для новой формулировки необходимо было использовать уравнение (1.17)

$$\Phi_{c}(z) = \Phi_{\max} \cdot (P_{m} / \Phi_{\max}) / (P_{m} / (\Phi_{\max} + AQ_{ph}(z))).$$
(1.20)

Уравнение (1.20) отличается от уравнения (1.16) тем, что  $AQ_{ph}(z)$  зависит от длины волны, а  $P_m$  и  $\Phi_{max}$  не зависят от длины волны. Сравнения, выполненные в открытых океанических водах, показали, что фотосинтез, рассчитанный по уравнениям (1.17 – 1.20) согласуется в пределах 30% со скоростью фотосинтеза, измеренной in situ в Саргассовом море [107].

Для улучшения прогностической точности скорости фотосинтеза в различных водных массах южно-калифорнийского залива Смит с соавторами [140] заменили отношение  $P_m/\Phi_{\text{max}}$  в уравнение (1.20) на эквивалентные математические величины в форме  $E_n$ ,  $k_c$ , *Chl*, где  $k_c$  – средний по спектру удельный коэффициент поглощения света фитопланктоном.

$$\Phi = \Phi_{\max} \cdot (k_c \cdot E_n \cdot Chl / (k_c \cdot E_n \cdot Chl + E)).$$
(1.21)

По существу уравнение (1.21) трансформировано в спектральное уравнение для оценки  $\Phi_c$ , как функции  $E_n$ ,  $k_c$  и  $AQ_{ph}$ . В лабораторном исследовании, выполненным с диатомовой водорослью *Chaetoceros gracile* и золотистой *Emiliania huxleyi*, было найдено хорошее согласование между скоростью фотосинтеза определенной по уравнению (1.15) и улучшенной моделью поглощения света [136]. Оценки квантового выхода фотосинтеза для природных популяций фитопланктона в различных типах вод с использованием моделей со спектральными и не спектральными компонентами привели к одинаковым результатам [91, 137]. Следует отметить, что модели с гиперболическим тангенсом и поглощением света фитопланктоном математически идентичны [61]. Из приведенных выше уравнений следует, что

$$\Phi_{c}(z) \cdot E(z) \cdot a_{nh}(z) = P_{m} \cdot \tanh(E(z)/E_{n}), \qquad (1.22)$$

так как

$$\Phi_{\max} = \alpha \cdot (a_{ph}(z))^{-1}, \qquad (1.23)$$

И

$$P_{\rm m} = \alpha \cdot E_n \,. \tag{1.24}$$

Если разделить левую часть уравнения (1.22) на  $\Phi_{\text{max}}/\Phi_{\text{c}}$  и подставить вместо  $\Phi_{\text{max}}$  и  $P_{\text{m}}$  их равенства, получим

$$\Phi_c(z)/\Phi_{\max} \cdot E(z) = E_n \cdot \tanh(E(z)/E_n), \qquad (1.25)$$

ИЛИ

$$\Phi_{c}(z) = \Phi_{\max} \cdot (E_{n} / E(z) \cdot \tanh(E(z) / E_{n})).$$
(1.26)

Таким образом, если не учитывать дыхание фитопланктона, квантовый выход фотосинтеза можно оценить по параметрам входящим в модель гиперболического тангенса. Как видно, основной вклад в изменение квантового выхода фотосинтеза на определенной глубине будет зависеть от отношения  $E_n/E(z)$ . Действительные значения констант, входящих в модель (1.26), можно будет получить тогда, когда станут более ясными механизмы фотодыхания и фотоингибирования. Модели, описывающие фотосинтетическую реакцию фитопланктона как функцию плотности светового потока и света, поглощенного водорослями, математически идентичны. Количественное описание фотосинтеза от света с применением экспоненциальной зависимости и прямоугольной гиперболы имеют некоторые общие характеристики: все они проходят через начало координат и до определенной плотности светового потока не имеют точки перегиба.

### 1.2 Основные модели для математического описания интегрированной по глубине первичной продукции

Все математические модели можно условно разделить на три типа – механистические, эмпирические и полуэмпирические. Наиболее важной частью механистического моделирования является формулировка некоторых предположений и механизмов, отвечающих за поведение биологической системы, которые описываются математически. Решая уравнения, получаем ряд данных, показывающих прогноз модели. Полной противоположностью механистическим моделям являются эмпирические модели, построение которых осуществляется без учета механизмов. Они чаще всего используются для организации и обобщения данных, относящихся к двум переменным. Количественное описание данных предполагает подбор наиболее подходящих формул, или системы уравнений для их адекватного описания. Полученные уравнения используются в качестве инструмента для прогнозирования. Наиболее распространенной моделью какоголибо процесса являются полуэмпирические модели, при построении которых в разных соотношениях объединяются механистические и эмпирические подходы.

Такие модели включают известные механизмы и эмпирические данные для количественного описания. В полуэмпирических моделях крайне важен выбор параметров, помогающих извлечь информацию о свойствах изучаемого процесса. В последние годы в связи с расширением масштабов и усложнением характера океанографических исследований, полуэмпирические модели, используемые для оценки первичной продукции интегрированной по глубине, делят на несколько категорий [59]. Первая категория – модели, не учитывающие спектральный состав подводной освещенности. Интегрированную по глубине первичную продукцию, получают путем интегрирования функции фотосинтез - свет по глубине и фотосинтетически активной радиации (ФАР) [38, 109, 127]. Эти модели включают интенсивность солнечной радиации, падающей на поверхность моря, оценку вертикального распределения подводной освещенности в течение суток, фотосинтетические характеристики фитопланктона при субоптимальной освещенности, суточную максимальную скорость фотосинтеза и концентрацию хлорофилла. Такие модели Брехенфилд и Фальковский (1997) [59] называют моделями интегрирования ФАР по глубине и времени (МИФ):

$$\sum PP = \iint f(z_i, t) dz dt, \qquad (1.27)$$

ИЛИ

$$\sum PP = \int_{t=sunrise}^{sunrise} \int_{z=0}^{z_{eu}} \varphi(t,z) \cdot PAR(t,z) \cdot Chl(z) dt dz - R$$

Вторая категория моделей для оценки первичной продукции, которую выделяют эти же авторы, включает изменение спектрального состава света с глубиной и функции фотосинтеза от длины волны [101]. Они описывают преобразование поглощенного света в чистый фотосинтез, используя набор экспериментальных параметров зависимости фотосинтез-свет –  $P^{B}_{m}$ ,  $\alpha^{B}$ ,  $\beta$ ,  $E_{n}$ ,  $\varphi_{\lambda}$ [134], или переменные, характеризующие фотосистему 2 ( $\sigma_{P \ II}$ ,  $\tau$ ) [70, 134]. Суммарная суточная продукция фитопланктона для эвфотического слоя ( $\sum PP$ ) рассчитывается путем интегрирования величины фотосинтеза по длине волны ( $\lambda$ ), глубине (*z*) и времени (*t*) [59]:

$$\sum PP = \iiint f(\lambda_{PUR}, z_i, t) d\lambda dz dt, \qquad (1.28)$$

ИЛИ

$$\sum PP = \int_{\lambda=400}^{700} \int_{t=sunrise}^{sunset} \int_{z=0}^{z_{eu}} \Phi(\lambda,t,z) \cdot PAR(\lambda,t,z) \cdot a^*(\lambda,z) \cdot Chl(z) d\lambda dt dz - R,$$

где функции  $\Phi$  и  $\phi$  – квантовые выходы для поглощенной  $\Phi$ AP.

Как видно, модели спектрального разрешения включают описание по спектральному составу солнечного излучения падающего на поверхность океана и проникающего в водную толщу. Они имеют высокий уровень сложности, и большое количество расчетных этапов [102, 117]. МИФ и МСР применяются для оценки валового фотосинтеза с использованием измерений скорости фотосинтеза от света. Несомненное достоинство этих моделей состоит в том, что они включают переменные зависимости фотосинтез-свет, имеющие конкретное физиологическое значение:  $P^{B}_{m}$  – нормированная на хлорофилл максимальная скорость фотосинтеза при световом насыщении  $E_n$ , которая контролируется концентрацией и активностью ферментов, концентрацией реакционных центров PS2 и удельным поглощением света фотосистемой 2 [76]; а<sup>В</sup> – начальный угол углерода, нормированный на хлорофилл, фиксации В области наклона лимитирования фотосинтеза светом. Во вторую категорию входят также модели, основанные на использовании световой зависимости чистого фотосинтеза интегрированного по времени, и функций удельного поглощения света фотосистемой 2 ( $\sigma_{PS2}$ ), или время обращения электрона ( $\tau$ ) в ней.

Третья категория моделей (МИВ) включает данные, полученные в длительных опытах – 6 – 24 часа [58, 59]. В этих моделях сохраняется решение временной зависимости солнечного излучения и вертикального разрешения первичной продукции [59, 130, 132, 149, 150]. Суточная продукция фитопланктона под одним квадратным метром поверхности эвфотической зоны будет равна

$$\sum PP = \int f(z_i) dz. \tag{1.29}$$

ИЛИ

$$\sum PP = \int_{z=0}^{z_{eu}} P^b(z) \cdot PAR(z) \cdot DL \cdot Chl(z) dz.$$

Данные, используемые для параметризации МИВ получены в длительных опытах в условиях переменного солнечного освещения. Таким образом, динамика фотосинтеза в течение суток, или дня, интегрируется в единственное значение. Переменные МИВ не эквивалентны переменным в модели фотосинтез-свет. При постоянной переменном световом режиме И при интенсивности света, максимальная скорость фотосинтеза внутри водного столба может различаться. Эти различия часто возникают из-за разного действия интенсивности и дозы облучения на скорость фотосинтеза [130, 149, 150, 152]. Поэтому в моделях МИВ обозначение  $P^{B}_{m}$  заменили на  $P^{B}_{opt}$  – скорость фотосинтеза при оптимальном освещении [58].

Модели МИВ интенсивно развивались в ранних исследованиях первичной продукции [130, 131, 151]. Их развитие было основано на анализе вертикальных профилей ФАР и первичной продукции, которая обычно имеет зависимость сходную с функцией фотосинтез-свет (т. е. определяются области светового насыщения, светового лимитирования и фотоингибирования [132]).

Четвертая категория моделей использует интегрированные функции вертикального распределения переменных, измеренных в море (МИГ). В упрощенных моделях этой категории, которые не учитывают действие света на фотосинтез, суточную первичную продукцию ( $\sum PP$ ) рассчитывают как функцию от концентрации хлорофилла в поверхностном слое [64, 72, 73, 141]. Другие модели включают содержание хлорофилла, интегрированное по глубине ( $\sum Chl$ ) и количество солнечной радиации, достигающей поверхности моря в течение дня [77, 98, 116, 121]. В более полные модели МИГ входят оценки глубины эвфотической зоны ( $Z_{eu}$ ), концентрации хлорофилла (*Chl*), длины дня (*DL*), фотоадаптивного параметра (*P*<sup>*B*</sup><sub>*opt*</sub>) и световой функции [58, 120, 152]. У авторов [58] она предложена в общем виде:

$$\sum PP = P^{B}_{opt} \cdot f[\Phi AP(0)] \cdot DL \cdot Chl_0 \cdot Z_{eu} .$$
(1.30)

### 1.3 Основные алгоритмы для оценки первичной продукции, интегрированной по глубине

Одной из базовых и первых работ по описанию интегрированной суточной продукции является работа Толлинга (1957) [147], первичной который использовал результаты исследований скорости фотосинтеза, полученные на оз. Уиндермир и окрестных озерах с помощью кислородной модификации метода склянок. Измерялся также фотосинтез диатомовых водорослей, главным образом Asterionella formosa из культур и природной популяции, в зависимости от подводной освещенности в озерах разного типа. Модель Толлинга относится к моделям категории МИГ и основывается на допущении вертикальной однородности распределения фитопланктона в водном столбе. Она получена из вертикального распределения скорости фотосинтеза ( $P_z$ ), измеренного в опытах in situ, и взаимосвязи фотосинтез-свет, описываемой уравнением Смита (1936) [139]. Толлинг использовал данные по изменению кислорода в склянках в течение достаточно короткого промежутка времени, для того чтобы не вводить корректировки на дыхание, при расчете *УРР*. Для описания кривой фотосинтезсвет, применено уравнение Смита, которое не учитывает фотоингибирование. Толлинг предположил, что площадь, ограниченная кривой профиля скорости фотосинтеза, равна площади прямоугольника ABCD (рисунок 1.2), где ширина AB равна скорости фотосинтеза при световом насыщении (P<sub>m</sub>), высота BC – изменение вертикального профиля фотосинтеза, обусловленное изменением подводной освещенности (E) и переменной E<sub>n</sub>. Тогда площадь прямоугольника *АВСD*, ограниченная кривой профиля фотосинтеза до оптической глубины равной 3, будет соответствовать первичной продукции интегрированной по глубине. Высота *BC* в прямоугольнике равна интервалу глубины, в которой подповерхностная освещенность уменьшается до оптической глубины равной 3, которая определена планиметрическим способом. Площади треугольников над этой глубиной и под ней равны. После определения  $E_n$ , с помощью планиметрии было вычислено, что оптическая глубина равная 3 соответствует 0,48  $E_n$ , или 0,5  $E_n$ . Учитывая вышесказанное, высота *BC* в единицах оптической глубины будет равна:

$$BC = \frac{\ln 2}{k_m} \left( \frac{\log E_0 - \log 0.5 \cdot E_n}{\log 2} \right).$$
(1.31)

В этом уравнении  $k_m$  коэффициент диффузного ослабления света для наиболее проникающей длины волны, которая для многих водоемов находится в диапазоне 480 – 600 нм. Толлинг принял, что коэффициент ослабления света диапазона ФАР  $k_d$  равен 1,33\*  $k_m$ .

Величина 1,33 была получена по результатам измерений  $k_m$  в различных типах вод [14]. Интегральная величина фотосинтеза под 1м<sup>2</sup>, согласно Толлингу, может быть представлена в следующем виде:

$$\int_{0}^{\infty} PPdz = c \cdot P_{m} \frac{\ln 2}{1,33 \cdot k_{m}} \left( \frac{\log E_{0}' - \log 0, 5 \cdot E_{n}}{\log 2} \right), \qquad (1.32)$$

где *с* – плотность популяции в 1м<sup>3</sup>, *P<sub>m</sub>* – максимальное значение интенсивности фотосинтеза, отнесенное к единице плотности популяции фитопланктона к одному часу.



Рисунок 1.2 Кривая профиля фотосинтеза как функции оптической глубины, представленная в работе Толлинга [147].

Исходя из экспериментальных данных, Толлинг с помощью планиметрии заключил, что если поверхностный фотосинтез умножить на коэффициент  $(k_d^{-1} \ln(2E^*))$  то произведение будет приблизительно равно продукции в водном столбе, где  $E^*$  – параметр фотоадаптации равный количеству света падающего на поверхность в единицу времени нормированному на  $E_n$ .

$$PP \approx (Chl \cdot P_m^B / k_d) \cdot \ln(2 \cdot E^*).$$
(1.33)

Согласно Толлингу уравнение (1.33) не достаточно хорошо описывает продукцию при низком освещении. Из экспериментальных наблюдений следует, что погрешность *PP* может достигать 21% когда  $E^* = 1$ , и менее чем 1% при  $E^* \ge 4$ . Отметим, что модель Толлинга всегда завышает реальные величины интегральной продукции. Однако в практических условиях для величины  $E^* \ge 2$  ошибкой можно пренебречь, так как она менее 5%. В целом, метод Толлинга дает удовлетворительную аппроксимацию ( $\Sigma PP$ ) при использовании световой функции  $\ln(2 \cdot E^*)$ .

Модель Толлинга, например, была положена в основу модели Брехенфилда и Фальковского (1997) [59], но, кроме того, на их модель оказали влияние и ряд

других авторов, проводивших свои исследования в различное время. Также, в работе [59] были рассмотрены основные уравнения для определения интегральной продуктивности фитопланктона и показано, что их можно свести к одной общей форме. Некоторые из них, с соответствующим ходом рассуждений [59], будут приведены ниже.

Независимо от Толлинга сходные приемы расчета первичной продукции интегрированной по глубине скорости фотосинтеза фитопланктона были использованы в работах Райзером [131, 132], и Райзером и Енчем:

$$\sum PP = R/k \cdot C \cdot p(sat), \qquad (1.34)$$

где  $k = k_d$ , C – концентрация хлорофилла, которая распределена равномерно внутри столба воды, p(sat) – скорость фотосинтеза при светонасыщении, не предполагающая фотоингибирования и R – зависимость интегрального суточного фотосинтеза от  $E_0$ . Также отмечена работа Райта (1959) [152] в которой он впервые для расчета  $\sum PP$  ввел параметр соответствующий световой функции (F). Алгоритм основан на данных по изменению кислорода в светлых и темных склянках, полученных в каньоне Монтана:

$$\sum PP = \frac{4.6}{k} \cdot F \cdot t \cdot C \cdot R_{opt} , \qquad (1.35)$$

где  $C = Chl_0$ ,  $R_{opt} = P^B_{opt}$ , и t – число часов в светлое время суток, когда протекает фотосинтез (*DL*). В уравнении (1.35) Райт впервые использовал переменную  $R_{opt}$ , которая отлична от переменной фотосинтеза-света  $P^B_m$  и параметр *F*, как «отношение эвфотической зоны к оптимальному фотосинтезу». Использовав среднемесячные значения, Райт нашел, что параметр *F* изменяется в пределах от 0,35 до 0,64 и в среднем равен 0,54.

Роде с соавторами (1958) [130] предложил уравнение, полученное путем параметризации скорости фотосинтеза, измеренной радиоуглеродным методом в

оз. Эркэн, Швеция:

$$\sum PP = (2, 4-2, 7) \cdot \frac{a_{opt}}{\varepsilon}, \qquad (1.36)$$

где  $\varepsilon \equiv k_d$ , и  $a_{opt} \equiv P^{B}_{opt} \cdot DL \cdot Chl_0$ .

Значение (2,4 – 2,7) является оценкой произведения 4,6  $\cdot$  *F*, в котором коэффициент *F* варьирует от 0,52 до 0,58. Как видно, уравнения (1.36) и (1.35) эквивалентны. Из формулы (1.36) следует, что изменчивость  $\sum PP$  в большей степени определяется физиологической акклимацией фитопланктона, чем количеством солнечной радиации. Позднее Роде [129] адаптировал концепции модели Толлинга для  $\sum PP$  и основное внимание было обращено на параметризацию функции *F*. Для этих целей были использованы измерения скорости ассимиляции углерода фитопланктоном в 12 европейских озерах с различающимися оптическими свойствами воды. Предполагая, что нет существенных отличий между  $P^{B}_{m}$ ,  $P^{B}_{opt}$  и  $a_{opt}$ , уравнение (1.36) было записано как:

$$\sum a = z_{0,5Ik} \cdot a_{\max}, \qquad (1.37)$$

где  $\sum a \equiv \sum PP$ ,  $a_{max} \equiv P^{B}_{opt} \cdot DL \cdot Chl_{0}$  и  $z_{0.51k}$  - глубина соответствующая средней интенсивности света  $0,5 \cdot E_n \equiv F \cdot 1/k$ . Используя данные, полученные для 9 озер, Роде (1966) [129] рассчитал среднее  $z_{0.51k}$ , которое составило 2,3 оптической глубины при изменениях от 2,1 до 3,0. Величина  $z_{0.51k}$  соответствуют среднему значению *F*, которое равно 0,5 и изменяется в пределах 0,46 – 0,65, что сходно с ранними результатами [130, 152, 149]. В том же году Волленвейдер (1966) [149] применил более простое уравнение для определения интегральной продукции из предположения, что вертикальное распределение скорости фотосинтеза ( $P_z$ ) оказывает малое значение на изменчивость  $\sum PP$ , в то время как вариабельность  $P_{opt}$  более важна, чем фотоингибирование, или уровень акклиматизации фитопланктона с понижением интенсивности света:

$$\sum P = F(i) \cdot \frac{P_{opt}}{\varepsilon}, \qquad (1.38)$$

где  $\sum P \equiv \sum PP$ ,  $\varepsilon \equiv k_d$ , и  $P_{opt} \equiv P^{B_{opt}} \cdot DL \cdot Chl_0$ , и  $F(i) \equiv 4, 6 \cdot F$ .

В 1970 году Волленвейдер [150] в структуре переменной  $k_d$ , выделил пропускание, обусловленное хлорофиллом ( $\eta_{\pi}$ ), водой, растворенной органикой, и детритом ( $\varepsilon$ ). Таким образом, уделяя внимание улучшению оптических свойств модели МИГ, предложил следующее уравнение:

$$\sum A = F(I_0 / I_k) \cdot \frac{\pi_{opt} \cdot b}{\varepsilon + \eta_\pi \cdot b}, \qquad (1.39)$$

где  $\sum A \equiv \sum PP$ ,  $b \equiv Chl_0$ , и  $\pi_{opt} \equiv P^{B}{}_{opt} \cdot DL$  и  $F(I_0/I_k) \equiv 4,6 \cdot F$ . Переменная  $\eta_{\pi}$  имеет размерность м<sup>2</sup> (мг Хл)<sup>-1</sup> и зависит от таких параметров как:  $k_{n\nu}$ ,  $a^*$  и  $a_{ph}$ . В уравнении (1.39) была попытка улучшить оценки  $\sum PP$  путем расширения модели и включением коэффициента ослабления света, связанного с концентрацией пигментов.

Выше приведенные уравнения скомбинировал Мегард 1972 [100] в сокращенную МИГ:

$$\sum P = a \cdot \exp(-k_n \cdot n) \cdot p_{\max}, \qquad (1.40)$$

где  $\sum P \equiv \sum PP$ ,  $k_n n \equiv \eta_{\pi} \cdot b$ ,  $p_{max} \equiv P^{B}_{opt} \cdot DL \cdot Chl_0$ , и  $a \equiv 4,6 \cdot F \cdot \varepsilon^{-1}$ , и  $\eta_{\pi}$ ,  $\varepsilon$ , и b такие же как определены выше. Среднее значение  $k_n$ , по его расчетам равно 0,013, которое схоже с поздними оценками [96, 97, 141, 146] Оно было получено из измерений, проведенных в озерах Миннетонка и Миннесота.

Бехренфилд и Фальковский (1997) [59] обобщили большое количество данных по вертикальной изменчивости скорости фотосинтеза в различных районах Мирового океана и показали, что величина *PP* может быть представлена в виде произведения максимальной интенсивности фотосинтеза  $(P^{B}_{opt})$ , длины светового дня *(DL)*, концентрации хлорофилла в поверхностном слое *(Chl<sub>0</sub>)*, глубины эвфотической зоны ( $Z_{eu}$ ) и светового фактора *F*:

$$\sum PP = P^{B}_{opt} \cdot DL \cdot Chl_{0} \cdot Z_{eu} \cdot \left[\frac{0,66125 \cdot E_{0}}{E_{0} + 4,1}\right].$$
(1.41)

Отношение в скобках является оценкой F, где  $E_0$  - количество солнечной радиации. Величина F по расчетам в среднем составляет 0,55 из набора данных, приведенных Бехренфилдом и Фальковским. Сравнение модельных данных, рассчитанных со структурированными и равномерными профилями, показало, что включение профилей биомассы не значительно улучшает оценки  $\Sigma PP$ .

Как сделанного обзора, модель видно из Толлинга для оценки интегрированной суточной первичной продукции получила широкое признание, и сопровождалась появлением разных вариантов её применений. Ряд алгоритмов, разработанных на ее основе, имеют свои особенности, преимущества и свои источники ошибок. Они были построены на предположении, что фитопланктон в пределах эвфотической зоны распределен равномерно, a максимальная интенсивность фотосинтеза и световой фактор относятся к основным параметрам, отвечающим за вариабельность первичной продукции интегрированной по глубине.

### 1.4 Алгоритмы для оценки первичной продукции по спутниковым наблюдениям

В конце двадцатого века в океанологии произошел качественный скачок. На околоземную орбиту был запущен спутник, оснащенный приборами, позволяющими фиксировать изменение цвета воды в поверхностном слое океана

и концентрацию хлорофилла. Использование спутниковых данных позволило за короткий период получить огромный массив данных и увидеть в реальном масштабе времени пространственные и временные изменения биомассы фитопланктона. Спутниковые наблюдения получили широкое признание и были использованы многими авторами построения карт распределения ДЛЯ концентрации хлорофилла в Мировом океане и определения первичной продукции фитопланктона [39, 49, 135]. С этого времени усилия в моделировании продуктивности развивались по нескольким направлениям. Первые модели фотосинтеза включали эмпирические зависимости между скоростью фитопланктона интегрированного по глубине и концентрацией хлорофилла в поверхностном слое моря, измеренной в определенном районе океана по спутниковым наблюдениям. Ряд важных моделей рассмотрели и привели в своей работе авторы [59]. Они отметили уравнения Смита и Беккера (1.42) [141] и Эппли с соавторми (1.43) [73], как упрощенную форму моделей категории МИГ:

$$P_{\tau} = 1,254 + 0,728 \cdot \log(C_{\nu}). \tag{1.42}$$

$$\log(\Sigma PP) = 3 + 0.5 \cdot \log(C_k) .$$
 (1.43)

Уравнения (1.42) и (1.43), не учитывают изменения  $\sum PP$ , обусловленные светом, длиной дня и фотоадаптацией фитопланктона. Сравнение суточной первичной продукции, рассчитанной по приведенным выше уравнениям и измеренной в опытах in situ, было проведено для района, расположенного вблизи Саргассового моря и в прибрежной зоне Атлантического океана. Корреляция между измеренными и рассчитанными значениями в одних случаях была достаточно высокой, в других – рассчитанные величины учитывали < 50% вариаций  $\sum PP$  [55, 73, 126]. Следует отметить, что авторы признавали недостатки предложенных моделей (1.42 и 1.43) и предлагали некоторые улучшения. Существует также категория моделей, годовой оценки продуктивности [58, 89, 92], в которых среднегодовая концентрация поверхностного хлорофилла соотносится с годовой первичной продукцией, экспортируемой из эвфотической

зоны в глубину, т.е. новая годовая продукция сообщества. Эта категория моделей также не учитывает физиологические свойства фитопланктона и изменчивость освещения в поверхностном слое на всех пространственных и временных шкалах.

Модель категории МИГ, учитывающая влияние света на фотосинтез, предложена Фальковским [77]:

$$P_{T} = \psi + B \cdot E_{0}, \qquad (1.44)$$

где  $P_T \equiv \sum PP$ , B – концентрация хлорофилла интегрированная по глубине от поверхности до основания эвфотической зоны (т. е.  $\sum Chl$ ).  $\psi$  – средняя эффективность фотосинтеза для водного столба, предполагается, что она в течение года постоянна. Авторами [59] было принято, что  $\sum Chl \equiv Z_{eu} \cdot Chl_0$ , тогда уравнение (1.44) может быть записано как

$$\sum PP = \psi \cdot E_0 \cdot Chl_0 \cdot Z_{eu} \tag{1.45}$$

ИЛИ

$$\psi \cdot E_0 = P_{opt}^B \cdot DL \cdot F \,. \tag{1.46}$$

Измерения, выполненные в прибрежных водах у Нью-Йорка показали, что величина  $\psi$  в течение года в среднем составляет 0,43 гС (гХл моль кванта)<sup>-1</sup>м<sup>-2</sup> для  $E_0$  от < 10 до > 70 (моль кванта)<sup>-1</sup>м<sup>-2</sup>день<sup>-1</sup> [77]. Однако, необходимо отметить, что  $P^{B}_{opt}$  и  $\psi$  варьируют во времени и пространстве, как следует из результатов опытов для 1700 профилей первичной продукции, полученных в Мировом океане [59]. Обеспеченность водорослей питательными элементами, температура и фотоадаптивные свойства фитопланктона контролируют их вариабельность [57, 111]. Согласно теоретическим расчетам, величина  $\psi$  варьирует в пределах от 0,31 до 0,66 [121]. Анализ изменчивости эффективности фотосинтеза ( $\psi$ ) с применением модели спектрального разрешения подводной освещенности показал, что величина  $\psi$  повышается с уменьшением солнечной радиации [102]. Аналогичный результат получен при анализе эффективности фотосинтеза черноморского фитопланктона [43]. В целом, модель Фальковского имеет хорошую физиологическую основу, но она не получила широкого распространения. Есть основания предполагать, что коэффициент  $\psi$  будет постоянным при средней интенсивности солнечной радиации и в том случае, когда ослабление света в эвфотической зоне в большей степени связано с количеством пигментов, чем с растворенным и взвешенным веществом.

Так же Бехренфилд и Фальковский выделили модель для описания изменчивости *PP* наблюдаемой в восточной тропической области Тихого океана Банса и Янга, которые использовали следующий алгоритм [55]:

$$P_t = 2.3 \cdot (P/Chl)_{out} \cdot Pig_{sat} \cdot k^{-1}, \qquad (1.47)$$

где  $P_t \equiv \sum PP$ ,  $Pig_{sat} \equiv Chl_0$  и  $k \equiv k_d$ . Отношение  $(P/Chl)_{opt}$  было получено по экспериментальным данным в собранных из термоклина пробах, которые инкубировали при наблюдаемых в поверхностном слое моря температурах. Анализируя полученные данные, авторы нашли, что между изменениями  $\sum PP$  и  $P^B_{opt}$  наблюдалась тесная корреляция. В то же время концентрация хлорофилла,  $E_0$ , и DL не были связаны с  $\sum PP$ . Авторы это связывают с тем, что для исследуемого района DL была, практически постоянна, вариабельность  $E_0$  была незначительной, а  $Chl_0$  изменялся только в 2 раза.

И еще одна важная модель, которая применима для расчета первичной продукции по спутниковым наблюдениям, выделенная в работе [59], это алгоритм Платта и др. (1993) [120] предложенный для оценки суммарной продукции фитопланктона во всем столбе воды при равномерном распределения хлорофилла в зоне фотосинтеза:

$$P_{z,t} \approx \frac{B \cdot P_m^B \cdot D}{K} \cdot f(I_*^m), \qquad (1.48)$$
где  $P_{z,t} \equiv \sum PP$ ,  $B \equiv Chl_0$ ,  $D \equiv DL$ ,  $P_m^B \equiv P_m^B$  и  $K \equiv k_d$ ,  $I_*^m$  - равно отношению моделированного света при ясном небе в полдень к  $E_{\kappa}$ . Уравнение (1.48) может быть отнесено к стандартной модели категории МИГ, если преобразовать  $1/k_d$  в  $Z_{eu}$ , заменить  $P_m^B$  на  $P_{opt}^B$  и изменить  $f(I_*^m)$  на  $F_{\cdot}$  Сделан анализ многочисленных данных (около 1000 измерений зависимости фотосинтез-свет), полученных для природных фитопланктонных сообществ. Отмечено, что величины  $I_*^m$  изменяются в узких пределах – от 3,2 до 15, когда величины  $E_n$  были усреднены по всему верхнему 40 м слою [120]. Эти результаты показывают, что изменчивость  $E_0/E_n$ находится в более узких пределах, чем  $E_n$ .

Подводя итог, можно сказать, что все представленные модели категории МИГ, они различаются в основном в оценках фотоадаптивного параметра,  $P^{B}_{opt}$ , и описании светозависимой функции *F*.

Как видно, важнейшей частью рассмотренных выше моделей фотосинтеза фитопланктона является его взаимодействие со световым режимом. Способ такого взаимодействия определяется плотностью светового потока, падающего на поверхность, и его ослаблением оптически активными компонентами воды. Ввод в модели физических принципов ослабления света для улучшения оценок *УРР* был применен в био-оптичеких моделях, (относящихся к категории МСР) описанных в работах [45, 61, 90, 108, 117]. К такой категории моделей (МСР) относится модель Плата с соавторами, которая позволяет оценить непрерывное вертикальное распределение спектрального состава света и скорости фотосинтеза фитопланктона, используя спутниковые определения концентрации хлорофилла и солнечной радиации в поверхностном слое. Для вычислений также необходима информация, включающая вертикальное распределение хлорофилла и двух фотосинтетических параметров ( $P^{B}_{m}$  и  $a^{B}_{m}$ ). Модель Плата для биогеохимических провинций включает 9 основных уравнений. Пять из них относится к описанию подводной освещенности, остальные – описывают вертикальное распределение хлорофилла и зависимость фотосинтеза от света. Параметры рассчитываются для био-оптических районов. Для оценки скорости фотосинтеза выделенных интегрированной по глубине в модель вводится: концентрация хлорофилла в

поверхностном слое, спектральный состав прямой и диффузной подводной радиации в надире вблизи поверхности, параметры для описания зависимости фотосинтез-свет и вертикального профиля концентрации хлорофилла:

$$P(z) = \frac{Chl(z) \cdot \Pi(z)}{\sqrt{1 + (\frac{\Pi(z)}{P_m^B})^2}},$$
 (1.49)

$$\Pi(z) = \sec\theta_d \int_{\lambda} \alpha^B(z,\lambda) \cdot E_d^d(z,\lambda,\theta_d) d\lambda + 1, 2 \int_{\lambda} \alpha^B(z,\lambda) \cdot E_d^s(z,\lambda,\theta_s) d\lambda .$$
(1.50)

Где П(z) – скорость фотосинтеза, нормированная на хлорофилл,  $a^{B}$  – эффективность фотосинтеза,  $\theta_{d}$  – угол солнца по отношению к надиру,  $E^{d}_{d}$  – прямой падающий свет,  $E^{s}_{d}$  - диффузный свет.

Преимущество модели заключается в том, что она ассимилирует многочисленные измерения вертикального распределения хлорофилла и фотосинтетических ответов фитопланктонного сообщества на изменение света. Большинство параметров модели может быть легко измерено в море и большая база данных уже существует. К недостаткам можно отнести некоторые допущения принятые в модели:

1. Фотосинтетические параметры  $P_m^{\ B}$  и  $a_m^{\ B}$  не зависят от глубины. Влияние температуры на  $P_m^{\ B}$  учитывается косвенно через выбор средних значений  $P_m$  в определенных био-оптических провинциях.

2. Пять параметров, описывающих вертикальное распределение хлорофилла и фотосинтетических параметров, определяют общие свойства биооптической провинции.

3. Под влиянием климатических факторов границы провинций могут перемещаться в пространстве и времени

4. Коэффициенты поглощения и рассеяния света, взвешенными в воде частицами, коррелируют с концентрацией хлорофилла.

5. Отношение между коэффициентом обратного рассеяния и коэффициентом общего рассеяния света постоянно и равно 0,005.

В том же году была предложена другая модель для расчета первичной продукции по спутниковым наблюдениям [102]. Обе модели имеют как много общего, так и много различий. Сходство моделей состоит в том, что они обеспечивают непрерывное вертикальное распределение спектрального состава солнечной радиации и скорости фотосинтеза по спутниковым измерениям концентрации хлорофилла и количеству солнечной радиации, падающей на поверхность моря. Вторая общая особенность обеих моделей состоит в том, что в них используется одинаковое описание вертикальных профилей хлорофилла. Скорость фотосинтеза в модели Мореля описывается величинами поглощения света фитопланктоном и квантового выхода фотосинтеза. Непрерывный профиль скорости фотосинтеза рассчитывается как:

$$P(z,t) = 12 \cdot Chl(z) \cdot \varphi(z,t) \int E_0(z,t,\lambda) \cdot \alpha^B(\lambda) d\lambda, \qquad (1.51)$$

Где квантовый выход фотосинтеза

$$\varphi(z,t) = \varphi_{\max} f\left(\int \frac{E_0(z,\lambda) \cdot \alpha^B(\lambda) d\lambda}{\alpha^B_{\max} \cdot KPUR(T)}\right)$$

Одна из сильных сторон модели (по сравнению с другими моделями продуктивности) – более точное и детальное описание изменения светового поля с глубиной. В модели используются фундаментальные фотобиологические параметры для оценки поглощения квантов света фитопланктоном и эффективности их утилизации в процессе фотосинтеза. В то же время модель содержит упрощающие предположения:

1. Максимальный квантовый выход фотосинтеза принят постоянным и равным 0,06 мольС моль квантов<sup>-1</sup>.

2. Параметры, описывающие вертикальное распределение хлорофилла, постоянны внутри провинции и варьируют между провинциями как функция концентрации хлорофилла.

3. Коэффициенты диффузного ослабления, поглощения и рассеяния света зависят от концентрации хлорофилла

4. Функция, описывающая связь между квантовым выходом фотосинтеза и поглощения света фитопланктоном, определяется выбором зависимости фотосинтеза от света.

### 1.5 Применение ключевых моделей для расчета первичной продукции в Мировом океане

Сравнительный анализ расчетов первичной продукции по основным типам моделей был проведен и представлен Бехренфилдом и Фальковским (1997) [58 -60]. Они рассмотрели четыре часто используемых модели, из которых первая модель, предложенная в работе, соответствует уравнению (1.41) модели МИГ. Вторая и третья модели волнового разрешения, разработанные Морелем (1989) [103] и Платом с соавторами (1989) [62]. Четвертая представляет собой линейную регрессию в логарифмической шкале между биомассой и первичной продукцией, предложенную Эппли и Петерсеном (1979) [71]. Продукция по методу Мореля была рассчитана Антоином и др. (1996) [106]. По модели, основанной на работе Платта (1989) расчет первичной продукции был проведен Лонгурстом с соавторами (1995) [49]. Авторы оценивали продукцию для всего Мирового океана, отдельно для Тихого, Атлантического, Индийского, Арктического и Антарктического секторов, а так же для олиготрофных, мезотрофных и эфтровных областей. В большинстве районов океана наименьшие величины продукции по модели Эппли и Петерсена были в среднем в 2 раза ниже по сравнению с данными других моделей. В бассейне Индийского океана значения первичной продукции по всем четырем моделям были одинаковыми. Сходные результаты показали модель Плата с соавторами и модель Мореля для Атлантического и Тихого океанов. Так для Атлантического океана первичная продукция составила 11,3, 13,7 ПгС год<sup>-1</sup>, для Тихого – 20,0 и 19,4 ПгС год<sup>-1</sup> соответственно. Близкие значения получены по модели Бехренфилда и Фальковского: для Атлантического океана 11,9 ПгС год<sup>-1</sup>, Тихого – 16,7 ПгС год<sup>-1</sup>. различия между моделями наблюдались В Арктическом Некоторые И Антарктическом бассейнах. Отличия в результатах двух моделей спектрального разрешения объясняются, прежде всего, тем, ЧТО В модели Мореля продуктивность рассчитывается на поглощенный свет, а в модели Платта – на падающий свет. Общая продуктивность Мирового океана по трем сравниваемым моделям различалась не значительно, по модели Бехренфилда и Фальковского она составила 43,5, по модели Мореля – 46,9 и модели Платта – 50,2 ПгС год<sup>-1</sup>. По модели Эппли и Петерсена продуктивность Мирового океана составила 27,1 ПгС год<sup>-1</sup>.

Распределение биомассы  $\sum Chl$ ,  $P^{B}_{opt}$  и  $E_{n}$ , а так же свет падающий на поверхность моря Е<sub>0</sub> и длина дня - важнейшие составляющие, влияющие на изменчивость в  $\sum PP$ . Различия между моделями  $\sum PP$  обусловлены, прежде всего, описанием каждой составляющей, которая связана с изменениями в зависимости от различных факторов и включается в модели МИГ (1.41). Например, в моделях МИГ допускается вертикально гомогенное распределение биомассы, которое упрощает моделирование. Модели продуктивности, вертикально разрешенные (по длине волны, глубине, времени) учитывают изменения биомассы фитопланктона с глубиной (*Chl<sub>z</sub>*) и физиологическую адаптацию к освещенности [ $f(E_z)$ ] для улучшения оценок  $\Sigma PP$ . Большинство  $Chl_{z}$  моделей, развиваются, основываясь на распределении *Chl*<sub>0</sub> по функции Гаусса [42, 103, 106, 116, 117]. Платом и др. (1991) было определено, что модельные оценки  $\sum PP$  по расчетам, основанным на структурированных профилях, по сравнению с вертикально гомогенным распределением различаются < 20%. Наибольшие различия наблюдаются, когда максимум хлорофилла, находится вблизи поверхности [106, 116]. Разница в оценках *УРР* для обобщенного максимума насыщения хлорофилла вблизи основания эвфотической зоны была меньшей. При глобальной изменчивости, наблюдаемой в  $\sum PP$  отличия в вертикальной изменчивости  $Chl_z$  и  $P_z$  не столь

важны.

Как было показано [59], модель категории МИГ объясняет 85% наблюдаемых изменений в *ГРР*. Процент оставшихся отклонений, может быть связан с изменчивостью  $Chl_z$  и  $f(E_z)$ , и в сумме составляет только 15% [59]. Из них 5% авторы объясняют формой профилей *Chl<sub>z</sub>*, или изменениями в биомассе, интегрированной по глубине. Оставшиеся 10% вариаций в  $\Sigma PP$  могут быть обусловлены пространственной изменчивостью фотоадаптивного параметра  $P^{B}_{opt}$ , а так же в результате изменения с глубиной светового насыщения фотосинтеза Изменения в  $E_0$  объясняют относительно незначительную  $(E_n)$ . часть вариабельности в  $\sum PP$ , хотя влияние  $E_0$  на  $P_z$  довольно очевидно. Однако это заключение следует из экспоненциального ослабления E<sub>z</sub> ограничивающего влияние  $E_0$  на вариации  $\sum PP$  незначительной частью, которая включается в изменчивость  $P^{B}_{opt}$  и  $\sum Chl$ . Вариации  $E_0$  обычно изменяют продукцию в 2 раза, что является малой частью, от трех порядков величин наблюдаемых в изменчивости *SPP*. Использование света, как принципиально действующей компоненты в *УРР* моделях широко распространено, потому что физические процессы, управляющие спектральным распределением света в океане, хорошо охарактеризованы и легко поддаются математическим формулировкам и компьютерным расчетам. Следовательно, модели могут быть развиты путем определения взаимосвязи продукции на какой-либо глубине со спектрально зависимым поглощением света фитопланктоном, учитывающим суточную и сезонную динамику.

Бехренфилд и Фальковский в своих исследованиях указывают, что изменения  $\sum PP$  находятся в пределах более чем 3-х порядков в результате, изменения биомассы фитопланктона интегрированной по глубине. Величины для  $P^{b}_{opt}$  изменяются в пределах 40 раз [58, 59], в то время как  $\alpha^{B}$  и  $P^{B}_{m}$  варьируют около 6 и 25 раз, соответственно [77]. При этом, Платт с соавторами (1993) [120] наблюдали, что  $E_{n}$  изменяется только пределах ~ 12, а  $I^{*m}_{*}$  – в пределах 6 - 8 раз. Это обусловлено тесной корреляцией между  $\alpha^{B}$  и  $P^{B}_{m}$ ,  $E_{0}$  и  $E_{n}$  (ур. 1.41). Так как  $I^{*m}_{*}$ пропорционально  $E_{0}/E_{n}$ , то  $\sum PP$  изменяется как функция от  $E_{n}$  в соответствии с  $\ln(E_0/E_n)$ , наблюдаемый ряд для  $I_*^m$  указывает, что пространственная изменчивость в  $E_n$  вносит вклад, ориентировочно, на коэффициент от 1,5 – 2 к изменчивости в  $\sum PP$ . Длина дня имеет незначительное влияние на  $\sum PP$ . Схожие выводы были получены и из анализов изменчивости внутри двух баз данных [53, 58].

Таким образом, рассмотренные модели для мирового океана, отличающиеся по своей сложности и входным параметрам, дают близкие оценки первичной продукции. Однако, применяя их для отдельных частей океана или морей необходимо индивидуально подходить к выбору входящих параметров, оценке физиологических характеристик, а так же учитывать иные особенности выбранного региона, чтобы наиболее точно оценивать интегральную первичную продукцию.

#### РАЗДЕЛ 2

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

#### 2.1 Материалы

Для параметризации алгоритмов и проведения модельных расчетов первичной продукции, были использованы базы данных для концентрации хлорофилла в поверхностном слое, температуры, интенсивности солнечной радиации, коэффициента диффузного ослабления света, полученных В экспедиционных исследованиях спутниковым наблюдениям, И по ДЛЯ неритических и пелагических районов Черного моря.

База данных составленная по спутниковым наблюдениям. В нее вошли спутниковые данные SeaWiFS, полученные из Годдарского центра обработки и хранения данных космических полетов NASA (SeaWiFS GAC level 2, GSFC DAAC) (данные были любезно предоставлены к.ф-м.н. Суслиным В. В., Морской гидрофизический институт). Измерения проводились в 1998 – 2008 гг., ежесуточно с пространственным разрешением 1×1 км в надире. В каждом районе была выделена акватория площадью 16×16 км. Автором были обработаны данные для 8 контрастных районов моря за 1998-2004гг (рис. 2.1). В базу данных вошли измерения концентрации хлорофилла и температуры воды в поверхностном слое, интенсивности солнечной радиации и коэффициента диффузного ослабления света водой в спектральном канале 490 нм, координатам и датам усредненные за двухнедельный период.

Общее количество данных по каждому параметру в 8 районах составило 2448 измерений. Основные потери спутниковой информации были связаны с облачностью. Зимой они составили 75 – 79%, весной 61 – 65%, летом 40 – 47%, осенью 62 – 63% [38].



Рисунок 2.1 Карта расположения районов (10х10 миль) в Черном море, для которых проводилось осреднение спутниковых измерений.

База данных, составленная по экспедиционным исследованиям. В базу данных вошли материалы 52 экспедиций, проведенных с 1978 по 1997 гг. в Черном море (таблица 2.1). Таблица содержит информацию о времени (год, месяц, день, час), месте (долгота, широта, глубина) отбора проб. В ней представлены также измеренные параметры: концентрация хлорофилла, температура воды в поверхностном слое, интенсивность солнечной радиации, глубина эвфотической зоны, суточная продукция фитопланктона. Исходный массив данных составил 1149 станций, на каждой из которых были выполнены измерения концентрации хлорофилла и температуры воды. Более половины измерений (624) выполнено сотрудниками отдела экологической физиологии водорослей ИБЮМ НАН Украины по методике [124].

На рис. 2.2 показано количество измерений, относящихся к поверхностному слою (0 – 1 м), выполненных в разные годы и месяцы. Как видно из данных, представленных на рисунке 2.2, более половины всех определений проведено в течение четырехлетнего периода (1988 – 1991), когда ежегодно выполнялось 150 - 280 измерений, в другие годы они находились в пределах от 2 до 70.

45

Основные сведения о времени проведения экспедиций и количестве измерений,

НИС,			Ко-во	НИС.			Ко-во
Рейс	Год	Месяц	измер.	Рейс	Год	Месяц	измер.
Витязь64	1978	9	4	ПВ28	1989	6	46
Витязь64	1978	10	11	ДM44	1989	7	6
ПВ9	1980	8	15	ДМ44	1989	8	14
ПВ9	1980	9	54	ДM44	1989	9	9
Aitic	1982	7	15	МЛ50	1989	11	3
Aitic	1982	8	38	МЛ51	1989	12	30
МЛ43	1984	4	1	Bilim	1990	2	26
Витязь	1984	5	4	Bilim	1990	4	6
Витязь	1984	9	16	МЛ53	1990	9	14
ПВ19	1985	7	3	Bilim	1990	10	116
Рифт7	1985	9	1	Витязь	1991	2	7
Рифт7	1985	10	3	Витязь	1991	3	14
Рифт	1985	11	1	Bilim	1991	6	65
Bilim	1986	1	28	Витязь	1991	8	6
ПВ20В	1986	3	19	Bilim	1991	9	42
Рифт8	1986	5	8	ПВ35	1991	11	12
Bilim	1986	6	4	ПВ36	1992	1	6
Bilim	1986	7	6	ПВ37	1992	2	10
Bilim	1986	8	4	ПВ38	1992	7	3
Bilim	1987	4	14	ПВ37	1992	8	3
Bilim	1987	5	2	Витязь	1992	9	9
ПВ52	1987	12	1	Витязь	1992	10	18
ПВ25	1987	12	16	ПВ41	1993	4	16
ПВ25	1988	1	34	Bilim	1993	4	8
ПВ53	1988	1	31	Bilim	1993	7	3
				gidr-			
МЛ49	1988	3	87	Bilim	1994	5	18
ПВ48	1988	3	60	ПК32	1994	12	51
Витязь15	1988	3	11	ПК33	1995	3	12
Витязь15	1988	4	13	ПК33	1995	4	14
ПК18	1988	5	9	Knorr324	1996	6	3
Bilim	1988	8	17	Knorr324	1996	9	3
Bilim	1989	1	4	Knorr324	1996	10	3
ПВ28	1989	4	8	Knorr327	1997	8	2
Bilim	1989	4	9				

включенных в базу данных

ПВ – рейсы на судне «Профессор Водяницкий»; ПК – рейсы на судне

«Профессор Колесников»; МЛ – рейсы на судне «Михаил Ломоносов»; ДМ – рейсы на судне «Дмитрий Менделеев»; Витязь – рейсы на судне «Витязь»; Рифт – рейсы на судне «Рифт»; Bilim, Knorr – данные рейсов турецких исследований.



Рисунок 2.2 Количество измерений в поверхностном слое (0 – 1 м), а) в разные годы 1978 - 1997 и б) в различные месяцы за весь период.

Распределение количества измерений, выполненные в отдельные месяцы, различалось в пределах порядка величин. Наибольшее количество измерений проведено в марте, сентябре и октябре. В холодный и теплый период года выполнено примерно одинаковое количество измерений (552 и 597 соответственно).

База данных по первичной продукции включает 269 определений,

осуществленных сотрудниками ИМБИ им. А. О. Ковалевского РАН и Института океанологии РАН в 1988 – 1990 г и 1993 в зимне-весенний и летний сезоны для прибрежных и глубоководных районов Черного моря [6, 7, 37]. Параллельно с измерениями первичной продукции были проведены определения глубины эвфотической зоны, фотосинтетически активной радиации (ФАР), падающей на поверхность моря, коэффициента диффузного ослабления света и температуры воды.

Автором были оцифрованы данные по ряду рейсов, выполненных сотрудниками отдела экологической физиологии водорослей ИМБИ им. А. О. Ковалевского РАН для концентрации хлорофилла температуры воды и свету падающему на поверхность, а также данные по первичной продукции за 1988 – 1993 гг. в зимне-весенний и летний сезоны для прибрежных и глубоководных районов Черного моря. Автором была разработана специализированная база данных, которая позволяет оперативно сравнивать модельные расчеты интегральной первичной продукции с измеренными значениями и рассчитать первичную продукцию по концентрации хлорофилла, удельной скорости фотосинтеза и интенсивности солнечной радиации, а также оценить многолетние изменения соответствующих характеристик.

#### 2.2 Методы

Определение первичной продукции. Измерения проводились радиоуглеродным методом в двух модификациях: методом имитации световых условий и in situ. При определении первичной продукции методом имитации световых условий в море [37], склянки заполнялись водой с глубин, куда проникает от 0,5 до 100% поверхностного света. 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 получения суточной продукции, 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 половины дня примерно одинаков. В тех случаях, когда интегральный поток к солнечной радиации в течение первой и второй половины дня значительно различается, такой упрощенный способ расчета суточной первичной продукции мог быть источником погрешности. Эта модификация была использована в исследованиях, выполненных сотрудниками ИМБИ им. А. О. Ковалевского РАН на НИС «Профессор Водяницкий».

При измерениях методом in situ в склянки с пробами воды, взятыми с разных глубин, добавляли радиоактивный углерод, после чего их прикрепляли к тросу и опускали на глубину, откуда были взяты пробы [7]. 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 облученности. Этот метод был использован сотрудниками Института океанологии им. Ширшова [7]. Полученные данные были обобщены в ряде статей [35, 37, 39].

Определение концентрации хлорофилла а. В базу данных включены результаты определений, полученные двумя методами – флуориметрическим и спектрофотометрическим. Для определения пигмента флуориметрическим методом пробы воды объемом 0,5 – 1,0 л фильтровалась через мембранный фильтр с размером пор 0,45 мкм, или через стекловолокнистый фильтр «Watman GF/F» при вакууме 0,3 – 0,5 атм. Пигменты экстрагировали 90% ацетоном в течение 18 часов, после экстрагирования экстракт центрифугировали и определяли его флуоресценцию. Концентрацию хлорофилла *a* и феофитина измеряли по методике, описанной в работе [124]. Расчеты проводили по

49

формулам Гиббса [117], но постоянные коэффициенты определяли для конкретного прибора по хроматографически чистому хлорофиллу *а*.

Для определения хлорофилла *а* спектрофотометрическим методом пробы воды объемом 5 – 10 л фильтровались через мембранные фильтры покрытые слоем BaCO<sub>3</sub> (или MgCO<sub>3</sub>). После окончания фильтрации пигменты так же экстрагировали 90% ацетоном, экстракт центрифугировали и проводили спектрофотометрирование до и после его подкисления раствором соляной кислоты. Расчет концентрации хлорофилла *а* основан на известных удельных спектральных показателях поглощения света на четырех длинах волн (639, 647, 664 и 750 нм). Расчет проводится по известным уравнениям, приведенным в ГОСТ 17.1.4.02-90.

Определение концентрации хлорофилла в поверхностном слое no спутниковым данным. Эмпирические стандартные алгоритмы обработки данных спутниковых сканеров цвета SeaWiFS [105] дают завышенные концентрации хлорофилла в поверхностном слое Чёрного моря по сравнению с измеренными значениями [51, 63]. Они получены на основании соотношений между биооптическими параметрами и отношением яркостей восходящего излучения для определённых длин волн. Эти соотношения варьируют в зависимости от состава и количества фитопланктона, детрита, растворённого органического вещества, которые определяют оптические свойства воды. По этой причине алгоритмы, созданные для океанических вод, непригодны для использования в Чёрном море, где содержание растворённого окрашенного вещества больше, чем в океане [51, 63]. По данным натурных измерений спектральной яркости восходящего от поверхности излучения на спектральных каналах 510 и 550 нм и одновременных определений концентрации хлорофилла был разработан региональный алгоритм [51]. Созданный алгоритм существенно улучшил точность определения хлорофилла по сравнению с алгоритмом NASA. Для оценки концентрации хлорофилла по спутниковым данным в Чёрном море предложено использовать спектральную яркость восходящего от поверхности излучения на спектральных каналах 490, 510 и 550 нм [30]. Расчёты основаны на определении двух индексов, которые вычисляются по нормализованной яркости излучения (nLw) выходящего из воды света на трёх длинах волн:  $E_{510} = nLw$  (550) /nL w(510) и E<sub>490</sub>= nLw (510) / nLw(490). Индексы E<sub>510</sub> И *E*<sub>490</sub> слабо чувствительны к ошибкам атмосферной коррекции и обратному рассеянию света взвесью [30]. Разработанный алгоритм более точно восстанавливает концентрацию хлорофилла спутниковым сравнению ПО данным ПО С алгоритмами, использованными ранее [51, 104].

Если Е <sub>490</sub> > 1,586 – 0,530 / Е <sub>510</sub> и Е <sub>490</sub> > 1,661 – 0,5953 / Е <sub>510</sub>, то  

$$Chl_{0} = -\frac{(0,0395 \cdot E_{490} \cdot E_{510} - 0,0633 \cdot E_{510} + 0,0221)}{(0,804 \cdot E_{490} \cdot E_{510} - 1,083 \cdot E_{510} + 0,0487) \cdot 0,03}$$
(2.1)  
если Е <sub>490</sub> <1,586 – 0,530 / Е <sub>510</sub> и Е <sub>490</sub> < 1,661 – 0,5953 / Е <sub>510</sub>, то

$$Chl_{0} = -\frac{\left(0,0387 \cdot E_{490} \cdot E_{510} - 0,0642 \cdot E_{510} + 0,0226\right)}{\left(0,132 \cdot E_{490} \cdot E_{510} - 0,281 \cdot E_{510} + 0,218\right) \cdot 0,03}$$
(2.2)

Расчёт концентрации хлорофилла *а* в поверхностном слое (Хл, мг м<sup>-3</sup>) Чёрного моря выполнен по продуктам второго уровня прибора SeaWiFS и формулам [30], полученным с использованием малопараметрической модели оптических свойств морской воды [17].

Для определения хлорофилла в поверхностном слое использованы данные прибора SeaWiFS с января 1998 по декабрь 2008 гг., полученные из Годдарского центра обработки и хранения данных космических полетов NASA (SeaWiFS GAC level 2, GSFC DAAC). Концентрация хлорофилла измерена по продуктам второго уровня: nLw в спектральных каналах 490, 510 и 550 нм с пространственным разрешением  $1 \times 1$  км в надире. По этим данным рассчитаны индексы  $E_{510}$  и  $E_{490}$ , которые затем усреднялись на пространственной сетке 0,025 град по широте и 0,035 град по долготе за двухнедельный период. Результаты статистической обработки данных показали, что основные потери спутниковой информации связаны с облачностью: зимой она составляет 75 – 79%, весной – 61 – 65%, летом – 40 – 47% и осенью – 62 – 63%.

#### 2.3 Статистика

Погрешность измерений хлорофилла по поглощению света ацетоновым экстрактом и его флуоресценции составляет менее 10%, по спутниковым наблюдениям – 30% [30]. Прямые измерения отличаются большей точностью, однако, они более трудоемкие и не позволяют провести измерения с высокой дискретностью на относительно большой акватории, тогда как спутниковые наблюдения дают возможность осуществлять систематические измерения на масштабах несколько сот километров в течение длительного времени.

Статистическую обработку проводили стандартными методами, предложенными в учебнике по общей теории статистики (Елисеева И. И., Юзбашев М. М., 2004), методическом пособии (Д. С. Парчевская, 1969), а также использовали компьютерные программы SigmaPlot, Grapher, Excel.

При сравнении модельных и опытных данных рассчитывался: коэффициент детерминации, средние значения, стандартная ошибка, среднеквадратическое отклонение, достоверность различий при заданном уровне значимости, критерий Фишера.

#### РАЗДЕЛ 3

# МОДЕЛИРОВАНИЕ ФОРМЫ СВЯЗИ МЕЖДУ ИНТЕГРАЛЬНОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИЕЙ И ИНТЕНСИВНОСТЬЮ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ

Известно, что свет является одним из основных факторов, контролирующих процесс фотосинтеза в море. С повышением плотности светового потока скорость фотосинтеза возрастает до некоторой максимальной величины, после чего наблюдается торможение процесса фотосинтеза. Форма связи между фотосинтезом и светом хорошо известна, и для ее математического описания используются гиперболические либо экспоненциальные часто уравнения, требующие как минимум два, или три параметра в случае угнетения фотосинтеза [31, 93]. Основными параметрами, определяющими зависимость фотосинтез - свет являются максимальная скорость и начальный наклон кривых. Во многих работах показано, что параметры кривой фотосинтез – свет, контролируются светом, температурой, содержанием биогенных элементов и часто зависят от видового состава фитопланктона [40, 42, 99, 125]. Зная фотосинтетические параметры фитопланктона, содержание хлорофилла и распределение света в воде можно рассчитать первичной продукции. Это послужило основой для развития моделей, позволяющих оценивать непрерывную скорость изменения фотосинтеза с глубиной по спутниковым наблюдениям [117]. Однако по этим моделям невозможно оценить, как будут изменяться величины первичной продукции на единицу поверхности моря от плотности светового потока. В то же время для понимания закономерностей, определяющих уровень первичной продукции в слое фотосинтеза, необходимо учитывать оптические свойства воды И интенсивность солнечной радиации. В данном случае оптический аспект в исследовании первичной продукции выступает весьма отчетливо. В частности, при сравнении величин первичной продукции в разных районах он приобретает

значение количественного показателя, характеризующего энергетическую эффективность процесса фотосинтеза в морских экосистемах.

Цель данного раздела исследовать форму связи между величинами первичной продукции на единицу поверхности и количеством солнечной энергии, достигающей поверхности моря. Для решения этой задачи, используется полуаналитическая модель и физиологические параметры, полученные для черноморского фитопланктона.

#### 3.1 Эскиз модели связи первичной продукции со светом

В основу рассматриваемой модели положена зависимость фотосинтез-свет, и для ее математического описания используется уравнение, предложенное Платом с соавторами [117]:

$$P^{B} = P_{s}^{B} \cdot (1 - \exp[-\alpha \cdot E/P_{s}^{B}]) \cdot \exp[-\beta \cdot E/P_{s}^{B}], \qquad (3.1)$$

где  $P^{\rm B}$  – скорость ассимиляции углерода, нормированная на единицу хлорофилла, мгС (мг Хл *a*)<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>;

E – плотность светового потока, моль квантов м<sup>-2</sup> сут.<sup>-1</sup>;

 $\alpha$  – угол наклона кривой фотосинтез-свет, отражающий эффективность фотосинтеза, мгС (мг Хл *a*)<sup>-1</sup> (моль квантов м<sup>-2</sup>)<sup>-1</sup>;

 $\beta$  – параметр, характеризующий ингибирование фотосинтетической реакции, мгС (мг Хл *a*)<sup>-1</sup>(моль квантов м<sup>-2</sup>)<sup>-1</sup>;

 $P_{\rm s}^{\rm B}$  – множитель, связанный с максимальной относительной скоростью фотосинтеза ( $P_{\rm max}^{\rm B}$ , мгС мгХл<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>), следующим тождеством:

$$P_s^B = P_m^B \cdot ([\alpha + \beta] / \alpha) \cdot ([\alpha + \beta] / \beta)^{\beta / \alpha}.$$

Принято, что плотность светового потока, падающего на поверхность моря, уменьшается с увеличением глубины по логарифмическому закону:

$$E_z = R \cdot E_0 \cdot \exp(-k_d \cdot z), \qquad (3.2)$$

где  $E_0$  – плотность светового потока, достигающего поверхности моря; R – коэффициент связан с коэффициентом отражения света поверхностью моря ( $R_f$ ), где R=1- $R_f$ ;  $k_d$  – коэффициент диффузного ослабления света морской водой в области ФАР, м<sup>-1</sup>; z – глубина, м. Для модельных расчетов принято, что коэффициент диффузного ослабления света не изменяется в слое фотосинтеза и связан с концентрацией хлорофилла отношением:

$$k_d = A \cdot Ch l_0^B , \qquad (3.3)$$

где  $Chl_0$  – концентрация хлорофилла *а* в поверхностном слое, мг м<sup>-3</sup>; *A* и *B* – некоторые коэффициенты пропорциональности, определенные эмпирически и равные 0,129 и 0,43 [112];  $k_d$  – средний коэффициент диффузного ослабления света в эвфотическом слое. Глубина эвфотического слоя, где ФАР составляет 1% от света падающего на единицу поверхности, определена как – 4,6/  $k_d$ .

Функция Гаусса использована для описания вертикального распределения хлорофилла:

$$Chl(z) = (h)/(\sigma \cdot (2 \cdot \pi)^{0.5}) \cdot \exp(-((z - z_m)^2)/(2 \cdot \sigma^2)).$$
(3.4)

Где *h*, *σ*, *z*<sub>m</sub> – коэффициенты, отражающие характеристики кривой. Их численные значения получены из анализа большого количества данных в период температурной стратификации вод в Черном море [79]:

$$h = (55,73\pm1,40) \ Chl_0^{0.56\pm0,008};$$
 при  $0,02 \le Chl_0 \le 70;$ 

где h – общее содержание хлорофилла в слое максимума, мг м<sup>-2</sup>;  $Chl_0$  – концентрация хлорофилла в поверхностном слое, мг м<sup>-3</sup>.

где *z*<sub>m</sub> – глубина максимума хлорофилла, м. Показатель ширины максимума хлорофилла (*σ*) принят равным 20 м.

Если в уравнение (3.1) подставить уравнения (3.2 и 3.4), то скорость фотосинтеза на глубине z (P(z), мгС м<sup>-3</sup> сут<sup>-1</sup>) будет равна:

$$P(z) = Chl(z) \cdot P_s^B \cdot (1 - \exp[-\alpha \cdot (E_0 \cdot \exp(-k_d \cdot z)) / P_s^B]) \cdot \exp[-\beta \cdot E_z / P_s^B].$$
(3.5)

Интегрируя скорость фотосинтеза по глубине, получаем величину первичной продукции на единицу поверхности моря:

$$PP = \int_0^N P(z) dz , \text{ MFC M}^{-2} \text{ cyt}^{-1}.$$

Для моделирования интегральной продукции фитопланктона в зависимости от интенсивности света, падающего на поверхность моря, рассмотрим варианты, при которых свет изменяется от 5 до 60 моль квантов м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>, концентрация хлорофилла *а* в поверхностном слое - от 0,2 до 10 мг м<sup>-3</sup>. Для простоты моделирования допускается, что значения параметров зависимости фотосинтезсвет ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) при этих условиях остаются постоянными и равны соответственно 0,1 и 0,05 мгС (мг Хл)<sup>-1</sup> (Вт м<sup>-2</sup>)<sup>-1</sup>, а  $P_m^B$  изменяется от 1 до 10 мгС мгХл<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup> [15, 41].

# 3.2 Результаты моделирования первичной продукции при различных световых условиях

Вариант 1. Рассмотрим условия, когда концентрация хлорофилла и коэффициент диффузного ослабления света не изменяются с глубиной. Максимальная интенсивность фотосинтеза и начальный угол кривой фотосинтезсвет равны 5 мгС мгХл<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup> и 0,1 мгС(мгХл)<sup>-1</sup>(Вт м<sup>-2</sup>)<sup>-1</sup>, длительность светового периода – 12 ч. При принятых допущениях первичная продукция увеличивается экспоненциально с ростом плотности светового потока и концентрации хлорофилла (рисунок 3.1 а, б).



Рисунок 3.1 а), б) - Зависимость первичной продукции в эвфотическом слое от плотности светового потока, падающего на поверхность моря, при разных концентрациях хлорофилла в поверхностном слое (мг м<sup>-3</sup>) и равномерном вертикальном распределении хлорофилла. в) - Зависимость нормированных значений продукции фитопланктона от света при разных концентрациях хлорофилла в поверхностном слое.

Для сравнения кривые были нормализованы на максимальные значения скорости фотосинтеза (рисунок 3.1 в). Как видно, световое насыщение фотосинтеза наблюдается при одинаковой плотности светового потока - 28 моль

квантов м<sup>-2</sup>сут<sup>-1</sup> и не зависит от концентрации хлорофилла.

Вариант 2. Рассмотрим случай, когда наблюдается неравномерное распределение хлорофилла, которое описывается формулой (3.4), а коэффициент диффузного ослабления света изменяется по (3.3). Численные значения  $P_m^B$ ,  $\alpha$  и  $\beta$  приняты, как варианте 1. При этих условиях значения первичной продукции уменьшаются в 5 - 6 раз по сравнению с первым вариантом (рис. 3.2). В отличие от варианта 1 величины светового насыщения фотосинтеза ( $E_n$ ) зависят от концентрации хлорофилла и его вертикального распределения. С уменьшением концентрации хлорофилла снижается коэффициент диффузного ослабления света, и соответственно повышаются значения  $E_n$ . При высокой концентрации хлорофилла света проникающего на глубину, что ведет к уменьшению величины светового насыщения фотосинтеза.



Рисунок 3.2 (а) - Зависимость первичной продукции в эвфотическом слое от плотности светового потока, падающего на поверхность моря, при разных концентрациях хлорофилла в поверхностном слое (мг м<sup>-3</sup>) и одномодальном вертикальном распределении хлорофилла. (б) - Зависимость нормированных значений продукции фитопланктона от света при разных концентрациях хлорофилла в поверхностном слое.

Из проведенных расчетов следует, что концентрация хлорофилла и её вертикальное распределение влияет на величину интегрального фотосинтеза и

величины  $E_n$ . При принятых допущениях характерных для вод с температурной стратификацией, величины первичной продукции на единицу поверхности будут изменяться с изменением плотности светового потока, падающего на поверхность моря, от 5 до 32 моль квантов м<sup>-2</sup>сут.<sup>-1</sup>. В летний период  $E_0$  изменяется от 8 до 60 моль квантов м<sup>-2</sup>сут<sup>-1</sup>, т.е. только в яркие солнечные дни интенсивность солнечной радиации будет слабо влиять на первичную продукцию в водном столбе.

*Вариант 3*. Рассмотрим условия, при которых максимальная интенсивность фотосинтеза изменяется в широких пределах (от 1 до 10 мгСмгХл<sup>-1</sup> ч.<sup>-1</sup>), а остальные параметры, остаются как в варианте 2.

Примеры изменения первичной продукции в стратифицированном столбе воды показаны на рисунке 3.3. При высоких значениях  $P_m^B$  кривые в широких пределах концентрации хлорофилла и падающей интенсивности света приближаются к линейной зависимости (рисунок 3.3 в).

Нормированные значения, при всех концентрациях хлорофилла близки, что может свидетельствовать о лимитировании интегральной первичной продукции светом на линейном участке до светового насыщения (рисунок 3.3 д). С уменьшением значений  $P_m^B$  с 10 до 1 мгС/(мгХл ч) величины  $E_n$  и уровень продукции снижается, сокращается квазилинейный участок кривой и наблюдается торможение процесса фотосинтеза.

Максимальные значения светонасыщения фотосинтеза наблюдаются при низких концентрациях хлорофилла и высоких значениях  $P_m^B$ , минимальные - при высокой концентрации хлорофилла и низкой фотосинтетической активности. Наглядно изменение значений  $E_n$  можно представить с помощью множественной регрессии:

$$E_n = 7, 1 - 3, 88 \cdot Chl_0 + 28, 6 \cdot P_m^B$$

Как видно, значения *E<sub>n</sub>* в большей степени зависят от максимальной интенсивности фотосинтеза, чем концентрации хлорофилла.



Рисунок 3.3 Зависимость первичной продукции (мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>) от интенсивности света, падающего на поверхность моря, концентрации хлорофилла (мг м<sup>-3</sup>) и максимальной интенсивности фотосинтеза (мгС мг хл а<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>); (а, в, д) - изменение абсолютных и (б, г, е) - нормированных значений первичной продукции; (а), (б) -  $P_m^B = 5$ , (мгС мгХл<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>) (в), (г) -  $P_m^B = 10$ , (мгС мгХл<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>) (д), (е) -  $P_m^B = 1$ , (мгС мгХл<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>).

## 3.3 Зависимость отношения общей продукции фитопланктона к хлорофиллу от света

На рисунке 3.4 приведены зависимости общей интенсивности фотосинтеза (PP<sub>tot</sub>/*Chl*<sub>tot</sub>) от света. Полученные кривые для связи между отношением PP<sub>tot</sub>/*Chl*<sub>tot</sub> и светом различаются по начальному углу наклона и величине максимума интенсивности фотосинтеза.



Рисунок 3.4 Зависимость между интенсивностью фотосинтеза ( $PP_{tot}/Chl_{tot}$ ) и плотностью светового потока, падающего на поверхность моря, при различных значениях  $P_m^B$  (мгС мгХл<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>) и концентрации хлорофилла (мг м<sup>-3</sup>); (a) -  $P_m^B = 1$ ; (б) -  $P_m^B = 5$ ; (в) -  $P_m^B = 10$ .

Эффективность фотосинтеза на единицу поверхности моря можно определить как [77]:

$$\psi = \mathrm{PP}_{\mathrm{tot}} / (Chl_{\mathrm{tot}} \cdot E_0),$$

где  $PP_{tot}$  – суточная первичная продукция от поверхности до основания эвфотической зоны,  $Chl_{tot}$  – интегрированная концентрация хлорофилла от поверхности до основания эвфотической зоны,  $E_0$  – плотность светового потока, интегрированная за сутки.

На рисунке 3.5 приведены зависимости эффективности фотосинтеза ( $PP_{tot}/(Chl_{tot} \cdot E_0)$ ) от плотности светового потока. При высоких значениях концентрации хлорофилла и  $P_m^B$  значения  $\psi$  максимальны и достигают 1,6 гС г<sup>-1</sup> Хл моль<sup>-1</sup> фотонов, при минимальных значениях  $P_m^B$  они снижаются до 0,1 гС г<sup>-1</sup> Хл моль<sup>-1</sup> фотонов. Как видно, эффективность фотосинтеза в зоне фотосинтеза в большей степени зависит от фотосинтетической активности хлорофилла, чем от интегральной концентрации хлорофилла в столбе воды.

Из проведенных расчетов также следует, что коэффициент  $\psi$  повышается с уменьшением количества света, падающего на поверхность (рисунок 3.5). При  $P_m^B$ равном 10 величина  $\psi$  в широком диапазоне интенсивностей света различается только в 2 раза, в то время как, при низких значениях  $P_m^B$ , эти различия достигают порядка величин (рисунок 3.5). Одна из причин этих различий обусловлена тем, что при низких значениях  $P_m^B$  и постоянной величине  $\alpha^B$  наблюдается замедление процесса фотосинтеза в поверхностном слое, приводящее к уменьшению PP<sub>tot</sub>. В целом, результаты расчетов показывают, что эффективность фотосинтеза в эвфотической зоне величина непостоянная. Она зависит от интенсивности фотосинтеза фитопланктона, которая контролируется факторами среды.



Рисунок 3.5 Зависимость эффективности фотосинтеза  $(PP_{tot}/(Chl_{tot} \cdot E_0))$  от плотности светового потока, падающего на поверхность моря, при различных значениях концентрации хлорофилла и  $P_m^B$  ((мгС мгХл<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>)); (a) -  $P_m^B = 1$ ; (б) -  $P_m^B = 5$ ; (в) -  $P_m^B = 10$ .

Как известно из литературы [117], первичная продукция на единицу поверхности может быть выражена в некоторой общей форме при допущении, что нет торможения процесса фотосинтеза при высокой интенсивности света, и наблюдается вертикальная однородность фитопланктона и оптических свойств в водном столбе:

$$\int_{0}^{z,1\%} PP = (P_m/k_d) \cdot f(\alpha \cdot E_0/P_m),$$

или

$$\int_{0}^{z,1\%} PP = (P_m / k_d) \cdot f(E_*) ,$$

где  $P_m$  – максимальная скорость фотосинтеза,  $\alpha$  – угол наклона кривой фотосинтез-свет,  $k_d$  – коэффициент диффузного ослабления света,  $E_0$  – количество солнечной энергии, достигшее поверхности моря,  $E_* = E_0 / E_n$ ,  $E_n$  – величина светового насыщения фотосинтеза,  $E_n = P_m / \alpha$ . Как видно, зависимость интегральной продукции от света можно описать двумя фотосинтетическими параметрами и одним оптическим.

При принятых допущениях продукция фитопланктона на единицу поверхности увеличивается прямо пропорционально количеству световой энергии, падающей на поверхность моря. Подобный характер зависимости получен нами в варианте 1. Отсутствие фотоингибирования фотосинтеза и однородность эвфотического слоя обычно наблюдается в зимний период в Черном море, когда интенсивность света, падающего на поверхность моря, изменяется в среднем за сутки от 6 до 26 моль квантов и свет контролирует общую продукцию фитопланктона. Летом инсоляция в несколько раз выше, слой фотосинтеза стратифицирован по температуре, наблюдается неравномерное распределение хлорофилла и торможение процесса фотосинтеза у поверхности. При значениях  $E_n - 10 - 20$  моль квантов связь общей продукции фитопланктона с плотностью светового потока соответствует экспоненциальной зависимости, при  $E_n < 10$  наблюдается угнетение общей продукции фитопланктона при высоких интенсивностях света.

По данным, полученным в прибрежных и открытых районах океана, между общей продукцией фитопланктона в эвфотическом слое, нормированной на интегральное количество хлорофилла в этом слое, и солнечной радиацией, падающей на поверхность моря, наблюдалось линейное отношение [85, 116]. Угол наклона прямой варьировал от 0,35 до 0,66 и в среднем составил 0,4 гС моль<sup>-1</sup> квантов м<sup>-2</sup> гХл<sup>-1</sup>. Эти значения получены для районов с относительно высокой концентрацией биогенных элементов. Исследования, выполненные в других

районах [68], показали, что  $\psi$  варьирует от 0,1 до 10 и в среднем в 3 раза выше по сравнению с данными, приведенными в обзоре Т. Платта [116]. На основании измерений, выполненных в районе континентального склона в юго-восточной части северной Америки, Йодер с соавторами [152] пришли к заключению, что значения  $\psi$  примерно в 3 раза выше, чем в обобщении, выполненным Платом [116]. В целом, данные указывают на некоторую региональную ЭТИ вариабельность эффективности фотосинтеза на единицу поверхности. На основании обобщения собственных и литературных данных, приведенных выше, Фальковский и Равен [75] нашли, что значения  $\psi$  увеличиваются с уменьшением количества солнечной энергии, падающей на поверхность моря, и они ниже в водах с низкой концентрацией биогенных элементов. Максимальные значения  $\psi$ достигают 1,0 – 1,5 минимальные – 0,1 - 0,4 гС моль квантов<sup>-1</sup> гХл<sup>-1</sup> м<sup>-2</sup>. К таким же результатам приводят модельные расчеты, выполненные нами. Они показывают, что параметры  $\beta$  и  $E_n$  вносят существенный вклад в общую вариабельность  $\psi$ . Плат [116] предполагает, что эффективность фотосинтеза на единицу поверхности равна произведению интегральной концентрации хлорофилла в эвфотической зоне (*Chl*tot), удельного поглощения света хлорофиллом ( $a^*$ ), квантового выхода фотосинтеза (q), интенсивности света, падающей на поверхность ( $E_0$ ), глубины эвфотической зоны ( $Z_{eu}$ ) и коэффициенту диффузного ослабления света  $(k_d)$ .

$$\psi = Chl_{tot} \cdot \mathbf{a}^* \cdot q \cdot E_0 \cdot Z_{eu} \cdot k_d.$$

Как видно, для рассмотрения источников вариабельности значений  $\psi$  необходим анализ изменения плотности светового потока с глубиной и эффективность его поглощения фитопланктоном, которая зависит от факторов среды и видового состава водорослей.

Заключение. Таким образом, в течение всего года свет контролирует интегральную продукцию в широких пределах. Анализ результатов между величинами первичной продукции на единицу поверхности и количеством солнечной энергии, достигающей поверхности моря, показал, что форма связи между ними описывается экспоненциальной зависимостью. При равномерном и не равномерном распределении концентрации хлорофилла линейный участок кривой наблюдается до 30 моль квантов  $M^{-2}$ сут<sup>-1</sup>, более высокие значения света не влияют на продукцию фитопланктона. Максимальные значения светового насыщения первичной продукции наблюдаются при низких концентрациях хлорофилла и высоких значениях интенсивности фотосинтеза, минимальные - при высокой концентрации хлорофилла и низкой фотосинтетической активности фитопланктона. Эффективность фотосинтеза в эвфотической зоне величина непостоянная, она увеличивается с уменьшением плотности светового потока, падающего на поверхность моря. Уменьшение эффективности фотосинтеза при высоких значениях падающей радиации связано с угнетением интенсивности фотосинтеза в поверхностном слое. Для анализа изменений эффективности фотосинтеза на единицу поверхности необходимо учитывать вертикальное распределение плотности светового потока, поглощение света пигментами и эффективность его ассимиляции в процессе фотосинтеза.

#### РАЗДЕЛ 4

## ОЦЕНКА ИНТЕГРАЛЬНОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА В ЧЕРНОМ МОРЕ

Эффективность фотосинтеза автотрофных организмов относится к фундаментальным физиологическим показателям и характеризует их способность ассимилировать световую энергию. Поглощение света водорослями зависит от их пигментного состава, спектрального состава света и световых условий в море. Предложен ряд показателей для суждения об эффективности использования солнечной энергии фитопланктоном в процессе фотосинтеза, которые можно условно разделить на две группы. В первую группу входят показатели, рассчитанные на падающий свет, во вторую – на свет, поглощенный водорослями. Для расчетов используется либо абсолютная скорость фотосинтеза, выраженная в единицах углерода, СО<sub>2</sub>, или энергетических единицах, либо нормированная - на хлорофилл *a*, клетку, биомассу водорослей, или другие единицы. Эффективность фотосинтеза обычно рассчитывается на энергию физиологически активной части спектра (400 – 700 нм), которая составляет около 45% от общей солнечной радиации.

Наиболее важными показателями эффективности фотосинтеза является начальный наклон кривой фотосинтез – свет и квантовый выход фотосинтеза. Максимальный квантовый расход равен 8 квантам поглощенного света на одну молекулу выделенного  $O_2$ . Начальный наклон кривой фотосинтез - свет ( $\alpha$ ), нормированный на хлорофилл a, равен произведению квантового выхода (q) на количество поглощенного водорослями света ( $E_p$ ). При оптимальных условиях фотосинтеза, когда спектральный состав света, температуры и концентрации питательных веществ оптимальны, максимальный квантовый выход составляет 0,125 молей выделенного кислорода на моль поглощенных квантов [3], а эффективность фотосинтеза, рассчитанная на падающий свет, равна 0,07 мгС мг Хл<sup>-1</sup>ч<sup>-1</sup> (моль квантов м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup> [118]. При низких уровнях освещенности, которые наблюдаются у нижней границы эвфотического слоя, оба показателя могут приближаться к максимальным значениям [15, 115]. Величины  $q_m$  и  $\alpha$  для фитопланктона, обитающего в поверхностном слое, значительно ниже по сравнению с их верхним пределом [15, 41]. Более низкий квантовый выход для естественных популяций фитопланктона обусловлен поглощением части света пигментами, нефотосинтетическими содержание которых В водорослях при низкой облученности, фотодыханием, которое может уменьшается присутствовать при измерениях квантового выхода, слабой обеспеченностью фитопланктона биогенными веществами. Анализ вариабельности величин  $\alpha$  и  $q_{max}$ морского фитопланктона показывает, что они изменяются в широких пределах и зависят от климатологических факторов, региональных условий и видового состава фитопланктонного сообщества [15, 95, 18]. В то же время эффективность фотосинтеза, рассчитанная на единицу площади моря, варьирует в более узких пределах [82, 116].

Цель раздела – определить интегральную эффективность фотосинтеза черноморского фитопланктона, выявить количественные закономерности ее пространственной, внутри- и межгодовой изменчивости. Для решения этой задачи используются спутниковые данные и модельные расчеты.

#### 4.1 Описание алгоритма

Эффективность фотосинтеза ( $\psi$ ) рассчитана как отношение между суточной первичной продукцией ( $PP_{tot}$ ) и концентрацией хлорофилла в эвфотическом слое ( $Chl_{tot}$ ), нормированное на фотосинтетически активную солнечную радиацию ( $E_0$ ):  $\psi = PP_{tot}/(Chl_{tot} \cdot E_0)$ .

Для расчета суточной первичной продукции под единицей поверхности моря использована модель Платта с соавторами [117], в которую включены:

68

непрерывное вертикальное распределение подводной освещенности, скорость фотосинтеза, спутниковые измерения концентрации хлорофилла в поверхностном слое, диффузное ослабление света водой и падающая солнечная радиация. Также необходима информация о вертикальном распределении концентрации хлорофилла и двух фотосинтетических параметров:  $\alpha - \text{мгC MrXn}^{-1}$  (моль квантов м<sup>-2</sup>)<sup>-1</sup> и  $P_m^B - \text{мrC MrXn}^{-1}$  ч<sup>-1</sup>.

Рассчитана суточная первичная продукция для 8 районов. Районы были выбраны таким образом, чтобы можно было провести сравнительный анализ изменения первичной продукции и эффективности фотосинтеза в контрастных экосистемах моря (в глубоководной части моря и прибрежной - на восточном и западном шельфе, а также в районах, подверженных влиянию рек, Керченского и Босфорского проливов) (раздел 2, рисунок 2.1).

продукции Для определения первичной использовались измерения температуры, концентрации хлорофилла, коэффициента диффузного ослабления и падающего света на поверхность моря, полученные по спутниковым данным (SeaWiFS). Измерения проводились ежесуточно с пространственным разрешением 1×1 км в надире, которые затем усреднялись за двухнедельный период для акватории 10×10 миль для каждого района, с 1998 по 2001 год.

В глубоководных районах Черного моря минимальное ослабление облученности располагается в длинноволновой части спектра – 525 нм [21]. Для расчетов применялся оптический блок уравнений, который описывает связы коэффициентов диффузного ослабления света на двух длинах волн и в видимой части спектра. Ослабление потока солнечной энергии с глубиной на этой длине определялось по данным о спектральном ослаблении света и волны существующей корреляции между коэффициентами ослабления k<sub>d</sub> в диапазоне длин волн 490 и 525 нм. По ослаблению света при  $\lambda = 525$  нм рассчитаны изменения суммарной облученности в диапазоне фотосинтетически активной радиации (400 – 700 нм) с глубиной по формуле Ерлова [14], модифицированной для Черного моря по результатам измерений спектрального распределения облученности на различных глубинах [21]. Значения облученности на некоторой

глубине *z*, отнесенные к подповерхностным значениям ( $E_w(0)$ ), рассчитаны как:

$$k_d (525) = 0,655 \cdot k_d \cdot (490) + 0,03,$$
  

$$E_{omH,z}(525) = E_{w,z}(525)/E_{w,0}(525) = 0,94 \cdot exp(-k_d(525)z),$$
  

$$E_w(z)/E_w(0) = E_{omH,z}(525) \cdot (0,16+5,46/(z+6,5)).$$

Фотосинтетический блок уравнений описывает изменение скорости фотосинтеза фитопланктона с глубиной. Для расчета использовано экспоненциальное уравнение, учитывающее ослабления света  $(k_d)$ , падающего на поверхность  $(E_0)$ , вертикальное распределение концентрации хлорофилла (Chl(z))и значения фотосинтетических параметров ( $\alpha$  и  $P_m^B$ ) на глубине (z).

$$P(z) = Chl(z) \cdot P_m^B \cdot (1 - \exp[-\alpha \cdot (E_0 \cdot \exp(-k_z \cdot z)) / P_m^B]).$$

Численные значения параметров для функции распределения хлорофилла и фотосинтетических параметров взяты из работ [15, 40, 41] и описаны в разделе 3. Квантовый выход фотосинтеза под единицей поверхности моря определен как отношение первичной продукции, выраженной в молях органического углерода, к свету, поглощенному фитопланктоном. Количество квантов, поглощенных водорослями, рассчитано по концентрации хлорофилла *a* [44].

## 4.2 Сезонные изменения основных параметров необходимых для проведения расчетов

На рисунках 4.1 – 4.2 показаны сезонные изменения интегральной концентрации хлорофилла *а* и суточной первичной продукции в эвфотической

зоне в различных районах моря. В глубоководной части моря (районы 2 – 5) сезонный цикл концентрации хлорофилла в поверхностном слое имеет U - образную форму с максимумом в холодный период и минимумом в теплые месяцы. Максимальные значения, достигающие 40 - 55 мг м<sup>-2</sup>, наблюдаются в феврале-марте, минимальные – 15 – 25 мг м<sup>-2</sup> в июле-августе, в сентябре начинается постепенный рост концентрации хлорофилла, который плавно переходит в зимний максимум.



Рисунок 4.1 Динамика внутри- и межгодовых изменений интегральной концентрации хлорофилла в эвфотической зоне в глубоководных и прибрежных районах моря в 1998–2001г.



Рисунок 4.2 Динамика внутри- и межгодовых изменений первичной продукции в глубоководных и прибрежных районах моря в 1998-2001г.

Такой тип изменения содержания хлорофилла повторяется от года к году, хотя он больше характерен для субтропиков, чем умеренных широт. Напротив, в мелководной северо-западной части моря (ст. 7) максимумы концентрации хлорофилла наблюдаются как в зимний, так и в летний периоды. Первый отражает зимне-весенние развитие фитопланктона, концентрация хлорофилла в это время обычно выше, чем летний период. Однако в 2000 году мощное развитие было более фитопланктона происходило летом, оно сильным И И продолжительным по сравнению с другими сезонами. Как видно, интегральное количество хлорофилла в зоне фотосинтеза в глубоководной и северо-западной части моря примерно одинаково. Это связано с изменением глубины
эвфотического слоя, который уменьшается с ростом концентрации хлорофилла в планктоне.

В отличие от концентрации хлорофилла, сезонный ход первичной продукции в столбе воды имеет преимущественно двух, реже трехвершинный характер (рисунок 4.2). В глубоководных районах регистрируются два периода с высокими значениями продукции – весенний (март – апрель) и летне-осенний. В годы с высокой концентрацией хлорофилла в весенний период, максимум продукции по амплитуде в несколько раз выше, чем летом. В годы с относительно низкой концентрацией хлорофилла максимум сдвигается на поздневесенние месяцы и по величине он сравним с летним пиком. В сентябре-октябре величины продукции в основном сравнимы с летними значениями, или несколько выше. Из данных, приведенных на рисунках 4.1 – 4.2 видно, что динамика концентрации хлорофилла и первичной продукции в глубоководных районах моря не совпадает. В то же время в северо-западной части моря изменение концентрации хлорофилла и первичной продукции в слимовы. Основной максимум наблюдается в мае-июне, по амплитуде и продолжительности он больше, чем в глубоководных районах моря.

Отношение *PP*<sub>tot</sub>/*Chl*<sub>tot</sub> может служить показателем индекса продуктивности фитопланктона (ИП). Между первичной продукцией в эвфотическом слое, общим количеством хлорофилла *a* в этом слое и интенсивностью солнечной радиации, падающей на поверхность моря, наблюдается линейная зависимость. Угол наклона (ИП) для восьми районов в 1998-2001 гг различается в довольно в узких пределах (рисунок 4.4). Однако, линия регрессии часто не проходит через начало координат, принимая положительное значение при нулевой освещенности. Возможно, это связано с тем, что световая энергия при низких интенсивностях света утилизируется более эффективно, или с физиологическими особенностями доминирующих видов фитопланктона, которые развиваются в зимне-весенний период, либо с ошибкой определения первичной продукции в эвфотическом слое при низкой облученности [116].

Низкие величины ИП характерны для ранней зимы (рисунок 4.3), однако в

холодные зимы, когда концентрация хлорофилла увеличивается до 50 мгХл м<sup>-2</sup>, величины ИП достигают максимальных значений – 80 – 90 мгС мг Xл<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>. В теплой зимой И менее годы с относительно интенсивным развитием фитопланктона изменение величин инлекса продуктивности имеет куполообразную форму с максимумом 30 - 40 мгС мг Хл<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup> в летний период. Как видно, значения индекса продуктивности на большей части акватории моря примерно одинаковы, а их динамика близка к изменениям температуры и солнечной радиации.



Рисунок 4.3 Динамика внутри- и межгодовых изменений индекса продуктивности фитопланктона в 1998-2001 г.

Во всех районах моря между величинами индекса продуктивности и количеством солнечной энергии, падающей на поверхность, наблюдается линейная зависимость (рисунок 4.4). Несмотря на значительный разброс точек в отдельных районах, коэффициент корреляции между ИП и солнечной радиацией

относительно высок - 0,77 - 0,93, т.е. в 60 - 80% случаев изменение ИП определяется Е<sub>0</sub>. В 1998 г. для 6 и 7-го районов получены минимальные значения коэффициента корреляции (r = 0,77). Они связаны с интенсивным развитием фитопланктона в зимне-весенний период, которое было обусловлено не только светом, но и температурой. Для оценки совместного действия двух факторов и роли каждого из них в изменение величин ИП использован метод множественной линейной регрессии. Совместное действие температуры и света повысило коэффициент детерминации с 0,60 до 0,70, для остальных районов он оставался практически неизменным. В целом, совместное действие двух факторов учитывает 70 – 90% общей изменчивости ИП в течение 1998 – 2001. Угол наклона прямой варьирует от 0,32 до 0,55, в среднем  $0,45 \pm 0,09$  мгС мг Хл<sup>-1</sup> (моль квантов м<sup>-2</sup>)<sup>-1</sup>. При нулевой освещенности величины ИП для всех станций были положительными, варьируя от 1,1 до 5,5 мгС мг  $X\pi^{-1}$ , в среднем 2,5 ± 1,0 мгС мг Хл<sup>-1</sup>, что составляет 6 - 8% от максимальных и до 50% от минимальных значений ИП. С уменьшением солнечной радиации от 20 до 8 моль квантов м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup> интегральная эффективность фотосинтеза в столбе воды увеличивается до 1,0 -1.6 мгС мг Хл<sup>-1</sup> (моль квантов м<sup>-2</sup>)<sup>-1</sup>. Принимая во внимание особенности изменения эффективности фотосинтеза можно предположить, что она варьирует не только с изменением условий среды, но и с физиологическими свойствами доминирующих видов, которые характерны для каждого из сезонов.

Для эвфотической зоны квантовый выход фотосинтеза в течение года различается от 0,007 до 0,05 мольС(моль квантов)<sup>-1</sup>. Для зимы он в среднем составил 0,032  $\pm$  0,01, весны – 0,034  $\pm$  0,02, лета и осени – 0,013  $\pm$  0,006. (рисунок 4.5) Изменение эффективности фотосинтеза от солнечной радиации, рассчитанное на поглощенный (рисунок 4.5) и падающий свет, имеют одинаковый характер, увеличиваясь с понижением облученности (рисунок 4.4). Таким образом, в контрастных районах моря, значения эффективности фотосинтеза фитопланктона в эвфотической зоне в течение большей части года изменяются слабо. Однако в периоды с низкой облученностью фитопланктонное сообщество способно к более эффективному использованию солнечной энергии в процессе фотосинтеза.



Рисунок 4.4 Зависимость индекса продуктивности (а, б) и эффективности фотосинтеза (в, г) от солнечной радиации: а - 1998 – 1999; б – 2000 – 2001; в – 1998 -1999; г - 2000 – 2001.

76

Форма кривых эффективности фотосинтеза от солнечной радиации, приведенная на рисунке 4.4 в и г, позволяет думать, что в холодный период года она зависит не только от света, но и условий минерального питания.



Рисунок 4.5 Зависимость интегрального квантового выхода фотосинтеза фитопланктона в эвфотическом слое от солнечной радиации.

## 4.3 Сезонная динамика эффективности фотосинтеза

В разных районах океана значение коэффициента  $\psi$  изменяется в узких пределах (0,29 – 0,52) и в среднем составляет 0,4 гС гХл<sup>-1</sup> м<sup>-2</sup> моль квантов<sup>-1</sup> [116]. П. Фальковский и Д. Равен нашли, что значения  $\psi$  увеличиваются с уменьшением количества солнечной энергии, падающей на поверхность моря и они меньше в водах с низкой концентрацией биогенных веществ [75]. Исследования, выполненные в субарктической, северо-западной части Тихого океана (41 - 45 с.

ш.), показали аналогичную форму зависимости [138]. Максимальные значения 0,75 - 0,96 получены весной и летом, минимальные – осенью и зимой 0,33 – 0,54 гС гХл<sup>-1</sup> м<sup>-2</sup> моль квантов<sup>-1</sup>. В субтропических и тропических районах Северной и Южной Атлантики средние значения  $\psi$  составили 0,40 и 0,49 гС гХл<sup>-1</sup> м<sup>-2</sup> моль квантов<sup>-1</sup> соответственно [27]. Анализ временных серий первичной продукции и концентрации хлорофилла а в зоне фотосинтеза, полученных в прибрежных и глубоководных экосистемах от  $31^{\circ}$  до  $74,5^{\circ}$  с. ш., а также в двух пресноводных экосистемах, показал, что показатель  $\psi$  варьирует в более в широких пределах, чем регистрировалось ранее – от 0,1 до 0,6 гС гХл<sup>-1</sup> м<sup>-2</sup> моль квантов<sup>-1</sup> [74]. Минимальные значения получены в поздневесенний период в северо-западной части Атлантического океана, когда в верхнем перемешенном слое скорость фотосинтеза фитопланктонного сообщества была ограничена питательными элементами. В прибрежной экосистеме, подверженной влиянию стока реки, зарегистрированы максимальные значения показателя V. Использовав итерационный анализ, авторы [116] показали, что эффективность фотосинтеза равна 3,88  $\alpha$ , а ИП при нулевой освещенности равен 1,26  $P^{B}_{m}$ , где  $\alpha$  – мгС мгХла<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup> (Вт м<sup>-2</sup>)<sup>-1</sup>, *P*<sup>B</sup><sub>m</sub> - мгС мгХла<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>, ИП – гС гХла<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>. Как видно, интегральная эффективность фотосинтеза является функцией фотосинтетических параметров кривой фотосинтез – свет. Следовательно, повышение  $\psi$  при низкой облученности увеличением  $\alpha^{B}$ . связано с Можно предположить версий. несколько объясняющих повышение эффективности фотосинтеза фитопланктона: первая – свет поглощается и ассимилируется водорослями более эффективно при низкой облученности; вторая – при низкой облученности, которая характерна в основном для зимнего периода, фитопланктон лучше обеспечен питательными элементами, чем в летний период; третья – в периоды низкой облученности доминируют водоросли с относительно высокой скоростью роста.

Теоретические расчёты, выполненные для гипотетического сообщества фитопланктона, показывают, что между суточной первичной продукцией под единицей поверхности, нормированной на концентрацию хлорофилла *а* в эвфотическом слое, и энергией солнечной радиации, падающей на поверхность

моря в течение суток, наблюдается нелинейная зависимость. [16, 116, 120]. Если мы выберем линейный характер зависимости, то угол наклона регрессии будет изменяться от уровня солнечной радиации. Опыт использования линейной зависимости показывает, что она не проходит через начало координат, а пересекается с осью ординат при некотором положительном значении, которое увеличивается с максимальной скоростью фотосинтеза [116, 120]. В природных условиях количественно описать изменение индекса продуктивности от света не всегда возможно, так как мы не можем регулировать интенсивность солнечной радиации, падающей на поверхность моря. Поэтому многие авторы используют линейную зависимость между ИП и солнечной радиацией, угол наклона которой отражает способность фитопланктонного сообщества утилизировать свет под единицей поверхности моря [77, 99, 101]. Индекс продуктивности, измеренный при низких и высоких значениях солнечной радиации, отражает физиологические свойства фитопланктона при световом ограничении и насыщении светом.

Результаты исследований, проведенные со многими видами водорослей, при оптимальных условиях минерального питания показывают, что наблюдаются два типа ответов на изменение плотности светового потока [85, 89]. Первый тип характерен для эукариотных микроводорослей, когда значения  $\alpha$  у культур, адаптированных к высокой и низкой интенсивности света практически не изменяется, в то время как  $P_m^B$  уменьшается. Второй тип наблюдается у прокариот, когда величины  $\alpha^{B}$  и  $P_{m}^{B}$  выше у водорослей, адаптированных к высокой плотности светового потока, а световое насыщение фотосинтеза остается постоянным. В зимний период в Черном море доминируют диатомовые, поэтому нет оснований полагать, что эффективность фотосинтеза фитопланктонного сообщества будет повышаться с уменьшением облученности. Повышение эффективности фотосинтеза при низкой облученности может быть частично связано с тем, что интегрированная по глубине первичная продукция в области светового насыщения является функцией солнечной радиации, и напротив, в области светового ограничения она существенно не зависит от Е<sub>0</sub>. При низкой облученности относительный первичной продукции вклад ИЗ

светолимитированной области эвфотической зоны в интегральную продукцию повышается и слабо зависит от снижения солнечной радиации. В результате эффективность фотосинтеза растет с уменьшением облученности.

При субоптимальной плотности светового потока (*E*) и сбалансированном росте водорослей наблюдается взаимосвязь между изменением относительного содержания хлорофилла *а* в водорослях (*Chl*:*C*), эффективностью фотосинтеза ( $\alpha$ ) и удельной скоростью ( $\mu$ ) [81, 84].

$$Chl:C = Chl:C_{MUH} + \mu / E \cdot \alpha$$

отсюда

$$\alpha = \mu / E \cdot (Chl:C - Chl:C_{MUH}).$$

Как видно, эффективность фотосинтеза (*а*) при сбалансированном росте фитопланктона связана с удельной скоростью роста водорослей и внутриклеточным содержанием хлорофилла *а*.

Относительное содержание хлорофилла в органическом углероде клетки слабо изменяется с изменением объема, в то время как удельная скорость роста зависит от размера клеток, поэтому можно предположить, что эффективность фотосинтеза будет повышаться с уменьшением размера клеток. При несбалансированном росте, связанном с резким увеличением концентрации питательных веществ в среде, скорость фотосинтеза повышается быстрее, чем отношение *Chl*:*C* [89]. В зимне-весенний период поступление биогенных веществ в верхний слой Черного моря часто имеет прерывистый характер и в это время эффективность фотосинтеза может повышаться. Если биогенные вещества поступают в зону фотосинтеза непрерывно, то эффективность фотосинтеза в большей степени будет зависеть от размерного состава фитопланктона, чем от их концентрации.

Недостаточно известно о влиянии условий минерального питания на эффективность фотосинтеза. На основании имеющихся данных можно заключить, что нет закономерных изменений эффективности фотосинтеза водорослей при их ограничении минеральным питанием [83]. При ограничении скорости роста водорослей минеральными соединениями азота у *Thalassiosira pseudonana* и *Pavlova lutheri* значения α уменьшились в 2 раза по сравнению с оптимальными условиями минерального питания, у *Phaeodactylum tricornutum* они оставались постоянными, а у *Isochrysis galbana* – увеличились [83]. В то же время межвидовые различия при одинаковых условиях лимитирования скорости роста водорослей достигали 5 раз.

У фитопланктонного сообщества значения  $\alpha$  повышаются с увеличением концентрации нитратов до 2 мкМ [15]. Хотя разброс измерений, полученных в разных районах Мирового океана велик, форма связи между величиной  $\alpha$  и концентрацией нитратов для океанического и черноморского фитопланктона одинакова. Различия между минимальными и максимальными значениями  $\alpha$ , связанными с концентрацией нитратов, достигают 3 – 4 раз. Диапазон изменений  $P_m^B$  от условий минерального питания значительно выше, чем эффективности фотосинтеза. При низкой скорости роста ( $\mu/\mu_m < 0,2$ ) значения  $P_m^B$  меньше 1 гС гХл<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>, а при оптимальном снабжении питательными веществами они увеличиваются до 6 - 8 гС гХл<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>.

Квантовый выход фотосинтеза у отдельных видов водорослей И фитопланктонного сообщества с ростом их обеспеченности питательными веществами повышается [15, 40, 83]. В то же время эффективность фотосинтеза  $(\alpha)$  равна произведению максимального квантового выхода  $(q_m)$  на поглощение света фитопланктоном, нормированное на единицу хлорофилла ( $E_n^{B}$ ). Если квантовый выход и поглощение света фитопланктоном изменяются не одинаково от условий питания, значения α будут повышаться. Таким образом, есть веские основания считать, ЧТО среди факторов, влияющих на эффективность фотосинтеза, важная роль принадлежит степени обеспеченности фитопланктона минеральным питанием и его видовому составу.

Суточная первичная продукция (*PP*<sub>tot</sub>) с использованием интегральной эффективности фотосинтеза может быть определена как

$$PP_{\rm tot} = \psi \cdot Chl_{\rm tot} \cdot E_0 \ .$$

Это выражение предполагает, что фотоадаптационное состояние фитопланктона в столбе воды постоянно, а интегральная продукция линейно зависит от солнечной радиации. Такие условия выполняются для всех сезонов, кроме зимнего, когда наблюдается 2 - 4 кратное увеличение значений  $\psi$  по сравнению с летним периодом. Два фактора среды ответственны за рост параметра  $\psi$ : недостаток света и относительно высокая обеспеченность фитопланктона биогенными элементами в период глубокой зимней конвекции, когда сезонный температурный градиент полностью разрушается, и создаются благоприятные условия для поступления биогенных веществ из более глубоких слоев в поверхностный. Очевидно, высокие значения  $\psi$  в зимний период связаны не с низкой облученностью, а с достаточно хорошими условиями минерального питания фитопланктона.

Таким образом, использование относительно большого количества данных, позволило впервые для Черного моря установить временные и региональные изменения интегральной эффективности фотосинтеза и выявить особенности ее изменчивости в зависимости от факторов, регулирующих ее вариабельность. Полученные значения  $\psi$  отражают изменение физиологических свойств черноморского фитопланктона, которые находятся в пределах характерных для других морей и океанов. Основным фактором, определяющим временные изменения  $\psi$ , является чередование условий с недостатком света и питательными веществами.

### РАЗДЕЛ 5

# СРАВНЕНИЕ МОДЕЛЬНЫХ РАСЧЕТОВ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ С ВЕЛИЧИНАМИ, ИЗМЕРЕННЫМИ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Для мониторинга пространственной временной вариабельности И слое содержания хлорофилла В поверхностном широко используются спутниковые сканеры цвета океана, позволяющие проводить измерения в течение длительного времени с высокой частотой и на больших акваториях. За короткий получили широкое распространение и срок спутниковые данные были использованы многими авторами при изучении и оценке уровня первичной продукции в морских и океанических экосистемах [50, 59, 117]. В ранних исследованиях расчёты были основаны на простой статистической связи суточной первичной продукции, интегрированной по глубине, с концентрацией хлорофилла в поверхностном слое [73]. Однако точность таких оценок оказалась не велика, 30% хлорофилла учитывает поскольку изменчивость только около вариабельности первичной продукции [126]. 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 [59], учитывают вертикальное распределение хлорофилла, фотосинтетические характеристики фитопланктона и основные параметры среды внутри эвфотической зоны [50, 120]. 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 [80, 124]. В

зависимости от условий проведения опытов источники погрешностей могут быть иметь разное относительное различны, и 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 [10]. 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.

## 5.1 Описание использованных алгоритмов

Для расчёта суточной первичной продукции под единицей поверхности моря использована модифицированная модель Платта с соавторами [118], как описано в работе [32]:

$$PP = \int_{0}^{z} P_{m}^{B}(z) \cdot DL \cdot Chl(z) \cdot \tanh(\frac{\alpha (z) \cdot E_{0}(z)}{P_{m}^{B}(z)}) dz, \quad \{1\}$$

где PP – валовая интегральная суточная первичная продукция, мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>, DL – длина дня, (ч),  $E_0$  – свет падающий на поверхность моря (моль квантов м<sup>2</sup> сут<sup>-1</sup>),  $P_m^B$  – максимальная скорость фотосинтеза (мгС мгХл<sup>-1</sup>ч<sup>-1</sup>), Chl – концентрация хлорофилла,  $\alpha$  – угол наклона кривой фотосинтез-свет (мгС мгХл<sup>-1</sup> (моль квантов

 $M^{-2})^{-1}$ ).

Алгоритм учитывает непрерывное вертикальное распределение подводной освещенности, концентрации хлорофилла и значения двух параметров, характеризующих зависимость фотосинтез – свет. Результаты математического описания вертикального профиля хлорофилла, полученные ранее [40], использованы для расчётов. Зависимости между концентрацией хлорофилла в поверхностном слое (*Chl*<sub>0</sub>), глубиной его максимума ( $Z_m$ ) и содержанием хлорофилла в нем (*Chl<sub>max</sub>*) 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 мгС мгХл<sup>-1</sup> (моль квантов м <sup>2</sup>)<sup>-1</sup> и *Р*<sup>*B*</sup><sub>*m*</sub> (мгС мгХл<sup>-1</sup>ч<sup>-1</sup>). Сущность модификации, предложенная в работе [38], заключается в том, что в основу расчётов положены не усредненные 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 наклона кривой фотосинтез-свет (α) функционально связан с концентрацией хлорофилла ( $\alpha = b \cdot Chl^k$ ), а значение светового насыщения фотосинтеза ( $E_n$ ) с температурой ( $E_n = a \cdot \exp^{A \cdot T}$ ) [15]. Отсюда максимальная скорость фотосинтеза, нормированная на хлорофилл, равна произведению значений начального наклона световой кривой на световое насыщение фотосинтеза ( $P_m^B = \alpha \cdot E_n$ ). Во втором варианте (модель 1a)  $P_m^B$  и  $E_n$ связаны с температурой показательной функцией, в которой степенные и 0,066 соответственно [15]. Различие в коэффициенты равны 0,075 коэффициентах приводит к увеличению значений  $\alpha$  ( $\alpha = P_m^B / E_n$ ) с ростом температуры. При изменении температуры от 10 до 20°C значение параметра а 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 г.) в восьми районах, расположенных в прибрежных и глубоководных областях Чёрного моря. Эти данные были включены в модель для расчёта непрерывных вертикальных профилей суточной первичной продукции с двухнедельным интервалом, как описано в работе [38]. Те же спутниковые данные были использованы для расчёта первичной продукции по алгоритмам, предложенным Бехренфилдом и Фальковским [59], которые были применены для оценки продукции Мирового океана.

$$PP = P^{B}_{opt} \cdot DL \cdot Chl_{0} \cdot Z_{eu} \cdot \frac{0.66 \cdot E_{0}}{E_{0} + 4.1}, \qquad \{2\}$$

где PP – чистая интегральная суточная первичная продукция, мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>,  $P_{opt}^{B}$  – максимальная часовая скорость фотосинтеза, нормированная на хлорофилл, (мгС мгХл<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup>); DL – длительность светового дня, (ч);  $Chl_0$  - концентрация хлорофилла в поверхностном слое, (мг м<sup>-3</sup>);  $Z_{eu}$  – глубина эвфотической зоны, (м),  $E_0$  – количество солнечной энергии, падающей на поверхность моря, (моль квантов (м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>)). В случаях отсутствия измерений,  $Z_{eu}$  рассчитывалась по степенному уравнению, полученному из полевых наблюдений для Черного моря:  $Z_{eu}$  = 23,81· $Chl_0^{-0,29}$  [43]. По результатам, приведённым в работе [7], были рассчитаны средние значения  $P_{opt}^{B}$  для температур с интервалом один градус от 5 до 26<sup>0</sup>C. По полученным данным рассчитано общее уравнение, связывающее  $P_{opt}^{B}$  с температурой (T):

$$P^{B}_{opt} = a \cdot \exp(b \cdot T),$$

где  $a = 1,4 \pm 0,2, b = 0,06 \pm 0,01$ , безразмерные коэффициенты  $r^2 = 0,77, p < 0,0001,$ 

n = 20.

Однако уравнение (2) применимо для глубоководной области Черного моря, и будет менее точным для прибрежных районов, если глубина нахождения максимума хлорофилла будет совпадать с глубиной максимума фотосинтеза, или когда максимум *Chl* будет находиться в поверхностном слое и резко уменьшаться с глубиной. В таком случае продукция будет несколько завышена по расчетным данным.

Для акватории Чёрного моря отношение  $(0,66E_0/(E_0+4,1))$  при изменении суммарной ФАР от 5 до 70 (моль квантов м<sup>2</sup> сут<sup>-1</sup>) варьирует 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 [58]. Тогда

$$PP = P^{B}_{opt} \cdot DL \cdot Chl_0 \cdot Z_{eu} \cdot 0,55, \qquad \{3\}$$

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 – 1999г). При определении первичной продукции радиоуглеродным методом в опытах in situ и методом имитации световых условий использовали результаты измерений концентрации хлорофилла *а* и подводной освещенности, которые проводились в этих исследованиях.

Продукция фитопланктона была также рассчитана с использованием алгоритма, предложенного в работе [77], который учитывает интегральные характеристики фитопланктона для эвфотического слоя.

$$PP = \psi \cdot Chl_{tot} \cdot E_0, \qquad \{4\}$$

где PP – валовая интегральная суточная первичная продукция, мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>,  $\psi$  –

эффективность фотосинтеза, интегрированная от поверхности до конца эвфотической зоны, мгС (мгХл)<sup>-1</sup>(моль квантов)<sup>-1</sup>м<sup>2</sup>, *Chl*<sub>tot</sub> – концентрация хлорофилла *a*, интегрированная от поверхности до конца эвфотической зоны, мг Хл м<sup>-2</sup>,  $E_0$  – суммарная ФАР, моль квантов м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>. 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.

Существует ряд подходов к моделированию первичной продукции в морских экосистемах [49, 50, 59, 120]. Приведённые выше модели для расчёта интегрированной по глубине продукции фитопланктона различаются по сложности, структуре, разрешающей способности и степени интеграции, как описано в [59]. 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*<sup>B</sup><sub>out</sub>). Данные, используемые для расчёта значений  $P_{ont}^{B}$ , определяются в опытах продолжительностью от 4 - 8 до 24 часов, при переменном солнечном излучении. В этих условиях средняя величина  $P_{opt}^{B}$  интегрирует ряд величин фотосинтеза, получаемых при переменном освещении, и отражает оптимум световых условий, котором фотосинтеза сбалансирована противоположными при скорость 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  $P_m^B$  и  $\alpha$ , измеряемые в короткий период времени (1 –

88

2 ч). Параметр Р<sup>B</sup> представляет собой максимальное значение скорости фотосинтеза, нормированной на хлорофилл *a*, которое достигается при увеличении постоянной интенсивности света; в то время как значение  $P_{ont}^{B}$ является результатом фотоадаптационных изменений к определенным световым Скорость условиям. фотосинтеза при светонасыщении контролируется внутриклеточной концентрацией и активностью ферментов, ответственных за темновые реакции ассимиляции СО<sub>2</sub>. Начальный наклон кривой фотосинтез - свет (*α*) контролируется концентрацией реакционных центров фотосистемы II и количеством, поглощенных ими квантов.

Обоснование модели 2.

Как указывалось выше, первая базовая работа, посвященная описанию модели подобной структуры типа (2) и (3), принадлежит Толлингу (1957) [147]. вертикальной Его модель основывается на допущении однородности распределения фитопланктона в водном столбе и отсутствии фотоингибирования фотосинтеза. При принятых допущениях и описании кривой фотосинтез-свет уравнением Смита [139] он выделил некоторую геометрическую область в виде прямоугольника, в котором создается основная продукция. Тогда площадь прямоугольника, ограниченная кривой профиля фотосинтеза до некоторой оптической глубины, будет соответствовать первичной продукции интегрированной по глубине (раздел 1). Однако Толлинг использовал переменные фотосинтез-свет при расчете первичной продукции, и эти переменные отличаются от параметров используемых позднее Бехренфилдом и Фальковским. В их работе оптическая глубина, до которой вычислялась интегральная продуктивность фитопланктона, принималась равной 3,2 [59]. В дальнейшем, приняв за основу модель Толлинга, Бехренфилд и Фальковский доработали ее и создали некую общую форму модели для расчета продукции в мировом океане.

$$\sum PP = P^{b}_{opt} \cdot f[E] \cdot DL \cdot Chl_0 \cdot Z_{eu}, \qquad (5.2)$$

где f(E) - световая функция.

Авторы исходили из предположения, что вертикальный профиль первичной продукции нормированной на хлорофилл, без фотоингибирования может быть представлен на поверхности областью светового насыщения и на глубине областью светового ограничения. Тогда  $P_z^B$ -профиль для любого столба воды (с преобразованием физической глубины *z* в оптическую глубину о.г. =  $k_d \cdot z$ , где  $k_d$  коэффициент ослабления ФАР) можно представить уравнением типа фотосинтезсвет [119]:

$$P_z^b = P_{opt}^B \cdot tahn[E_z / E_n] .$$
(5.3)

 $E_{z}$  – среднесуточное освещение на глубине *z*,  $E_{n}$  – отношение  $P^{B}_{opt}$  к углу наклона светоограниченной части  $P^{B}_{z}$ -профиля.  $E_{n}$ , соответственно, можно использовать для выделения областей светового ограничения и светового насыщения. ( $E_{n}$  в данном случае отличается от величины переменных фотосинтезсвет ( $E_{n} = P^{B}_{m}/\alpha^{B}$ ), используемых Толлингом, как и  $P^{B}_{opt}$  отличается от  $P^{B}_{m}$ ).

Бехренфилд и Фальковский приравняли интегрированную по глубине первичную продукцию ( $\int_{z=0}^{\infty} P_z$ ) к сумме площадей для двух прямоугольников, А и В (рисунок 4.1), где А - площадь светового насыщения и В - площадь светового ограничения. Горизонтальная величина ab, обоих прямоугольников равна произведению  $P^{B}_{opt} \cdot DL \cdot Chl_0$ . Вертикальная bc - глубине светового насыщения и повышается как функция  $E_0$  соответственно:

$$\overline{bc} = \frac{\ln(E_0 / E_n)}{k_d} \; .$$

А вертикальная сd прямоугольника B, наоборот существенно не зависит от  $E_0$  для  $E_0 > E_n$  и, где  $P_z^B$  описывается уравнением (5.3), cd = 0,82/k<sub>d</sub>. Объединенная величина для двух прямоугольников дает:



Рисунок 5.1 Кривая профиля первичной продукции как функции оптической глубины, представленная в работе Бехренфилда и Фальковского [59].

Но так как сокращение профиля  $P_z$  до глубины попадания 1% света снижает линейность сd, то появляется погрешность с повышением  $E_0$  при использовании уравнения (5.4). Однако, эта погрешность незначительна потому что относительный вклад светоограниченного фотосинтеза в  $\sum PP$  понижается с повышением  $E_0$ . Бехренфилд и Фальковский (1997) эмпирическим путем определили взаимосвязь между  $E_0$  и  $E_n$  при отсутствии ингибирования, и получили линейную зависимость, которая использовалась при определении световой функции:

$$E_n = 0.046 \cdot E_0 + 0.68 \,. \tag{5.5}$$

Следовательно световая функция в скобках в модели (5.2) полученная экспериментально и заменила f(E) точным описанием функции используя  $E_0$ . Таким образом, опираясь на выше приведенные уравнения и используя связь  $Z_{eu} = 4,6/k_d$ , интегральная первичная продукция может быть записана:

 $\int_{z=0}^{\infty} P_z = \frac{P_{opt}^B \cdot DL \cdot Chl_0}{k_d} \cdot [\ln(E_0 / E_n) + 0.82].$ 

(5.4)

$$PP = P^{B}_{opt} \cdot DL \cdot Chl_{0} \cdot Z_{eu} \cdot \frac{0.66 \cdot E_{0}}{E_{0} + 4.1}.$$
(5.6)

Данная модель была выбрана для расчета первичной продукции в Черном море, так как исключение фотоингибирования и неравномерное распределение хлорофилла вносит не значительную погрешность при расчете интегральной первичной продукции. В Черном море ингибирование захватывает первые метры, а максимум хлорофилла находится в конце эвфотической зоны [40]. Допускалось, что указанные в работе Бехренфилда и Фальковского оптические глубины для вертикальных профилей скорости фотосинтеза, и область, ограниченная прямоугольником для расчета интегральной продуктивности фитопланктона 20 соответствовали черноморским. Было построено и проанализировано профилей фотосинтеза для различных освещенностей падающих на поверхность моря (от 10 до 56 моль квантов м<sup>2</sup> сут<sup>-1</sup>) по экспедиционным данным за 1978 – 1993 гг. полученным в Черном море. Для расчета Е<sub>n</sub> использовалась функция (5.5). Анализ профилей позволил выявить, что оптическая глубина области расчета интегральной первичной продукции в среднем приблизительно равна 3,2 ± 0,2, а функция света, найденная Бехренфилдом и Фальковским для мирового океана, хорошо согласуется с черноморскими данными. Р<sup>B</sup><sub>opt</sub> определялось по уравнению, найденному нами черноморского фитопланктона: для  $P^{B}_{opt} = a \cdot \exp(b \cdot T)$ . Включение в модель 2 расчетной величины  $P^{B}_{opt}$ , а также функции связи с концентрацией хлорофилла а величины Z<sub>eu</sub> для Черного моря [43], позволяет адаптировать модель к черноморским характеристикам, упростить расчет и использовать небольшое число входящих параметров.

### 5.2 Сравнение моделей при использовании спутниковых измерений

Из статистических показателей, приведенных в таблица 5.1, 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 (1a, 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 ±171 мгСм<sup>-2</sup>сут<sup>-1</sup>. Крайние отклонения отдельных значений наблюдались при высоких значениях продукции (>1,5 гСм<sup>-2</sup>сут<sup>-1</sup>), характерных для весеннего «цветения» фитопланктона. В этот период они колебались в пределах ±1,02 раза. Концентрация хлорофилла в поверхностном слое достигала максимальных величин и значение *а<sup>в</sup>*, рассчитанное с учетом концентрации хлорофилла, было более высоким, чем вычисленные по отношению  $P_m^B/E_n$ , где  $P_m^B$  и  $E_n$ функционально связаны только с температурой. Как видно из данных, приведенных в таблица 5.1, 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  $\psi$  принят постоянным (0,45 мгC(мгXл)<sup>-1</sup> (моль квантов)<sup>-1</sup> м<sup>-2</sup>). Однако не исключено, что он изменялся в течение года, в особенности в периоды с низкой облученностью. Средние значения первичной продукции, найденные с применением моделей (2) и (3), практически одинаковы (таблица 5.1, рисунок 5.1г).

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%. Можно заключить, что применение отличающихся по структуре и сложности моделей, приводит к относительно малым различиям первичной продукции, рассчитанные по концентрации хлорофилла в

поверхностном слое, количеству солнечной радиации, температуре и фотосинтетическим параметрам кривой фотосинтез – свет.

#### Таблица. 5.1

Основные статистические показатели линейной регрессии (y = a + bx) между величинами первичной продукции, рассчитанными с использованием модели (1) и моделей (1a, 2 - 4). А – использованы данные спутниковых измерений (n = 370); Б – использованы данные суточной первичной продукции, измеренные методом имитирующим in situ (n = 140); В – использованы данные первичной продукции, измеренной методом in situ (n = 47).

model	b(±SE)	a(±SE)	$\pm$ SE	F	r	$r^2$	Х	у	y/x
Α									
1a	0,62	140,81	116,09	2,21	0,93	0,86	455,25	504,69	1,11
	(0,01)	(8,98)							
2	1,06	-55,80	198,85	1,39	0,90	0,81	528,33	504,69	0,96
	(0,03)	(17,39)							
3	1,19	-97,14	194,13	1,72	0,90	0,82	506,26	504,69	1,00
	(0,03)	(17,74)							
4	1,05	63,73	161,71	1,28	0,94	0,88	623,48	504,69	0,81
	(0,02)	(12,03)							
Б									
2	0,55	219,49	347,96	2,05	0,79	0,62	709,55	611,55	0,86
	(0,04)	(38,59)							
3	0,57	204,88	359,53	1,83	0,77	0,60	709,72	611,55	0,86
	(0,04)	(40,92)							
4	0,45	286,85	374,56	2,82	0,75	0,57	724,39	611,55	0,84
	(0,03)	(39,29)							
В									
2	0,57	107,24	225,75	1,60	0,79	0,63	499,65	403,04	0,81
	(0,07)	(48,11)							
3	0,60	107,76	230,95	1,76	0,78	0,61	481,47	403,04	0,84
	(0,07)	(49,52)							
4	0,80	192,56	196,37	1,61	0,85	0,72	272,97	403,04	1,48
	(0,08)	(35,40)							

\* SE – стандартная ошибка; F – критерий Фишера;  $r^2$  - коэффициент детерминации; r – коэффициент корреляции; y, x – среднеарифметическое значение y и x; n – количество измерений, p < 0,0001.



Рисунок 5.1 (а, б, в) Зависимость между суточной первичной продукцией (мгС м<sup>-</sup> <sup>2</sup>сут<sup>-1</sup>), рассчитанной по алгоритму (1) (Модель 1 - по оси ординат) и алгоритмам (2 - 4) (Модель 2, Модель 3, Модель 4 – по оси абсцисс), (г) - по алгоритмам (2 – 3), (д) – по алгоритмам (2 - 4) и (е) – по алгоритмам (3 - 4), при использовании спутниковых данных SeaWiFS в 1998 – 1999гг.

### 5.3 Тестирование моделей по данным экспедиционных наблюдений

Тестирование моделей проведено по данным, полученным при определении первичной продукции, методом имитирующим in situ (таблицы 5.1. б). Для расчётов использованы измерения концентрации хлорофилла *а* в поверхностном слое, интенсивности солнечной радиации и глубины эвфотической зоны, Значения  $\alpha$  и  $P_m^B$  определены по концентрации хлорофилла *а* в поверхностном слое, а  $P_{opt}^B$  по температурной зависимости, как описано выше. Из данных, приведённых в таблицы 5.1. видно, что значения продукции, рассчитанные с

95

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 0,99 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. Последняя строка таблицы 5.1 показывает, что величины, найденные по алгоритму (1) в 1,5 раза выше, чем по алгоритму (4). Стандартная ошибка определения коэффициента b очень мала (SE = 0.07 - 0.12), в то время как ошибка определения коэффициента а, связанная с разбросом данных, значительно выше (таблицы 5.1).

#### 5.4 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 рисунке 5.2. При использовании моделей (2 и 3), между измеренными и рассчитанными значениями, наблюдается тесная корреляция (r = 0,85 - 0,88), которая достоверна при уровне значимости <0,0001. Отклонения отдельных значений продукции от ожидаемой средней находятся примерно в тех же пределах, что и в предыдущих расчетах. Наиболее высокие коэффициенты детерминации между измеренными и рассчитанными данными получены при использовании алгоритмов (2 и 3). Обращает внимание, что введение функции

света в алгоритм 2, практически не повлияло на согласованность измеренных и рассчитанных данных. Это связано с тем, что измерения проводились при освещенности > 10 моль квантов м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>. В этих условиях средний коэффициент, характеризующий функцию света, составил  $0,55 \pm 0,13$ . При высоких значениях первичной продукции (> 2 гСм<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>) величины, рассчитанные по алгоритмам 2 и 3, в 1,5 - 2 раза выше измеренных.



Рисунок 5.2 (а, б, в, г) Зависимость между значениями первичной продукции (мгС м<sup>-2</sup>сут<sup>-1</sup>), рассчитанной по алгоритмам (1 - 4) (Модель 1, Модель 2, Модель 3, Модель 4 - по оси ординат) и измеренной радиоуглеродным методом, имитирующим in situ (по оси абсцисс).

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 (рисунок 5.3). Однако, средние значения продукции, полученные с применением моделей (2 – 3), на 31% больше, измеренных величин (таблица 5.2). Эти различия, вероятно, обусловлены тем, что в моделях (2 – 3) не учитывается фотоингибирование скорости фотосинтеза фитопланктона, При сравнении полученных с применением модели 1 и in situ, коэффициент данных. (таблица 5.2). детерминации равен 0,57 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 ( $r^2 = 0,73$ ).



Рисунок 5.3 (а, б, в, г) Сравнение рассчитанных величин продукции фитопланктона (мгС м<sup>-2</sup>сут<sup>-1</sup>) по алгоритмам (1 - 4) (Модель 1, Модель 2, Модель 3, Модель 4 - по оси ординат) и измеренных радиоуглеродным методом in situ (по оси абсцисс).

Данные, полученные с применением модели 4, слабо коррелируют с измерениями in situ (таблица 5.2). В отдельных случаях крайние различия между величинами достигали 7 - 9 раз (рисунок 5.3). Одна из причин, это вариабельность коэффициента  $\psi$ , который в модели (4) принимался постоянным, а при определении продукции методом in situ изменялся.

Основные статистические показатели линейной регрессии ( $y = a + b \cdot x$ ) при

сравнении первичной продукции, рассчитанной по алгоритмам (1 - 4) и измеренной: (А) - методом имитации световых условий в море, (Б) - методом in situ.

model	b(±SE)	a(±SE)	± SE	F	$r^2$	Х	у	y/x
Α								
1	0,83	148,03	400,04	1,37	0,50	558,46	611,55	1,10
	(0,07)	(50,96)						
2	1,47	-111,28	387,95	2,80	0,77	558,46	709,55	1,27
	(0,07)	(49,42)						
3	1,35	-45,64	396,71	2,50	0,73	558,46	709,72	1,27
	(0,07)	(50,54)						
4	1,32	-12,10	705,85	3,85	0,45	558,46	724,39	1,30
	(0,12)	(89,92)						
Б								
1	1,02	12,81	237,72	1,92	0,57	374,39	403,04	1,08
	(0,13)	(60,77)						
2	1,73	-150,31	174,14	3,38	0,88	374,39	499,65	1,33
	(0,09)	(42,71)						
3	1,64	-132,31	177,82	3,08	0,86	374,39	481,47	1,29
	(0,10)	(43,61)						
4	0,76	1,40	319,47	1,93	0,29	374,39	272,97	0,73
	(0,17)	(78,35)						

SE – стандартная ошибка величин: *a*, *b* и *y*; F – критерий Фишера; вероятность достоверности величин *a* и *b* при уровне значимости p < 0,0001; r<sup>2</sup> - коэффициент детерминации; *x* и *y* – средне арифметические величины *y* и *x*.

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

Сравнительный анализ данных, вычисленных с применением моделей первичной продукции, адаптированных к условиям Черного 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 [69]. 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 Для алгоритмов. экваториальных районов Тихого и Южного океанов согласованность между модельными расчетами и измеренными данными была минимальной. В работе [48] проведен сравнительный анализ данных, полученных с применением аналогичной модели (2), 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 1мг м<sup>-3</sup> и температурой воды в поверхностном слое ниже  $10^{9}$ C,

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 величин первичной продукции, рассчитанной по концентрации хлорофилла в поверхностном слое, количеству солнечной радиации, температуре и фотосинтетическим параметрам кривой фотосинтез – использовании спутниковых измерений между рассчитанными свет. При продукции, полученными с применением моделей (1 - 4), значениями наблюдается тесная корреляция, которая достоверна при высоком уровне значимости. 2. Наилучшая согласованность рассчитанными между 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. Данная модель удобна для расчета первичной продукции в Черном море, так как имеется обширная база для входных параметров рассматриваемой модели. При использовании алгоритма (2) наблюдался высокий уровень согласованности между рассчитанными и измеренными значениями для Чёрного моря. Коэффициент детерминации с данными, измеренными методом имитации световых условий, составил 0,77, с данными in situ – 0,88. Столь высокая сопоставимость с измеренными данными объясняется тем, что в Черном море максимум хлорофилла находится на глубине 30 - 40 м [40], а ингибирование захватывает первые метры. Поэтому неравномерное распределение хлорофилла играет малую роль при расчете интегральной первичной продукции. Данные, полученные с применением модели (4), показали слабую сопоставимость, как с результатами измерений, так и с результатами расчётов по другим моделям. Одна из причин - вариабельность коэффициента  $\psi$ , который в модели (4) принят постоянным, а при определении продукции методом in situ изменялся.

## РАЗДЕЛ 6

# АНАЛИЗ РАСЧЕТОВ СЕЗОННЫХ И МНОГОЛЕТНИХ ИЗМЕНЕНИЙ ИНТЕГРИРОВАННОЙ ПО ГЛУБИНЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ, КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА И ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ В ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

Фитопланктон – основа и первое звено в трофической цепи водных экосистем. Исследование механизма связей между изменениями климатических факторов и продуктивностью фитопланктона, в особенности за длительные периоды, необходимы для оценки и прогнозирования экологического состояния водной экосистемы. В зависимости от климатических условий происходит увеличение или уменьшение первичной продукции (PP), смещается время и масштабы «цветения», изменяется таксономический состав фитопланктона, что в свою очередь предопределяет все дальнейшее развитие экосистемы. Климатические факторы, в частности, температура, влияют на стратификацию столба воды, турбулентные потоки и поступление биогенных веществ в эвфотическую зону, что приводит к изменениям условий питания, освещения и выедания фитопланктона гетеротрофами. Концентрация хлорофилла И температура – наиболее вариабельные показатели, определяющие первичную продукцию. Их изменчивость не стабильна, так как связана с климатическими особенностями каждого сезона, поэтому тренды этих характеристик могут представлять особый интерес, как индикатор общих климатических изменений. Динамика первичной продукции, в свою очередь, также отражает влияние климатических особенностей на экосистему в целом. Изучение многолетней сезонной динамики *PP* может помочь выявить, за счет каких факторов и в какие периоды происходят наибольшие изменения ее величин.

Исследования, проведенные путем прямых измерений и спутниковых наблюдений, дают возможность анализировать многолетние изменения

первичной продукции, концентрации хлорофилла, температуры и других характеристик, отражающих экологическую картину Черного моря. Динамика этих показателей в течение длительного периода позволяет провести анализ и выявить временную изменчивость ключевых факторов, влияющих на сообщество фитопланктона.



#### 6.1 Сезонная динамика концентрации хлорофилла

Рисунок 6.1 Среднемесячная динамика хлорофилла в Чёрном море в различные периоды 1998 — 2004 гг полученная по спутниковым наблюдениям для 8 контрастных регионов.

Для описания сезонных изменений хлорофилла *а* в глубоководных районах

некоторые исследователи использовали экспедиционные данные, полученные в результате осреднения измерений, выполненных в отдельные периоды года в различных районах моря. Сезонные циклы, основанные на таких данных, не учитывали межгодовых и пространственных изменений [4, 5, 6, 8, 9, 27, 46]. В силу ряда методических трудностей собрать необходимый материал на исследовательском судне довольно трудно. Поэтому в данной работе для анализа сезонной динамики использовались спутниковые наблюдения, позволяющие осуществлять измерения *Chl*, ежедневно на всей акватории моря в течение длительного времени. Точность таких измерений уступает прямым определениям *Chl*, но они дают возможность более детально отслеживать сезонные изменения.

Динамика содержания хлорофилла определена по спутниковым наблюдениям для восьми районов Черного моря в период с 1998 по 2004 гг. (рисунок 6.1). Как видно из данных, приведенных на рисунке 6.1, для глубоководных районов характерен одинаковый годовой цикл изменения хлорофилла. В течение семилетнего периода максимальные значения *Chl* наблюдаются в январе-марте и октябре-декабре, минимальные – с июля по август.

Районы 2 – 4 находятся в глубоководной центральной части Черного моря, что предполагает сходный характер условий. В холодный период года (с ноября по первую половину апреля) значения *Chl* варьировали в пределах 0,7 – 2 мгХл м<sup>-3</sup>. Исключение составил 1998 г. когда максимальные значения достигали 3 мгХл м<sup>-3</sup>. С 1998 по 2002 в основном доминировал один зимний пик. Только в 2003 и 2004 гг. наблюдалось два пика, первый в феврале, второй в апреле-мае (рис. 6.1). Сходство сезонного цикла районов 2 – 4 объясняться тем, что они находятся в области действия циклональных круговоротов. Следует отметить, что, район 4 расположен вблизи свала глубин, и в нем обнаружены более высокие концентрации хлорофилла, чем в районах 2 – 3. Средняя величина *Chl* в течение семилетнего периода в 4 районе составила 0,75 ± 0,52 мгХл м<sup>-3</sup>, а в районах 2 и 3 - 0,53 ± 0,41 мгХл м<sup>-3</sup> и 0,68 ± 0,52 мгХл м<sup>-3</sup> соответственно. Как видно средние значения концентрации увеличиваются с востока на запад.

Глубоководный район 1 расположен вблизи Кавказского побережья, и

находится под влиянием антициклонального круговорота и обильного стока горных рек. Максимальные значения концентрации хлорофилла в зимне-весенний период на этом полигоне варьируют от 1,5 до 2 мгХл м<sup>-3</sup> за исключением 2003 года, когда в марте наблюдались аномально высокие значения - около 8 мгХл м<sup>-3</sup>. Однако среднегодовая величина за семь лет  $-0,63 \pm 0,68$  мгХл м<sup>-3</sup>, но такое высокое стандартное отклонение обусловлено, резкой вспышкой развития фитопланктона в 2003 г (рисунок 6.1). В отличие от районов 2 - 4 в антициклональном круговороте высокие концентрации *Chl* наблюдались в течение более длительного времени.

Районы 5 – 6 расположены в западной части Черного моря; 5 – вблизи Босфорского пролива, 6 – в центральной северо-западной области, и находятся под влиянием основного черноморского течения. Как видно из рисунка 6.1 динамика содержания хлорофилла в этих районах довольно близка. В обоих районах фитопланктон интенсивно развивался с декабря по март и с мая по июнь, что, по-видимому, связано с притоком биогенных веществ через Босфорский пролив, и с северо-западных рек, в основном Дуная. Вероятно поэтому, происходило цветение фитопланктона в позднее-весенний и летний период. Среднегодовые значения концентрации хлорофилла за весь период составили в 5 районе - 0,59 ± 0,42 мгХл м<sup>-3</sup>, в 6 – 0,62 ± 0,43 мгХл м<sup>-3</sup>.

В северо-западном прибрежном районе 7 динамика хлорофилла *а* отличалась от всех остальных районов. В целом, для районов северо-западного шельфа характерна высокая временная вариабельность *Chl* в течение года. Сезонный цикл характеризуется несколькими максимумами. Максимальные значения *Chl*, достигающие 2 – 5 мгХл м<sup>-3</sup>, встречаются в основном в зимний и летний периоды, реже осенью (рисунок 6.1). Продолжительность летнего и зимнего развития фитопланктона варьирует от 2 до 4 месяцев. Осеннее «цветение» фитопланктона по длительности и амплитуде меньше летнего и зимнего. Для этого района характерно высокое среднегодовое значение *Chl* - 0,94  $\pm$  0,77 мгХл м<sup>-3</sup>. Это связано с тем, что в эту зону поступает большое количество биогенных веществ со стоком рек и промышленных центров.

Восьмой район находится под влиянием Керченского пролива и основного черноморского течения. Он отличается выраженными короткопериодными зимними пиками, и слабыми, размытыми апрельскими – около 1 мгХл м<sup>-3</sup>. Величины *Chl* были несколько меньше, чем в глубоководной части моря. Общее среднегодовое значение содержания хлорофилла  $0,58 \pm 0,27$  мгХл м<sup>-3</sup>. Высокопродуктивным оказался только 2003 год с максимумами до 3 – 4 мгХл м<sup>-3</sup>. Если сравнить станции 8 и 5, чтобы оценить воздействие Керченского и Босфорского проливов на эти районы, то увидим, что их влияние не существенно на величину концентрации хлорофилла. На обоих полигонах средняя концентрация хлорофилла за семь лет не высокая и примерно одинаковая –  $0,58\pm 0,27$  мгХл м<sup>-3</sup> и  $0,59 \pm 0,42$  мгХл м<sup>-3</sup>, однако динамики *Chl* этих районов различны.

В целом для районов 5 – 8 характерно регулярное наличие двух пиков. Районы 1, 7 и 8 имеют свои индивидуальные сезонные циклы, отличные от остальных полигонов. Сходства наблюдаются в районах 2 – 4, а так же 5 - 6. Концентрация хлорофилла в море варьирует от минимальных значений 0,2 мгХл м<sup>-3</sup>, в основном в конце лета и начале осени, до максимальных 2 – 8 мгХл м<sup>-3</sup>, зимой - весной.

Таким образом, из анализа результатов следует, что в глубоководной части моря сезонное изменение концентрации хлорофилла имеет U-образную форму, В Интенсивное развитие которая регулярно повторяется ИЗ года год. фитопланктона происходит в зимний и весенний сезоны и сопровождается более высокими концентрациями хлорофилла по сравнению с летом. Выявленная особенность сезонного изменения хлорофилла в поверхностном слое отличается от других морей и районов океана умеренной зоны и определяется глубиной пикноклина, залегающим в Черном море на гораздо меньшей глубине, чем в других морях, расположенных в умеренных широтах. В районах северо-западного мелководья, подверженных стоку рек в течение года, регистрируется несколько максимумов хлорофилла. В отличие от глубоководного района моря они чаще приурочены к летне-осеннему периоду.

Полученные результаты согласуются с данными прямых измерений. Так

исследования, проведенные в глубоководной, западной части Черного моря в 1998-2000гг показали аналогичные сезонные изменения [5]. Максимальные концентрации хлорофилла наблюдались в холодные период года, минимальные в летний. Близкие результаты получены в районе мыса Синоп в 2001 - 2004 гг. [78].

## 6.2 Сезонная динамика первичной продукции



контрастных регионов.

На рисунке 6.2 приведены данные сезонной динамики первичной продукции в глубоководной части Черного моря. Продуктивность фитопланктона рассчитывалась для тех же восьми районов, что описаны при рассмотрении хлорофилла. Как видно из графика максимальные значения характерны в основном для весенних месяцев и лета - начала осени. Динамика первичной продукции несколько отлична от динамики концентрации хлорофилла (рисунок 6.1 и 6.2). В годы с низкой температурой в холодный сезон – 1998, 2001, 2003 и 2004 гг в ряде глубоководных районов максимумы продуктивности в зимневесенний период превосходили летние приблизительно в 2 раза, это обычно было обусловлено высокой концентрацией хлорофилла, превышающей 2 мгХл м-3. Летние пики, как видно из рисунка 6.2, преимущественно не высокие и длительные по времени, исключения встречались лишь в некоторые годы, весенние, наоборот, короткопериодные и высокие. В течение осени первичная продукция постепенно снижалась и достигала зимнего минимума. Зимние неблагоприятных хлорофилла из-за климатических условий максимумы (температура, освещенность), обычно оставались не активированными, и только в м<sup>-3</sup>) Chl>2мгХл происходило (при кратковременное случаях редких незначительное возрастание первичной продукции до 400 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>. Такие изменения свидетельствуют о том, что концентрация хлорофилла, играет важную роль в комплексе всех воздействующих факторов на образование первичной продукции. Временная динамика сезонных изменений продуктивности имеет сложный характер, представлена максимумами И весеннего развития фитопланктона и летнего, менее выраженными и встречающимися не регулярно – в зимний период и в сентябре – октябре, а так же минимумами в конце осени, начале зимы и реже в марте либо мае.

В восьми районах можно отметить 2003 год как высокопродуктивный, с выраженными весенним и летним максимумами. Так же выделяются в отдельных районах 1998, 2001 и 2004 годы. 1999, 2000 и 2002 характеризуются низкой продуктивностью. Продукция фитопланктона варьирует от минимальных 140 – 170 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup> в зимний период, до максимальных 500 – 2500 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>
весной – летом. Наиболее продуктивным показал себя 7 район со средним значением за 7 лет – 485 ± 387 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>, тогда как минимальная продуктивность наблюдалась в 8 районе –  $329 \pm 132$  мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>. Седьмой район характеризуется и самым высоким содержанием хлорофилла, тогда как минимальным значением хлорофилла был отмечен первый. В первом продукция –  $377 \pm 178$  мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>. Первичная продукция в 2, 3, 4 районах, соответствовала значениям  $354 \pm 146$ ,  $366 \pm 163$ ,  $358 \pm 166$  мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>. Менее продуктивен среди глубоководных, открытых районов – 3, и особенно продуктивен 4, в котором наблюдается самое высокое значение хлорофилла среди этих районов. Пятый и шестой районы имели близкие значения продуктивности соответственно - 353 ± 164, 350  $\pm$  168 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>. Динамика первичной продукции в районе западного континентального склона и прилегающей глубоководной части моря одинакова. Можно сказать в западном и восточном глубоководных районах динамика продукционного цикла имеет синхронный характер, но отличается амплитудой изменения. Если проследить связь концентрации хлорофилла и первичной продукции, то видно, что на станциях в теплый период с высокими величинами концентрации хлорофилла – 0,3 – 1 мгХл м<sup>-3</sup>, встречаются высокие значения продуктивности фитопланктона. Зимние максимумы хлорофилла из-за низких температур и нехватки света слабо влияют на увеличение скорости фотосинтеза фитопланктона. Однако особенно высокие значения концентрации хлорофилла, сопровождаются высоким уровнем первичной продукции.

Итак, сезонная динамика хлорофилла и первичной продукции по всей акватории Черного моря имеет повторяющиеся из года в год тенденции. Изменения хлорофилла и первичной продукции происходят в соответствии с климатическими факторами и течениями. Концентрация хлорофилла оказывает влияние на новообразование продукции, однако существенна роль других факторов в продуктивности фитопланктона, вследствие которой максимумы образования хлорофилла и первичной продукции не совпадают.

Из приведенных выше результатов следует, что среднегодовая величина первичной продукции для глубоководной части Черного моря составляет 135 гСм<sup>-</sup>

<sup>2</sup>. Эта величина совпадает с оценкой годовой продуктивности моря другими авторами [9, 27, 38]. Ю. И. Сорокин по данным полученным в августе и октябре 1960 года в своей работе [29] приводит величину 209 гСм<sup>-2</sup>. Однако, следует иметь ввиду, что эта величина получена для всего моря, кроме того, эта величина получена из предположений, что первичная продукция в августе и октябре составляла половину от весеннего максимума, и так же, что в процессе фотосинтеза 50% органического вещества выделяется в воду. По модельным расчетам с использованием спутниковых данных среднегодовая величина первичной продукции в 1998 – 2007 в среднем составила 140 гСм<sup>-2</sup> для глубоководных районов Черного моря [38].

## 6.3 Межгодовые и сезонные изменения концентрации хлорофилла *а* и первичной продукции

Исследования Черного моря, проводимые в экспедициях, а также спутниковые наблюдения SeaWiFS в последнее десятилетие, дают возможность анализировать многолетние изменения первичной продукции, концентрации хлорофилла, температуры и других характеристик, отражающих экологическую картину Черного моря. Динамика этих показателей в течение длительного периода позволяет провести анализ и выявить временную изменчивость ключевых характеристик, влияющих на планктонное сообщество. Такие наблюдения в последние годы велись зарубежными исследователями для различных районов Мирового Океана. Однако существует немного работ, анализирующих динамику продуктивности фитопланктона, хлорофилла и их трендов за длительные периоды в Черном море [4, 5, 9, 13, 19, 20, 30, 34, 36, 42, 47]. Важность таких исследований заключается в том, что интегрированная по глубине продуктивность фитопланктона отражает новообразование органического вещества под единицей поверхности эвфотического слоя и

является ключом к пониманию углеродного цикла. Хлорофилл и температура наиболее вариабельные показатели, действующие на первичную продукцию. Их изменчивость не стабильна, так как связана с климатическими особенностями каждого сезона, поэтому тренды этих характеристик могут представлять особый интерес, как индикатор общих климатических изменений. Исследование многолетней сезонной динамики поможет выявить, за счет каких факторов происходят наибольшие вариации продукции, и в какие периоды.

Ход многолетней динамики первичной продукции, хлорофилла И температуры восстанавливался по среднемесячным значениям за период с 1978 по 2008 гг. Расчет и анализ первичной продукции проводился в теплые и холодные сезоны. Для анализа динамики указанных характеристик использовались две базы данных: одна - полученная путем прямых измерений в рейсах с 1978 – 1997 гг. взята из архивов данных ИнБЮМ [67], вторая – по спутниковым наблюдениям SeaWiFS с 1998 по 2008 гг. Расчеты проводились для глубоководной зоны Черного моря от 200 метров. Это связано с тем, что глубоководный район более устойчив к краткосрочным изменениям климатических показателей, менее подвержен антропогенному воздействию, и потому может отражать более глобальные процессы, протекающие в море.

Прямые измерения отличаются большей точностью по сравнению со спутниковыми данными, однако, они проводились не регулярно и в отдельных точках моря, тогда как спутниковые наблюдения велись систематически и покрывали всю морскую поверхность в каждой координатной области, усредненной в интервале  $1 \times 1$  км. В базе данных за период 1978 - 1997 гг представлено 989 измерений, которые использовались при расчете и анализе продукции, хлорофилла и температуры. Из них теплый период содержит 494 точки, холодный - 393. Распределение количества измерений по месяцам и по годам, имеющихся в базе данных, представлено на рисунке 6.3. Спутниковые наблюдения проводились с 1998 по 2010 гг. на пространственной сетке 0,025<sup>0</sup> по широте и 0,035<sup>0</sup> по долготе с усреднением за двухнедельный период. В последующем данные из обеих баз усреднялись за каждый месяц.



Рисунок 6.3 Число измерений, проведенных с 1978 по 1997 гг. а) по годам и б) по месяцам.

Для расчета и анализа первичной продукции за тридцатилетний период использовалась модель Бехренфилда и Фальковского, адаптированная для Черного моря как указано в разделе 4.

$$PP = P^{B}{}_{opt} \cdot DL \cdot Chl_{0} \cdot Z_{eu} \cdot [\frac{0.66125 \cdot E_{0}}{E_{0} + 4.1}],$$
(5.1)

где  $P_{opt}^{B}$  – максимальная часовая скорость фотосинтеза, нормированная на хлорофилл, мгС (мгХл ч)<sup>-1</sup>; *DL* – длительность светового дня; *Chl*<sub>0</sub> – концентрация хлорофилла в поверхностном слое, мг м<sup>-3</sup>;  $Z_{eu}$  – глубина эвфотической зоны, м;  $E_{0}$  – количество солнечной энергии, падающей на поверхность моря, моль квантов м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>.

Максимальная скорость фотосинтеза вычислялась с помощью экспоненциальной функции, основанной на связи с температурой, по данным

Ведерникова [6, 7], для температур с интервалом один градус от 5 до 26<sup>0</sup>C, как указано в разделе 4.

$$P^{B}_{opt} = \exp(0.056 \cdot T) \cdot 1.4.$$
(5.2)

Глубина эвфотической зоны определялась по степенному уравнению, выведенному эмпирически, с использованием поверхностной концентрации хлорофилла.

$$Z_{ev} = 23,81 \cdot Chl_0^{-0.29} \tag{5.3}$$

Коэффициент детерминации между поверхностным хлорофиллом И глубиной эвфотической зоны – 0,76. Коэффициенты при уравнении для Черного моря были получены из экспериментальных данных, и расчетные значения глубины эвфотической зоны по этому уравнению показали высокую сопоставимость с измеренными [112]. Суммарная ошибка относительная определения первичной продукции с использованием спутниковых измерений составила 39%.

*Многолетние изменения температуры, хлорофилла и первичной продукции.* Результаты расчета средних значений температуры, хлорофилла и первичной продукции с 1978 по 2008 г. представлены на рис. 6.4. Из рисунка видно, что хлорофилл и температура имеют цикличную изменчивость, но достигают максимумов в основном в противофазе (Рис. 6.4 а, б). Максимальные и минимальные значения хлорофилла варьируют, и наблюдается смещение сезонов «цветения» воды от года к году. Максимальные концентрации хлорофилла в различные годы исследований изменялись от 0,72 до 3,03 мг Хл м<sup>-3</sup>. Они наблюдались либо в весенний период март – апрель (1987, 1988, 1993, 1998, 2003, 2004 гг.), либо в зимний (1986, 1989–1992, 1999–2002, 2005–2008) и совпадали с минимальной температурой воды. Минимальные значения хлорофилла 0,09–0,36 мгХл м<sup>-3</sup>, напротив, соответствовали чаще всего температурным максимумам, и наблюдались в основном в августе, реже в мае – июле. Значительное возрастание хлорофилла, наблюдавшееся с 1986 по 1992 гг., могло быть связано с аномально низкой зимней температурой в эти годы, что могло привести к подъему глубинных вод, богатых биогенными веществами. По данным прямых измерений среднее значение хлорофилла в 1978–1997 годах было 0,66±0,29 мгХл м<sup>-3</sup>, а по спутниковым за период 1998–2008 гг. – 0,53±0,23 мгХл м<sup>-3</sup>. Как видно, величины в течение длительного периода оставались достаточно близкими.

Ha 6.4 приведена динамика рисунке **(B)** первичной продукции фитопланктона, рассчитанная по модели (2) [раздел 5]. Наибольшие величины продукции отмечены в годы с высоким содержанием хлорофилла – с 1986 по 1993. Возрастание продуктивности смещено к теплому сезону благодаря ее прямой зависимости от света, и прямой зависимости  $P_{opt}^{B}$  от температуры. Максимальная величина *PP* (1200 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>) наблюдалась в июле 1992 года и была обусловлена высокой концентрацией хлорофилла для этого месяца (0,79 мгХл м<sup>-3</sup>). По спутниковым наблюдениям с 1998 г максимальные значения *PP* (до 800 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>) отмечены в 2003–2004 и в 2008 гг. в весенний и летний период. С 1998 по 2008 гг. величины продукции были более стабильны, чем в предшествующий период. Среднегодовая величина первичной продукции фитопланктона в 1978–1997 гг. составляла – 394,6±220,6 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>, а в 1998– 2008 гг. – 352,6±134,9 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>. Из тренда на рис. 3 (в) следует, что продуктивность с 1998 по 2008 гг. увеличивалась на 9,5 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup> ежегодно, то есть на 3% от средней величины за весь исследуемый временной интервал (период спутниковых наблюдений). За 11 лет увеличение составило 105,0 мгС м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>. Эта величина не достоверна, так как соответствует стандартному отклонению за этот период, и сопоставима с погрешностью спутниковых измерений. Возрастание первичной продукции в отдельные годы сменялось ее спадом (в 2000, 2002, 2004, 2006 годах).

Тренды концентрации хлорофилла и величин первичной продукции в 1978– 1997 гг. лежат выше трендов этих показателей в 1998–2008 гг. Однако в середине 90-х отмечено их понижение. С 1998–2008 гг. наблюдается незначительное



увеличение всех характеристик, хотя говорить о характерных положительных трендах нельзя из-за высокой вариабельности исследуемых показателей.

Рисунок 6.4 Динамика среднемесячных значений: а) температуры воды, б) содержания хлорофилла, в) первичной продукции в Чёрном море в различные периоды 1987 – 2010 гг. с ежемесячным усреднением.

Межгодовые сезонные изменения концентрации хлорофилла и первичной продукции. Более полную картину сезонных изменений первичной продукции совместно с динамикой хлорофилла и температуры можно получить, анализируя теплый и холодный сезоны в отдельности за многолетний период. Холодный сезон рассматривался за декабрь – март, когда температура была ниже 15°С, теплый включал временной отрезок с мая по октябрь. Значения анализируемых показателей рассчитывались как средние за сезон в каждом году. Из рисунка 6.5

(а, б) видно, что с 1986 до 1995 годы наблюдался слабый отрицательный тренд температуры в холодный сезон, в то время как отрицательный тренд концентрации хлорофилла был четко выражен. Напротив, с 1998 по 2008 гг. наблюдался положительный тренд, как температуры, так и хлорофилла. В теплый наблюдался положительный тренд по температуре, период однако ПО концентрации хлорофилла он отсутствовал. Данные зимнего сезона до 1995 г. включают наиболее холодные годы, и как видно из (рисунок 6.5 а) тренд температуры в холодный период 1986 - 1995 находится ниже тренда температуры 1998 - 2008 гг; подобное наблюдается и в теплый сезон. Следовательно, можно отметить некоторое возрастание среднегодовой температуры. При этом как видно из рисунков 6.5а и 6.5б тренд хлорофилла в холодный период от необычно высоких величин (1,8 – 1,5 мгХл м<sup>-3</sup>) 1986 – 1992 гг до 1997 г постепенно понижается (0,5 мгХл м<sup>-3</sup>), однако с 1998 г начинает незначительно, но стабильно возрастать. В теплый период отмечено его слабое возрастание за весь период 1978 - 2008 гг.

Такая же картина наблюдается и для первичной продукции (рисунок 6.5 в). В холодный период аномально высокие ее значения наблюдались в 1986 – 1992 гг. С 1993 по 1997 гг. происходит некоторое снижение первичной продукции, с последующим незначительным увеличением с 1998 по 2008 гг. В теплый период продукция незначительно возрастала в течение всего временного интервала 1978–2008 гг. Средняя величина первичной продукции в теплый период была в два раза ниже, чем в холодный. Изменения *PP* в теплый и холодный периоды происходило часто разнонаправлено до 1997 г., а с 1998 г. характер трендов стал одинаковым. Эти различия, возможно, связаны не столько с особенностями изменения первичной продукции, сколько с небольшим количеством данных до 1997 г. Тем не менее, из анализа данных можно судить о тенденциях рассматриваемых характеристик: хлорофилла – к понижению до середины 90-х с последующим возрастанием, температуры и продукции – к некоторому общему возрастанию в открытом море в различные сезоны за весь период.



Рисунок 6.5 a) Межгодовая динамика температуры и концентрации хлорофилла с 1978 по 2008 гг. в холодный период



Рисунок 6.5 б) Межгодовая динамика температуры и концентрации хлорофилла с 1978 по 2008 гг. в теплый период



Рисунок 6.5 в) Межгодовая динамика величин первичной продукции, полученной по модельным расчетам в холодный и теплый периоды с 1978 по 2008 гг.

Связь между содержанием хлорофилла и температурой воды. Для анализа временных трендов концентрации хлорофилла и температуры в холодный период года были использованы данные, полученные в феврале - марте 1986 –2008 гг. (рисунок 6.6). Высокие значения хлорофилла характерны для лет с более низкой температурой. В оба рассматриваемых периода температурного тренда не наблюдалось, однако, во втором периоде колебания температуры были выражены сильнее, чем в первом. Зимняя температура в 1986–1997 гг. в среднем была на полградуса ниже, чем в 1998–2008 гг., что может свидетельствовать в целом с 1986 по 2008 гг. о повышении температуры в холодный период. Тренд концентрации хлорофилла в 1986–1997 гг. был отрицательным, а в 1998–2008 гг. он отсутствовал. В холодный период года, когда температура опускалась ниже 8<sup>0</sup>С, происходило возрастание концентрации хлорофилла до 1 мгХл м<sup>-3</sup> и выше (рисунок 6.6). Это было связано в основном с тем, что с понижением температуры создаются благоприятные условия для конвективного перемешивания водных масс и поступлении биогенных веществ в эвфотический слой. Для выявления

взаимосвязи между температурой и концентрацией хлорофилла был проведен графический анализ динамики этих величин в сентябре за 30-летний период и в 1991 году по сезонам (рисунок 6.7 а, б). 1991 год был выбран потому, что прямые измерения проводились во все месяцы. Однако при наличии ежемесячных данных аналогичную картину можно наблюдать и в другие годы. Сентябрь был выбран потому, что для него имелись данные прямых измерений для большинства лет.

Из рисунка 6.7а, отражающего динамику исследуемых показателей в 1991 году, отчетливо прослеживается обратная зависимость концентрации хлорофилла от температуры. В сентябре же, в течение многих лет при вариации температур от 16 до  $23^{0}$ С взаимосвязи не обнаружено. Величины содержания хлорофилла варьировали в сентябре от 0,2 до 0,6 мгХл м<sup>-3</sup>, в среднем составляя 0,34 ± 0,20 мгХл м<sup>-3</sup>. Большие отклонения наблюдались лишь в единичных случаях и, повидимому, могли быть вызваны другими причинами, не связанными с температурой.



Рисунок 6.6 Динамика температуры и концентрации хлорофилла в холодный период (февраль-март) 1986 - 2008 гг.

В целом, в сентябре временной тренд хлорофилла в течение 30-летнего периода отсутствовал. Влияние температуры на содержание хлорофилла

косвенно, и потому наблюдаемая обратная зависимость между этими показателями (рисунок 6.6 и 6.7) привязана преимущественно к годовому циклу.



Рисунок 6.7 а) Изменение среднемесячных значений температуры и концентрации хлорофилла в течение 1991 года. б) Температуры и концентрация хлорофилла в сентябре в каждом году за период 1978 – 2008 гг.

Как видно, при одном и том же значении температуры в различные годы и сезоны содержание хлорофилла может сильно различаться (рисунок 5.7б), тогда

как общая годовая динамика отношения температура – хлорофилл сохраняется. Из анализа данных можно сказать, что в крайне низкие зимние температуры оказывают существенное влияние на концентрацию хлорофилла.

Межгодовая и сезонная изменчивость морских экосистем контролируется климатическими и биологическими факторами. В последние годы многолетние изменения планктонных сообществ были в фокусе внимания многих исследователей [95]. В настоящее время накоплен обширный материал по изменчивости концентрации хлорофилла, биомассы фитопланктона, первичной продукции и некоторых факторов среды, влияющих на их вариабельность.

Анализ межгодовых изменений температуры в поверхностном слое в Черном море показал периодичность холодных и теплых зим. В течение столетнего периода (1880 – 2000 гг) Огуз [108] выделил 10 циклов продолжительностью от 3 до 5 лет. В холодные зимы интенсивность турбулентного и конвективного перемешивания и обеспеченность фитопланктона биогенными веществами выше, чем в теплые, что приводит к повышению продуктивности фитопланктона. Для холодного периода он выделил по времени четыре температурных фазы. По этим наблюдениям происходило ступенчатое возрастание температур в каждую фазу, при котором среднее значение сохранялось приблизительно на одном уровне, не опускаясь и не поднимаясь за пределы некоторых температурных интервалов. Первая фаза отмечена с 1880 до 1915 г, за которой следовал период более высоких зимних минимумов (1915–1960) гг.); следующая фаза, в которую продолжилось возрастание, длилась до 1980 г, и во время четвертой фазы 80-е - 90-е произошел резкий спад зимних температур. В целом автор, рассматривая цикличность зимних температурных минимумов, обозначил слабый положительный тренд за столетний период [108].

Из многолетних наблюдений температуры в глубоководной зоне Черного моря отмечено незначительное ее возрастание за 30 лет по не полным данным на 0,006<sup>0</sup>С в год, и более объективное, при наличии ежемесячных измерений за 10 лет с 1998 г по 2008 для холодного периода на 0,077<sup>0</sup>С в год. Однако эти величины эквивалентны погрешностям измерений и не могут рассматриваться как

существенные. Поэтому устойчивых температурных трендов на протяжении указанного отрезка времени обнаружено не было. По прямым измерениям, приведенным в базе данных ИнБЮМ (рисунок 6.4), конец 80-х - начало 90-х гг. отличается крайне низкими зимними температурами, понизившимися до  $7^{0}$ С и ниже (1987, 1988, 1990, 1992 гг.). Такие же холодные зимы за весь 30-ти летний период, кроме указанных лет, наблюдались еще в 2003 и 2006 гг, когда зимние температуры достигали  $6,5^{0}$ С. В работах других авторов, проводивших исследования как в различных частях Черного моря, так и по всей его акватории, 80-90-е годы также выделялись как период пониженных температур и высокой продуктивности [18, 19, 20, 34, 108]. На основании спутниковых данных Артамонов с соавторами акцентирует внимание на том, что вариации температур и изменение их тренда в различных частях моря происходят не одинаково, но общая тенденция к повышению либо понижению температур в какой-либо период сохраняется [1].

Таким образом, температура демонстрируют высокую вариабельность из года в год, с короткими периодами пониженных либо повышенных температур в глубоководной части Черного моря, при наличии сезонной цикличности. Однако за длительный период достоверных направленных трендов не обозначилось.

Анализ многолетних данных показал, что температура и содержание хлорофилла могут существенно варьировать в каждом из сезонов в различные годы. Значимый тренд концентрации хлорофилла в течение последних 30 лет выявить не удалось, хотя отмечалась тенденция к ее возрастанию с чередованием периодических подъемов и спадов в поверхностном слое. Содержание хлорофилла повышалось при понижении температуры. Однако тесной корреляции между температурой и концентрацией хлорофилла, как в холодный, так и в теплый периоды года не наблюдалось. За 16 лет – с 1978 до 1994 г происходило возрастание концентрации хлорофилла с заметным повышением в конце 80-х начале 90-х гг. В целом содержание хлорофилла за этот период увеличилось на 0,23 мгХл м<sup>-3</sup>. С 1994 года наблюдался спад в развитии фитопланктона, а с 2000 по 2008 год отметилось увеличение содержания

хлорофилла на 0,19 мгХл м<sup>-3</sup>. Однако обе величины повышения тренда находятся в пределах погрешности измерений, и считать достоверными их нельзя. С. И. Кропотов и О. В. Кривенко [19, 20], анализируя многолетние изменения концентрации хлорофилла в поверхностном слое с 1980 по 1990-е годы, пришли к выводу, что в 1980–1995 гг. в различных районах глубоководной части Черного моря многолетние тренды отсутствуют и сезонная изменчивость выше, чем межгодовая. О. А. Юнев [46] при анализе средних многолетних значений концентрации хлорофилла в теплый период, на основе той же базы данных, пришел к противоположному выводу. Возможно, эти различия связаны с разными способами обработки данных. Во второй работе [46], в отличие от первой [19], определении временных трендов не учитывалась пространственная при изменчивость концентрации хлорофилла. Кроме того, О. А. Юнев принимал, что концентрация хлорофилла с мая по октябрь стабильна, не претерпевает значительных колебаний и ее можно осреднять независимо от того, в какие месяцы в том или ином году она получена. В другой работе Юнева с соавторами [28] оценивается межгодовая динамика суммарной биомассы фитопланктона по осредненным данным за 3 – 5 лет. По проведенным оценкам, своего максимума биомасса фитопланктона достигала в 1984 - 1988 гг. Кривенко и Пархоменко [18] провели анализ по среднемесячным данным за тот же период и показали, что высокая величина биомассы коррелирует с минимальной температурой в зимний период. Максимальные значения биомассы фитопланктона, по их данным, наблюдались в 1989 и 1992 гг [18, 108]. По результатам нашей работы (рисунок 6.4) период наиболее высоких концентраций хлорофилла можно выделить в 1987-1992 гг. Следует отдельно отметить 1992 г. с крайне низкой температурой в зимний период и высокими значениями биомассы фитопланктона, концентрации хлорофилла и первичной продукции в течение всего года. В зимние месяцы температура опускалась ниже  $7^{0}$ С, концентрация хлорофилла достигала 1,5 мг/м<sup>3</sup>, сопровождалось высокими значениями интегральной что относительно продукции (рисунок 6.4). первичной Анализ межгодовой изменчивости концентрации хлорофилла в восточной части Черного моря по средним и

медианным величинам показал, что в районах, близких к берегу, в 90-х годах наблюдалось увеличение содержания хлорофилла по сравнению с 60-ми [46]. Авторы считают, что рост хлорофилла был связан с увеличением антропогенной нагрузки в прибрежных районах. В то же время в открытых районах моря концентрация хлорофилла была более устойчива. Что касается годового хода развития хлорофилла в глубоководных районах моря, то в целом можно видеть (рисунок 6.4), что он имеет приблизительно U – образную форму с минимумом в летний период, что совпадает со спутниковыми данными [34].

Таким образом, концентрация хлорофилла в различные годы имеет неодинаково выраженные характерные сезонные максимумы. Средние значения по сезонам варьируют в широком диапазоне. Значительное увеличение концентрации хлорофилла обычно сопутствует низким зимним температурам. Достоверного многолетнего тренда не наблюдается.

Первичная продукция как производная величина совместного влияния температуры, света, содержания хлорофилла и других факторов, имела свой характер межгодовых изменений. С 1998 г отмечен положительный тренд первичной продукции ежегодно около 3%. Однако это значительно меньше ее межгодовой вариабельности (38 %), и сопоставимо с погрешностями измерений, так что данный тренд можно считать не достоверным. За более длительное время (1978 - 2008 гг) значимого тренда выявить не удалось. Можно выделить аномальный период повышения первичной продукции в 1986 – 1993 гг, что связано с резким понижением зимних температур. Содержание хлорофилла и первичной продукции, как показано на рисунке 6.4, во второй половине 80-х годов возрастало, так как понижение температуры до 7<sup>°</sup>C позволяло включать в конвективное перемешивание глубокие слои воды, богатые биогенными элементами. В эти годы отмечено также увеличение интегральной биомассы фитопланктона [18]. Некоторые авторы связывают повышенную продуктивность конца 80-х гг с увеличением поступления биогенных веществ со стоком р. Дунай [47], однако, роль климатического фактора была столь существенна, что не могла не отразиться на трофности как прибрежной так и глубоководной зон Черного

моря. Так же, стоит отметить, что в 80-90-х гг происходила перестройка фитопланктонного сообщества, в связи с внедрением ранее не характерных для Черного моря желетелых организмов, которые выедали зоопланктон, что могло отразиться на возрастании биомассы фитопланктона. О. А. Юнев [47] проводил оценку первичной продукции Черного моря с 60-х по начало 2000-х годов. Согласно его расчетам, продукция в 1980 – 1990 гг. была вдвое выше по сравнению с периодом 60-х годов, а с 1993 г на четверть уменьшилась, что он связывает преимущественно с антропогенным влиянием. Для 60-х годов первичная продукция получена по ежегодному пополнению неорганическими соединениями азота, поступающими со стоком реки Дунай. Автор принял что 60% общего поступления ассимилируется фитопланктоном в северо - западной части, и 40% - в глубоководной. Разделив количество поступающего азота в глубоководную часть на ее площадь, и приняв Редфилдское соотношение в планктоне между органическим углеродом и азотом, он получил годовую продукцию равной 60 гС м<sup>-2</sup>. В основу оценки продукции в конце 80-х годов была положена связь между продукцией фитопланктона, интегрированной по глубине, и концентрацией хлорофилла в поверхностном слое. Однако величины *PP*, полученные в работе [47] не согласуются с оценками продукции, приведенными выше и величинами РР [38] рассчитанными по основным физиологическим фитопланктона и концентрации хлорофилла, измеренные параметрам по спутниковым данным.

По результатам проведенной работы достоверного увеличения первичной продукции в глубоководных районах Черного моря в течение последних 30 лет выявить не удалось. Кратковременные повышения и уменьшения этого показателя могли наблюдаться только в отдельные годы.

Заключение. Обобщение данных более чем за 30-летний период (1978 - 2008), позволило провести анализ многолетней изменчивости температуры, хлорофилла и первичной продукции для глубоководной части Черного моря. За этот период не выявлено достоверных трендов исследуемых показателей, незначительное увеличение интегральной первичной продукции находилось в

пределах величины стандартного отклонения. Это справедливо как для многолетней динамики, так и для теплых и холодных сезонов в отдельности, несмотря на резкое похолодание в 80-х. В целом можно говорить о стационарности процессов, происходящих в глубоководной части Черного моря, несмотря на наличие межгодовой изменчивости, слабо выраженной при наличии спадов и подъемов рассматриваемых характеристик. Установлено, что средние многолетние изменения концентрации хлорофилла, температуры и первичной продукции из года в год не существенны по сравнению с вариациями этих характеристик между сезонами. Показано, что высокие концентрации хлорофилла наблюдаются в годы с низкой температурой в зимний период.

## выводы

- 1. В течение всего года свет контролирует интегральную продукцию в широких пределах. Между величинами первичной продукции на единицу поверхности и количеством солнечной энергии, достигающей поверхности моря, наблюдается экспоненциальная зависимость. При равномерном и неравномерном вертикальном распределении концентрации хлорофилла линейный участок кривой наблюдается до 30 моль квантов м<sup>-2</sup>сут<sup>-1</sup>, более высокие значения света не влияют на продукцию фитопланктона. При сравнении величин первичной продукции, измеренной в различных районах моря, необходимо учитывать интенсивность света падающего на поверхность.
- 2. Впервые установлены временные и региональные изменения интегральной эффективности фотосинтеза фитопланктона в Черном море. Эффективность фотосинтеза постоянна при изменении плотности светового потока от 15-20 до 60 моль квантов м<sup>-2</sup>сут<sup>-1</sup>. При более низких значениях интенсивности света она увеличивается примерно в два раза. Региональные изменения эффективности фотосинтеза на единицу поверхности зависят от вертикального распределения плотности светового потока, поглощение света пигментами и эффективности процессе фотосинтеза. Полученные его ассимиляции В значения эффективности находятся в пределах, характерных для других морей и океанов.
- 3. Предложена модифицированная математическая модель Brehenfield and Falkovski (1997) для расчета интегральной первичной продукции в эвфотическом слое Черного моря с небольшим числом входящих параметров. Сравнение модельных и измеренных величин показало, что предложенная модифицированная модель с достаточной для практических целей точностью оценивает интегральные значения продукции фитопланктона.
- 4. Проведено сравнение 5-ти наиболее известных моделей для расчета продуктивности фитопланктона на единицу поверхности моря, отличающихся

по структуре и сложности, выявлены их сильные и слабые стороны. Из сравнительного анализа получено, что использование рассмотренных моделей приводит к относительно малым различиям величин первичной продукции.

- 5. С помощью предложенной модели рассчитаны среднемесячные и годовые величины интегральной первичной продукции за 30-ти летний период для глубоководной части Черного моря, которые составили 132 143 гС м<sup>-2</sup> год<sup>-1</sup>.
- 6. Определены тренды многолетних изменений первичной продукции, концентрации хлорофилла (1978 – 2008 гг). При тенденции к возрастанию указанных характеристик, достоверных трендов выявлено не было. Это справедливо как для многолетней динамики, так и для теплых и холодных сезонов в отдельности, несмотря на резкое похолодание в середине 80-х.
- 7. Выявлена обратная зависимость между концентрацией хлорофилла и температурой воды в поверхностном слое, которая привязанная преимущественно к сезонному циклу. Увеличение концентрации хлорофилла наблюдается при снижении температуры воды ниже 8 <sup>0</sup>C.

## ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

Р-скорость фотосинтеза

*Р<sup>в</sup>* – скорость фотосинтеза нормированная на хлорофилл

*P*<sub>*m*</sub>- максимальная скорость фотосинтеза

*P*<sub>opt</sub> - скорость фотосинтеза при оптимальном освещении

Е – интенсивность света

*Е<sub>n</sub>* – интенсивность света при насыщении фотосинтеза светом

*Е*<sub>*K*</sub> – константа полунасыщения

*Е*<sub>*p*</sub> – интенсивность поглощаемой световой энергии

*P*<sub>r</sub> – скорость дыхания клеток

а – угол наклона кривой фотосинтез-свет, эффективность фотосинтеза

*α<sup>B</sup>* – угол наклона кривой фотосинтез-свет нормированный на хлорофилл

q-квантовый выход

PP – интегральная суточная первичная продукция

*k*<sub>d</sub> - коэффициент диффузного ослабления света морской водой в области ФАР

*β* – параметр, фотоингибирования фотосинтетической реакции

t – время

*z* – глубина

Chl-концентрация хлорофилла а

*Chl*<sub>0</sub> - концентрации хлорофилла в поверхностном слое

 $\psi-$  средняя эффективность фотосинтеза в столбе воды

 $\Phi_{\rm c}$  –квантовая эффективность фотосинтеза

DL - длительность светового дня

Z<sub>еи</sub> – глубина эвфотической зоны

*R* – коэффициент отражения света поверхностью моря

Т - температура

## СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ИСТОЧНИКОВ

- Артамонов Ю.В. Региональные особенности межгодовой изменчивости поля температуры на поверхности Черного моря / Ю.В. Артамонов, М.В. Бабий, Е.А. Скрипалева // Системы контроля окружающей среды. Средства и мониторинг : сборник научных трудов / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь, 2005. - С. 240-242.
- Беляев В.И. Математическое моделирование экологических систем шельфа
   / В.И. Беляев, Н.В. Кондофурова ; [АН УССР, Мор. гидрофиз. ин-т]. Киев: Наук. думка, 1990. - 240 с.
- Берри Д.А. Зависимость фотосинтеза от факторов окружающей среды / Д.А. Берри, У.Д. Даунтон // Фотосинтез : в 2-х т. / под ред. Говинджи. – Москва, 1987. - Т. 2. – С. 273-364.
- Берсенева Г.П. Сезонная динамика концентрации хлорофилла *а* / Г.П. Берсенева // Планктон Чёрного моря / отв. ред. А.В. Ковалев, З.З. Финенко; АН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А.О. Ковалевского. Киев, 1993. С. 92–102.
- Берсенева Г.П. Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фитопланктона в западной части Чёрного моря / Г.П. Берсенева, Т.Я. Чурилова, Л.В. Георгиева // Океанология. – 2004. – Т. 44, № 3. – С. 389– 398.
- Ведерников В.И. Особенности распределения первичной продукции и хлорофилла в Чёрном море в весенний и летний периоды / В.И. Ведерников // Изменчивость экосистемы Чёрного моря: естественные и антропогенные факторы. Москва, 1991. С. 128–147.
- 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 Черного моря. – Москва, 1989. – С. 65–83.

- Ведерников В.И. Долговременная и сезонная изменчивость хлорофилла и первичной продукции в восточных районах Чёрного моря / В.И. Ведерников, А.Б. Демидов // Комплексные исследования северо-восточной части Чёрного моря : [сборник] / отв. ред. А.Г. Зацепин, М.Ф. Флинт. – Москва, 2002. – С. 212–234.
- Ведерников В.И. Сезонная изменчивость первичной продукции и хлорофилла в открытых районах Чёрного моря / В.И. Ведерников, А.Б. Демидов // Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря : по материалам 21-го рейса НИС "Витязь" 9 февр.-8 апр. 1991 г. / ред. М.Е. Виноградов. Москва, 1992. С. 71–89.
- Винберг Г.Г. Некоторые данные по содержанию хлорофилла и первичной продукции в планктоне Черного моря / Г.Г. Винберг, Е.П. Муравлева, З.З. Финенко // Труды Севастопольской биологической станции. - 1964. - Т. 17. - С. 212-220.
- Виноградов М.Е. «Портретные» детерминированные модели функционирования экосистем пелагиали / М.Е. Виноградов, В.В. Мешуткин // Биология океана. Т. 2: Биологическая продуктивность океана / АН СССР, Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова ; ред. М.Е. Виноградов. – Москва, 1977. - С. 261–276. - ([Серия] Океанология).
- Виноградов В.И. Экосистема Чёрного моря / В.И. Виноградов, В.В. Сапожников, Э.А. Шушкина. - Москва : Наука, 1992. - 112 с.
- Демидов А.Б. Сезонная изменчивость и оценка годовых величин первичной продукции фитопланктона в Чёрном море / А.Б. Демидов // Океанология. – 2008. – Т. 48, № 5. – С. 718–733.
- 14. Ерлов Н.Г. Оптика моря. / Н.Г. Ерлов. Ленинград : Гидрометиздат, 1980.
   248 с.
- Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря / З.З. Финенко, Т.Я. Чурилова, Х.М. Сосик, О. Бастюрк // Океанология. - 2002. – Т. 42, № 1. - С. 60-75.

- Ковалева И.В. Связь Первичной продукции с интенсивностью солнечной радиации / И.В. Ковалева // Экология моря. 2006. Вып. 72. С. 77-86.
- Копелевич О.В. Мало-параметрическая модель оптических свойств морской воды / О.В. Копелевич // Оптика океана Т. 1. Физическая оптика океана / ред. А.С. Монин. – Москва, 1983. - С. 208-234.
- Кривенко О.В. Пространственная и временная изменчивость биомассы фитопланктона в Чёрном море за период 1948–2000 гг. / О.В. Кривенко, А.В. Пархоменко // Морской экологический журнал. – 2010. – Т. 9, № 4. – С. 5-24.
- Кропотов С.И. Изменчивость содержания хлорофилла *а* и продуктов его распада в Черном море в период с 1980 по 1995 гг. / С.И. Кропотов, О.В. Кривенко. – Севастополь, 1997. - 28 с. - (Препринт / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т ; Ин-т биологии юж. морей им. А.О. Ковалевского).
- Кропотов С.И. Хлорофилл *а* и продукты его распада в водах Чёрного моря: сезонная и межгодовая изменчивость / С.И. Кропотов, О.В. Кривенко // Журнал общей биологии. – 1999. – Т. 60, № 5. – С. 556–570.
- Левин И.М. Об оценке вертикального ослабления квантовой облученности в области фотосинтетически активной радиации в Черном море / И.М. Левин, В.П. Николаев // Океанология. – 1992. – Т. 32, № 2. - С. 241-245.
- Ляпунов А.А. Биогеоценозы и математическое моделирование / А.А. Ляпунов // Природа. 1971. № 10. С. 38-41.
- Математические модели в биологической океанографии / ред. Т. Платт, К.Х. Манн, Р.Е. Уланович. - Париж : ЮНЕСКО, 1984. - 196 с. -(Монографии по методологии океанографических исследований).
- 24. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум.; ред. Н.П. Наумова. Москва : Мир, 1975. 741 с.
- Оценка первичной продукции морского фитопланктона по хлорофиллу *а*, относительной прозрачности и спектрам восходящего излучения / З.З. Финенко, В.Е. Шемшура, З.П. Бурлакова, Д.К. Крупаткина // Океанология. 1990. Т. 30, № 3. С. 479-485.

- Парсонс Т.Р. Биологическая океанография / Т.Р. Парсонс, М. Такахаши, Б. Харгрейв; пер. с англ. В.В. Крылова, Л.Л. Кожиной. - Москва : Лег. и пищ. пром-сть, 1982. - 432 с.
- 27. Распределение первичной продукции и хлорофилла в субтропических и тропических водах Атлантического океана осенью 2002 / В.И. Ведерников, В.И. Гагарин, А.Б. Демидов, В.И. Буренков, П.А. Стунжас // Океанология. 2007. Т. 47, № 3. С. 418-431.
- 28. Соотношение запасов мелких пелагических рыб и биомассы фитопланктона как индикатор состояния экосистемы пелагиали Чёрного моря / О.А. Юнев, Г.Е. Шульман, Т.В. Юнева, С. Мончева // Доклады академии наук. – 2009. – Т. 428, № 3. – С. 426–429.
- 29. Сорокин Ю.И. Чёрное море / Ю.И. Сорокин. Москва : Наука, 1982. 216
  с.
- 30. Суслин В. В. Региональный алгоритм расчёта концентрации хлорофилла *а* в Чёрном море по спутниковым данным SeaWiFS / В.В. Суслин, Т.Я. Чурилова, Х.М. Сосик // Морской экологический журнал. 2008. Т. 7, № 2. С. 24–42.
- Торнли Дж. Г.М. Математические модели в физиологии растений / Дж.
   Г.М. Торнли ; ред. Б.И. Гуляева. Киев : Наук. думка, 1982. 310 с.
- 32. Тренкеншу Р.П. Модель светозависимого роста морских микроводорослей (с учетом фотоингибирования) / Р.П. Тренкеншу, В.Н. Белянин, Ф.Я. Сидько. Красноярск, 1981. 63 с. (Препринт / Институт физики им. Л.В. Киренского СО АН СССР).
- 33. Филипповский Ю.Н. Анализ математических моделей фотосинтезирующих систем и некоторые вопросы фотооблучения : дис. ... канд. физ.-мат. наук : 03.091 / Филиповский Юрий Николаевич. – Москва, 1970. – 223 л.
- Финенко З.З. Первичная продукция Чёрного моря: экологические и физиологические характеристики фитопланктона / З.З. Финенко // Экология моря. 2001. Вып. 57. С. 60–67.

- 35. Финенко З.З. Эколого-физиологические основы процессов первичной продукции в море / З.З. Финенко // Исследования биологических ресурсов и их охраны в южных морях / ред. В.Н. Грезе. Киев, 1977. С. 5-10.
- Финенко З.З. Продукция фитопланктона / З.З. Финенко // Основы биологической продуктивности Чёрного моря / под. общ. ред. В.Н. Грезе. -Киев, 1979. - С. 88-99.
- Финенко З.З. Первичная продукция в Чёрном море в зимне-весенний период / З.З. Финенко, Д.К. Крупаткина // Океанология. 1993.- Т. ЗЗ, № 1.
   С. 97–104.
- 38. Финенко З.З. Региональная модель для расчёта первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета Sea WiFS / З.З. Финенко, В.В. Суслин, Т.Я. Чурилова // Морской экологический журнал. – 2009. – Т. 8, № 1. – С. 81–106.
- Финенко З.З. Оценка продуктивности фитопланктона Чёрного моря по спутниковым данным / З.З. Финенко, В.В. Суслин, Т.Я. Чурилова // Доклады академии наук. – 2010. – Т. 432, № 6. - С. 845-848.
- 40. Финенко З.З. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Чёрном море / З.З. Финенко, Т.Я. Чурилова, Р.И. Ли // Морской экологический журнал. - 2005. – Т. 4, № 1. - С. 15-45.
- Финенко З.З. Вертикальное распределение фотосинтетических характеристик фитопланктона в Чёрном море / З.З. Финенко, Т.Я. Чурилова, Х.М. Сосик // Океанология. 2004. Т. 44, № 2. С. 222-237.
- Финенко З.З. Оценка биомассы фитопланктона и первичной продукции в Чёрном море по спутниковым данным // З.З. Финенко, Т.Я. Чурилова, В.В. Суслин // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей / ред.: В.Н. Еремеев, А.В. Гаевская, Г.Е. Шульман, Ю.А. Загородняя; НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А.О. Ковалевского. – Севастополь, 2011. – С. 220–236.
- 43. Фотосинтетические характеристики фитопланктона в западной части Чёрного моря в период осеннего цветения / 3.3. Финенко, Т.Я. Чурилова,

А.В. Пархоменко, С. Тугрул // Морской экологический журнал. - 2008. - Т.
7, № 4. - С. 75–84.

- 44. Чурилова Т.Я. Вариабельность био-оптических характеристик фитопланктона в Чёрном море / Т.Я. Чурилова, Г.П. Берсенева, Л.В. Георгиева // Океанология. 2004. Т. 44, № 1. С. 11-27.
- Чурилова Т.Я. Спектральная модель подводной облученности в Чёрном море / Т.Я. Чурилова, В.В. Суслин, Х.М. Сосик // Морской Гидрофизический журнал. 2009. № 6. С. 33-46.
- 46. Юнев О.А. Пространственно-временное распределение хлорофилла *а* и его соотношение с феофитином: прибрежные и открытые районы моря, весенний период 1981 г. / О.А. Юнев // Динамика вод и продуктивность планктона Чёрного моря / под ред. В.И. Заца, З.З. Финенко. Москва, 1988. С. 278–290.
- 47. Юнев О.А. Эвтрофикация глубоководной части Черного моря: многолетние изменения годовой первичной продукции фитопланктона / О.А. Юнев // Системы контроля окружающей среды. Средства, информационные технологии и мониторинг : сборник научных трудов / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. Севастополь, 2009. С. 383–389.
- 48. A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color / M.E. Carr, M.A. Friedrichsw, M. Schmeltz et al. // Deep-Sea Research Pt. II. 2006. Vol. 53. P. 741-770.
- An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data / A. Longhurst, S. Sathyendranath, T. Platt, C. Caverhill // Journal of Plankton Research. – 1995. – Vol. 17, iss. 6. - P. - 1245-1271.
- 50. Antoine D. Oceanic primary production 1. Adaptation of a spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations
  / D. Antoine, A. Morel // Global Biogeochemical Cycles. 1996. Vol. 10. P. 43-55.
- 51. Application of SeaWiFS data for studying variability of bio-optical characteristics in the Barents, Black and Caspian Seas / O.V. Kopelevich, V.I.

Burenkov, S.V. Ershova et al. // Deep-Sea Research. Part II. - 2004. – Vol. 51. – P. 1063-1091.

- Arhonditsis G.B. Evaluation of the current state of mechanistic aquatic biogeochemical modeling / G.B. Arhonditsis, M.T. Brett // Marine Ecology Progress Series. - 2004. - Vol. 271. - P. 13-26.
- 53. Balch W.M. Factors affecting the estimate of primary production from space. /
  W.M. Balch, C.E. Byrne // Journal of Geophysical Research. 1994. Vol. 99, no. 4. P. 7555-7570.
- Baly E.C. The kinetic of photosynthesis / E.C. Baly // Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences. – 1935. – Vol. 117. – P. 218–239.
- 55. Bance K. Sources of variability in satellitederived estimates of phytoplankton production in the Eastern Tropical Pacific / K. Bance, M. Yong // Journal of Geophysical Research. – 1990. – Vol. 95, no. 5. - P. 7201-7215.
- 56. Bannister T.T. Production equations in terms chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production / T.T. Bannister // Limnology and Oceanography. – 1974. – Vol. 42, iss. 7. - P. 1479–1491.
- 57. Bannister T.T. Quantitative description of steady state, nutrient saturated algal growth, including adaption / T.T. Bannister // Limnology and Oceanography. 1979. Vol. 24, iss. 1. P. 76–96.
- Behrenfeld M. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration / M. Behrenfeld, P. Falkowski // Limnology and Oceanography. – 1997. – Vol. 42, iss. 1. - P. 1–20.
- 59. Behrenfeld M. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models / M. Behrenfeld, P. Falkowski // Limnology and Oceanography. 1997.
   Vol. 42, iss. 7. P. 1479–1491.
- Behrenfeld M. Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production / M. Behrenfeld // Limnology and Oceanography. – 1974. - Vol. 19. - P. 1–12.

- Bidigare R.R. Biooptical models and the problems of scaling / R.R. Bidigare,
   B.B. Prezelin, R.C. Smith // Primary productivity and biogeochemical cycles in
   the sea / Eds. P.G. Falkowski, A.D. Woodhead. New York, 1992. P. 175-212.
- Biological production of the oceans: The case for a consensus / T. Platt, W.G. Harrison, M.R. Lewis, W.K. Li, S. Sathyendranath, R.E. Smith, A.F. Vezina // Marine Ecology Progress Series. 1989. Vol. 52. P. 77-88.
- Bio-optical characteristics of the seas of Russia from data of the satellite ocean color scanner / O. V. Kopelevich, V. I. Burenkov, S. V. Vazyulya et al. -Moscow : SIO RAS, 2003. - (CD-ROM).
- 64. Bio-optical modeling of photosynthetic production in coastal waters / R.C.
  Smith, B.B. Prezelin, R.R. Bidigare, K.S. Baker // Limnology and Oceanography. 1989. Vol. 34, iss. 8. P. 1524-1544.
- 65. Bio-optical properties of the subtropical North Atlantic. II. Relevanca to models of primary production / H.A. Bouman, T. Platt, S. Sathyendranat, B.D. Irwin // Marine Ecology Progress Series. - 2000. – Vol. 5. - P. 19-34.
- Blackman F.F. Optimal and limiting factors / F.F. Blackman // Annals of Botany. – 1905. - Vol. 19. - P. 281-293.
- 67. Black Sea Database supplied with Ocean Base 3.07 DBMS NATO SfP– 971818 ODBMS Black Sea Project. – July 15, 2003. – CD for Windows NT, 98, 2000, Me, XP.
- Campbell J.W. Role of satellites in estimating primary productivity on the northwest Atlantic continental shelf / J.W. Campbell, J.E. O'Reilly // Continental Shelf Research. - 1988. – Vol. 8, iss. 2. - P. 179-204.
- 69. Comparison of algorithms for estimating ocean primary production from surface chlorophyll, temperature, and irradiance / J. Campbell, D. Antoine, R. Armstrong, et al. // Global Biogeochemical Cycles. 2002. Vol. 16, no. 3. P. 9,1–9,15.
- 70. Dubinsky E. Reflective abstraction in advanced mathematical thinking / E.
   Dubinky // Advanced Mathematical Thinking / Ed. D. Tall. Springer Netherlands, 1991. Ch. 7. P. 95–123.

- 71. Eppley R.W. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean / R.W. Eppley, B.J. Peterson // Nature. 1979. Vol. 282. P. 677-680.
- 72. Eppley R.W. Temperature and phytoplankton growth in the sea / R.W. Eppley //
   Fisheries Bulletin. 1972. Vol. 70. P. 1063-1085.
- 73. Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll: introduction to regional differences and statistics for the Southern California Bight / R. Eppley, E. Stewart, M. Abbott, U. Heyman // Journal of Plankton Research. 1985. Vol. 7. P. 55-70.
- 74. Extraction of photosynthesis-irradiance parameters from phytoplankton production data: demonstration in various aquatic systems / M.H. Forget, S. Sathyendranath, T. Platt, et al. // Journal of Plankton Research. 2007. Vol. 29, iss. 3. P. 249-262.
- 75. Falkowski P.G. Aquatic photosynthesis / P.G. Falkowski, J.A. Raven. Oxford : Blackwell, 1997. – 360 p.
- Falkowski P.G. Molecular ecology of phytoplankton photosynthesis / P.G.
  Falkowski // Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea / Eds.
  P.G. Falkowski, A.D. Woodhead, K. Vivirito. Springer US, 1992. P. 47-67.
- Falkowski P.G. Light-shade adaptation and assimilation numbers / P.G.
   Falkowski // Journal of Plankton Research. 1981. Vol. 3, iss. 2. P. 203-216.
- 78. Feyzioglu M. Weekly changes of Synechococcus spp. and pigment concentration in the Southeastern Black Sea coast / M. Feyzioglu, A. Guneroglu, I. Yildiz // Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution : Proceedings of the First Biannual Scientific Conference: Black Sea Ecosystem 2005 and Beyond (8-10, May, 2006, Istanbul, Turkey). Istanbul, 2006. P. 466-474.
- 79. Finenko Z.Z. Dynamics of the Vertical Distributions of Chlorophyll and Phytoplankton Biomass in the Black Sea / Z.Z. Finenko, T.Ya. Churilova, R.I. Lee // Oceanology. – 2005. – Vol. 45, no. 1. - P. 112–126.

- Fitzwater S. E. Metal contamination and its effect on primary production measurements / S.E. Fitzwater, G.A. Knauer, J.H. Martin // Limnology and Oceanography. – 1982. – Vol. 27. - P. 544–551.
- Flynn K.J. A mechanistic model fordynamic multi-nutrient, light, temperature interactions in phytoplankton / K.J. Flynn // Journal of Plankton Research. 2001. Vol. 23, no. 9. P. 977-997.
- Flynn K.J. Do we need complex mechanistic photoacclimation models for phytoplankton? / K.J. Flynn // Limnology and Oceanography. – 2003. - Vol. 48, iss. 6. - P. 2243-2249.
- B3. Geider R.J. Quantitative phytoplankton physiology: implications for primary production and phytoplankton growth / R.J. Geider // ICES Marine Science Symposium. 1993. Vol. 197. P. 52-62.
- 84. Geider R.J. A dynamic regulatory model of phytoplankton acclimation to light, nutrients and temperature / R.J. Geider, H.L. MacIntyre, T.M. Kana // Limnology and Oceanography. – 1998. – Vol. 43. - P. 679-694.
- 85. Geider R.J. Algal Photosynthesis: The Measurement of Algal Gas Exchange /
  R.J. Geider, B.A. Osborne. New York : Chapman and Hall, 1992. 251 p.
- Goericke R. Top-down control of phytoplankton biomass and community structure in the monsoonal Arabian Sea / R. Goericke // Limnology and Oceanography. – 2002. - Vol. 47, iss. 5. - P. 1307-1323.
- 87. Gorski R. The equation of the light curve of photosynthesis / R. Gorski // Acta Biologica Cracoviensia. Ser. Botanica. 1961. Vol. 3. 75 p.
- 88. Harrison W.G. The utility of light-saturation models for estimating marine primary productivity in the field: a comparison with conventional stimulated in situ methods / W.G. Harrison, T. Platt, M.R. Lewis // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1985. – Vol. 42, no. 5. - P. 864-872.
- 89. In search of a physiological basis for covariations in light-limited and lightsaturated photosynthesis / M.J. Behrenfeld, O. Prasil, M. Babin, F. Bruyant // Phycology. – 2004. – Vol. 40. - P. 4-25.

- 90. In situ photosynthetic quantum yield ccorrespondence to hydrographic and optical variability within the Southern California Bight / O. Schofield, B.B. Prezelin, R.R. Bidigare, R.C. Smith // Marine Ecology Progress Series. 1993. Vol. 93. P. 25-37.
- 91. In vivo absorption properties of algal pigments / R.R. Bidigare, M.E. Ondrusek,
  J.H. Morrow, D.A. Kiefer // Proceedings SPIE. Ocean Optics X / Ed. R.W.
  Spinrad. 1990. Vol. 1302. P. 90-302.
- 92. Iverson R.L. Ocean annual phytoplankton carbon and new production, and annual export production estimated with empirical equations and CZCS data / R.L. Iverson, W.E. Esaias, K. Turpie // Global Change Biology. 2000. Vol. 6. P. 57–72.
- 93. Jerlov N.G. Optical studies of ocean waters / N.G. Jerlov, F. Koczy. Göteborg Elander, 1951. 69 p. (Reports of the Swedish Deep-Sea Expedition 1948-1949; vol. 3 : Physics and Chemistry ; fasc. 1).
- 94. Kiefer D.A. A simple, steady-state model of phytoplankton production based on absorption cross-section and quantum efficiency / D.A. Kiefer, B.G. Mitchell // Limnology and Oceanography. – 1983. – Vol. 27. – P. 492-499.
- 95. Long-term changes in the Black Sea zooplankton: the role of natural and anthropogenic factors / A.V. Kovalev, U. Neirman, V.V. Melnikov, V. Belokopytov, Z. Uysal, A.E. Kideys, M. Unsal, D. Altukov // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea / Eds.: L.I. Ivanov, T. Oguz.
  Dordrecht, The Netherlands : Kluwer Acad. Publ., 1998. P. 221-234. (NATO ASI Series 2: Environment 47).
- 96. Lorenzen C.J. Extinction of light in the ocean by phytoplankton / C.J. Lorenzen
   // Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la
   Mer. 1972. Vol. 34. P. 262-267.
- 97. Lorenzen M. The role of artificial mixing in eutrophication control : Ph.D. thesis/ M. Lorenzen. Harvard Univ., 1972.

- 98. Malone T.C. Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity / T. C. Malone // Deep-Sea Research Pt. A. 1987. Vol. 34, iss. 1. P. 139.
- 99. Maranon E. Photosynthetic parameters of phytoplankton from 500 N to 500 S in the Atlantic Ocean / E. Maranon, P. M. Holligan // Marine Ecology Progress Series. - 1999. - Vol. 176. - P. 191-203.
- 100. Megard R.O. Phytoplankton, photosynthesis, and phosphorus in Lake Minnetonka, Minnesota / R.O. Megard // Limnology Oceanography. - 1972. – Vol. 17. – P. 68-87.
- Morel A. Available, usable, and stored radiant energy in relation to marine photosynthesis / A. Morel // Deep-Sea Research. - 1978. – Vol. 25, iss. 8. - P. 673-678.
- Morel A. Light and marine photosynthesis: A spectral model with geochemical and climatological implications / A. Morel // Progress in Oceanography. 1991.
  Vol. 26, iss. 3. P. 263-306.
- 103. Morel A. Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications / A. Morel, J.F. Berton // Limnology Oceanography. - 1989. - Vol. 34, iss. 8. – P. 1545-1562.
- 104. NASA/GSFC research activities for the global ocean carbon cycle [microform] : a prospectus for the 21st century / W.W. Gregg, M.J. Behrenfield, E.E. Hoge, W.E. Esaias, N.E. Huang, S.R. Long, C.R. McClain. - Washington, D.C., 2000.
  - (NASA technical memorandum ; 209882).
- 105. Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS / J.E. O'Reilly, S. Maritorena,
  B.G. Mitchell et al. // Journal of Geophysical Research. 1998. Vol. 103, iss.
  C 11. P. 24937-24953.
- 106. Ocean primary production and available light: further algorithms for remote sensing / T. Platt, S. Sathyendranath, C.M. Caverhill, M. Lewis // Deep-Sea Research Pt. A. - 1988. – Vol. 35, iss. 6. - P. 855-879.

- 107. Oceanic primary production estimates from measurements of spectral irradiance and pigment concentrations / R.R. Bidigare, R.C. Smith, K.S. Baker, J. Marra // Global Biogeochemical Cycles. - 1987. – Vol. 1, iss. 3. – P. 171-186.
- 108. Oguz T. Climatic regulation of the Black Sea hydro-meteorological and ecological properties at interannual-to-decadal time scales / T. Oguz, J.W. Dippner, Z. Kaymaz // Journal of Marine Systems. – 2006. – Vol. 60, iss. 3-4. – P. 235–254.
- 109. Ondercin D. The distribution of bioluminescence and chlorophyll during the late summer in the North Atlantic: Maps and a predictive model / D. Ondercin, C. Atkinson, D. Kiefer // Journal of Geophysical Research. 1995. Vol. 100, iss. C 4. P. 6575 -6590.
- Parker R.A. Empirical functions relating metabolic processes in aquatic systems to environmental variables / R.A. Parker // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. - 1974. - Vol. 31, no. 9. - P. 1550–1552.
- 111. Parsons T.R. On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters / T.R. Parsons, K. Stephens, J.D.H. Strickland // Journal of the Fisheries Research Board of Canada. - 1961. - Vol. 18, no. 6. - P. 1001–1016.
- 112. Photosynthetic characteristics of phytoplankton in the western Black Sea during the autumn bloom / Z.Z. Finenko, T. Churilova, A. Parkhomenko, S. Tugrul // Climate Change in the Black Sea – Hypothesis, Observations, Trends Scenarios and Mitigation Strategy for the Ecosystem : Collected papers of the Second Biannual and Black Sea SCENE EC Project Joint Conference, 6–9 Oct., 2008. -Sofia, Bulgaria, 2008. - P. 475–489.
- Phytoplankton dynamics within Gulf Stream intrusions on the Southeastern United States continental shelf during summer 1981 / J.A. Yoder, L.P. Atkinson, S.S. Bishop et al. // Continental Shelf Research. - 1985. – Vol. 4, iss. 6. - P. 611-635.
- 114. Phytoplankton productivity in relation to light intensity: A simple equation / D.H. Peterson, M.J. Perry, K.E. Bencala, M.C. Talbot // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 1987. Vol. 24, iss. 6. P. 813–832.

- Pigment absorption and quantum yields in the Arabian Sea / J. Marra, C.C. Trees, R.R. Bidigare, R.T. Barber // Deep-Sea Research Pt. II. 2000. Vol. 47, iss. 7-8. P. 1279-1299.
- Platt T. Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing / T. Platt // Deep-Sea Research Pt. A. 1988. Vol. 33, iss 2. P. 149-163.
- Platt T. Basin-scale estimates of Oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic / T. Platt, C. Caverhill, S. Sathyendranath // Journal of Geophysical Research. - 1991. – Vol. 96, iss. 8. - P. 15147–15159.
- 118. Platt T. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton / T. Platt, C. L. Gallegos, W. G. Harrison // Journal of Marine Research. - 1980. – Vol. 38, iss. 4. - P. 687-701.
- 119. Platt T. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton / T. Platt, A.D. Jassby // Phycology. 1976. Vol. 12, iss. 4. P. 421-430.
- 120. Platt T. Estimators of primary production for interpretation of remotely sensed data on ocean color / T. Platt, S. Sathyendranath // Journal Geophysical Research. – 1993. – Vol. 98, iss. C 8. - P. 14561-14567.
- 121. Platt T. Primary production by phytoplankton: analytic solutions for daily rates per unit area of water surface / T. Platt, S. Sathyendranath // Proceedings of the Royal Society. B. - 1990. - Vol. 241, iss. 1301. - P. 101-111.
- 122. Preze1in B.B. Variability in time/space estimates of phytoplankton, biomass and productivity in the Sargasso Sea / B.B. Preze1in, H.E. Glover // Journal of Plankton Research. 1991. Vol. 13, iss. 1. P. 45-56.
- 123. Primary production of the Biosphere: Integrating. Terrestrial and Oceanic Components / C. Field, M. Behrenfeld, J. Randerson, P. Falkowski // Science. -1998. - Vol. 281, no. 5374. - P. 237–240.
- Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements // Manual and Guides / UNESCO. – Paris, 1994. – Vol. 29. – P. 97–100.

- 125. Regionally and seasonally differentiated primary production in the North Atlantic / S. Sathyendranath, A. Longhurst, C. Cavergill, T. Platt // Deep-Sea Research Pt. I. - 1995. – Vol. 42, iss. 10. - P. 1773-1802.
- 126. Remote sensing of ocean primary production: use of new data compilation to test satellite algorithms / W.M. Balch, J. Evans, G. Brown, et al. // Journal of Geophysical Research. – 1992. – Vol. 97, no. 2. - P. 2279-2293.
- 127. Remote sensing of primary production in the ocean: Promise and fulfilment / T. Platt, S. Sathyendranath, A. Longhurst et al. // Philosophical Transactions of the Royal Society. B. 1995. Vol. 348, iss. 1324. P. 191-202.
- 128. Richardson K. Comparison of <sup>14</sup>C primary production determinations made by different laboratories / K. Richardson // Marine Ecology Progress Series. 1991. Vol. 72. P. 189-201.
- Rodhe W. Standard correlations between pelagic photosynthesis and light / W. Rodhe // Primary Productivity in Aquatic Environments / Ed. C.R. Goldman. -Berkeley, 1966. - P. 249–381.
- Rodhe W. The primary production and standing crop of phytoplankton / W. Rodhe, R.A. Vollenweider, A. Nauwerk // Perspectives in Marine Biology / Ed. A.A. Buzzati-Traverso. – Barkeley, 1958. – P. 299–322.
- 131. Ryther J.H. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity / J.H.
   Ryther // Limnology and Oceanography. 1956. Vol. 1, iss. 1 P. 61-70.
- 132. Ryther J.H. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data / J.H. Ryther, C.S. Yentch // Limnology and Oceanography. - 1957. - Vol. 2, iss. 3. - P. 281-286.
- 133. Sakhaug E. A steady state description of growth and light absorption in the marine planktonic diatom *Skeletonema costatum* / E. Sakhaug, K. Andersen, D.A. Kiefer // Limnology and Oceanography. – 1989. - Vol. 34, iss. 1 - P. 198-205.
- 134. Sathyendranath S. Computation of aquatic primary production: Extended formalism to include effect of angular and spectral distribution of light / S.
Sathyendranath, T. Platt // Limnology and Oceanography. – 1989. – Vol. 34, iss. 1. – P. 188-198.

- 135. Sathyendranath S. Remote sensing of phytoplankton: A review, with special reference to picoplankton / S. Sathyendranath // Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences. - 1986. - Vol. 214. – P. 561-583.
- 136. Schofield O. Spectral photosynthesis, quantum yield and blue-green light enhancement of productivity rates in the diatom Chaetoceros gracile and the prymnesiophyte *Emiliana huxleyi* / O. Schofield, R.R. Bidigare, B.B. Prezelin // Marine Ecology Progress Series. - 1990. – Vol. 64. – P. 175-186.
- 137. Seasonal variations in physiological parameters of phytoplankton across the North Atlantic / M.S. Kyewalyanga, T. Platt, S. Sathyendranath et al. // Journal of Plankton Research. - 1998. – Vol. 20, iss. 1. - P. 17-42.
- Shiomoto A. Efficiency of water-column light utilization in the subarctic northwestern Pacific / A. Shiomoto // Limnology and Oceanography. - 2000. -Vol. 45, iss. 4. – P. 982-987.
- 139. Smith E.M. Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide / E.M. Smith
  // Proceedings of the National Academy of Science of the USA. 1936. Vol.
  22, no. 8. P. 504–511.
- 140. Smith E.M. Size structure and the production/respiration balance in a coastal plankton community / E.M. Smith, W.M. Kemp // Limnology and Oceanography. – 2001. - Vol. 46, iss. 3. - P. 473-485.
- Smith R.C. The bio-optical state of ocean waters and remote sensing / R.C.
   Smith, K.S. Baker // Limnology and Oceanography. 1978. Vol. 23, iss. 2. P. 247-259.
- 142. Smith R.C. Oceanic chlorophyll concentrations as determined by satellite (Nimbus-7 Coastal Zone Color Scanner) / R.C. Smith, K.S. Baker // Marine Biology. - 1982. – Vol. 66. – P. 269-279.
- 143. Steele J.H. Environmental control of photosynthesis in the sea / J.H. Steele // Limnology and Oceanography. – 1962. – Vol. 7, iss. 2. - P. 137–150.

- 144. Steele J.H. The Structure of Marine Ecosystems / J.H. Steele. Cambridge : Harvard Univ. Press. - 1974. - 128 p.
- 145. Steele J.H. Conditions for maximum primary production in the mixed layer / J.H. Steele, D.W. Menzel // Deep-Sea Research and Oceanographic Abstracts. 1962. Vol. 9, iss. 1-2. P. 39–49.
- 146. Talling J.E. Generalized and specialized features of phytoplankton as a form of photosynthetic cover / J.E. Talling // Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. - Wageningen, 1970. - P. 431-435.
- 147. Talling J.E. The phytoplankton population as a compound photosynthetic system / J.E. Talling // New Phytology. 1957. Vol. 56. P. 133-149.
- 148. Variability in spectral and nonspectral measurements of photosynthetic light utilization efficiencies / O. Schofield, B.B. Prézelin, R.C. Smith, P.M. Stegmann, N. . Nelson, M.R. Lewis, K.S. Baker // Marine Ecology Progress Series. - 1991. - Vol. 78. - P. 253-271.
- 149. Vollenweider R.A. Calculation model of photosynthesis depth and some implications regarding day rate estimates in primary productivity measurements / R.A. Vollenweider // Primary Productivity in Aquatic Environments / Ed. C.R. Goldman. Berkeley, 1966. P. 426–457.
- 150. Vollenweider R.A. Models for calculating integral photosynthesis and some implications regarding structural properties of the community metabolism of aquatic systems / R.A. Vollenweider // Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity. - Wageningn, 1970. - P. 455–472.
- Webb W.L. Carbon dioxide exchange of Alnus rubra: A mathematical model / W.L. Webb, M. Newton, D. Starr // Oecologia. 1974. Vol. 17, iss. 4. P. 281-291.
- 152. Wright J.S. Limnology of Canyon Ferry Reservoir: Phytoplankton standing crop and primary production / J.S. Wright // Limnology and Oceanography. - 1959. – Vol. 4, iss. 3. – P. 235-245.

153. Young E.B. Rapid ammonium- and nitrate-induced perturbations to *Chl a* fluorescence in nitrogen-stressed *Dunaliella tertiolecta* (*chlorophyta*) / E. B.Young, J. Beardall // Journal of Phycology. – 2003. - Vol. 39. - P. 332-342.