

Санкт-Петербургский государственный университет

МАЛЫШЕВА Александра Сергеевна

Выпускная квалификационная работа

Разработка алгоритма восстановления удельной скорости фотосинтеза в океанических водах на примере региона в Атлантическом океане

Бакалавриат:

05.03.04 «Гидрометеорология»

СВ.5021.2018 «Гидрометеорология»

Профиль «Океанология»

Научный руководитель:

доцент кафедры океанологии СПбГУ
к.г.н. Лобанова П. В.

Рецензент:

Руководитель научно-исследовательского
центра геоматики,
ведущий научный сотрудник ФИЦ ИнБЮМ
к.б.н. Чурилова Т. Я.

Санкт-Петербург

2022

Оглавление

Введение.....	3
Глава 1. Основные понятия	5
1.1 Первичная продукция фитопланктона	5
1.2 Факторы, влияющие на первичную продукцию	5
1.2.1 Зависимость первичной продукции от освещенности	6
1.2.2 Зависимость первичной продукции от биогенных элементов.....	7
1.2.3 Зависимость первичной продукции от температуры	7
1.3 Фотосинтетическая кривая: удельная максимальная скорость фотосинтеза (ассимиляционное число) и начальный угол	8
1.4 Моделирование ассимиляционного числа	10
1.5 Биогеографические провинции (районы исследования)	11
Глава 2. Данные и методы	14
2.1 Используемые данные	14
2.2 Алгоритмы восстановления ассимиляционного числа	16
2.3 Подбор алгоритмов восстановления ассимиляционного числа.....	17
2.4 Математические статистики, используемые в работе.....	18
Глава 3. Результаты.....	20
3.1 Зависимость ассимиляционного числа от температуры поверхности морской воды и концентрации хлорофилла-а для всей исследуемой акватории	20
3.2 Зависимость ассимиляционного числа от температуры поверхности морской воды и концентрации хлорофилла-а в различные сезоны года	21
3.3 Зависимость ассимиляционного числа от температуры поверхности морской воды и концентрации хлорофилла-а в различных районах Атлантического океана.....	30
3.4 Разработка алгоритмов восстановления ассимиляционного числа по сезонам	37
3.5 Разработка алгоритмов восстановления ассимиляционного числа по районам.....	39
3.6 Валидация температурных алгоритмов восстановления ассимиляционного числа по сезонам	41
3.7 Валидация температурных алгоритмов восстановления ассимиляционного числа по районам.....	45
Обсуждение результатов	51
Заключение.....	53
Список литературы	55

Введение

Первичная продукция (ПП) морского фитопланктона – скорость синтеза органического вещества в процессе фотосинтеза (Одум, 1986) – является важным процессом в круговороте углерода на нашей планете. Восстановление ПП является неотъемлемой частью большинства моделей экосистем (Field et al., 1998; Sathyendranath et al., 2009). Поскольку ПП непосредственно связана с растворенным углекислым газом в морской среде, она влияет на воздушно-морской газообмен и изменения климата Земли (Brewin et al., 2017).

Прогнозирование фотосинтетической эффективности фитопланктона остается одной из основных проблем при определении морской ПП (Carr et al., 2006; Milutinović, Bertino, 2011). Из-за сложности получения судовых (*in situ*) данных фотосинтетических параметров прибегают к моделям. В таких моделях ключевая роль отводится параметрам фотосинтетической кривой, характеризующим зависимость фотосинтеза от подводной освещенности: удельная максимальная скорость фотосинтеза, начальный угол кривой и параметр фотоингибирования. Кроме того, величина ПП зависит и от других факторов среды, влияющих на фотосинтез и рост морского фитопланктона, таких как: обеспеченность биогенными элементами, температура воды и др. (Финенко и др., 2002; Behrenfeld, Falkowski, 1997a; Field et al., 1998; Sosik, 1996), поэтому для повышения точности восстановления ПП необходимо лучше понимать их влияние на фотосинтез и параметризацию фотосинтетических параметров (Bouman et al., 2017; Carr et al., 2006; Sosik, 1996).

Целью данного исследования является анализ точности восстановления максимальной удельной скорости фотосинтеза (ассимиляционного числа, АЧ) как функции температуры в акваториях с различными океанологическими условиями, на примере Атлантического океана. Для достижения поставленной цели решались следующие **основные задачи**:

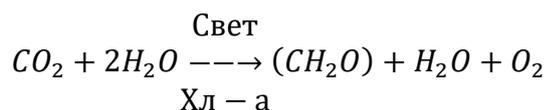
1. Рассмотреть существующие алгоритмы восстановления АЧ;
2. Проанализировать зависимости АЧ от факторов среды (температура воды, концентрация хлорофилла-а) в поверхностном слое по сезонам года в различных районах Атлантического океана;
3. Разработать региональные эмпирические алгоритмы восстановления АЧ;
4. Провести валидацию рассматриваемых алгоритмов.

Тема выпускной квалификационной работы была предложена ФГБНУ "КамчатНИРО", научным консультантом выступала руководитель лаборатории рыбохозяйственной экологии КамчатНИРО к.б.н. Лепская Е.В.

Глава 1. Основные понятия

1.1 Первичная продукция фитопланктона

Основную часть органических веществ в гидросфере создают фитопланктонные сообщества в процессе фотосинтеза: морской фитопланктон, используя зелёный пигмент хлорофилла-а, содержащийся в его клетках, поглощает солнечный свет и ассимилирует растворенный в морской воде углекислый газ (Алимов, 1989). Процесс фотосинтеза обычно описывается уравнением (Алимов, 1989):



Основной характеристикой прироста количества органического вещества служит *первичная продукция (ПП)* – это скорость образования органического вещества автотрофными организмами, отнесенная к единице площади или объёма (Одум, 1986). Выражается в единицах массы, энергии или эквивалентных единицах в единицу времени на единицу объёма (или площади) (Алимов, 1989). Такое определение характеризует *валовую первичную продукцию* (Алимов, 1989). Однако часть новообразованных веществ тут же окисляется в процессе дыхания фотоавтотрофов, поэтому разность между валовой первичной продукцией и органическими веществами, затраченными на дыхание фотосинтезирующих организмов, называется *чистой первичной продукцией* (Алимов, 1989; Одум, 1986).

По данным (Mann, Lazier, 2006; Rousseaux, Gregg, 2013) на диаматовые водоросли приходится 50% от общей доли синтеза органических веществ, на кокколитофориды и зеленые водоросли – 20%, а на цианобактерии – 10%. Концентрация хлорофилла-а (Хл-а), который присутствует во всех фотосинтезирующих организмах, используется в качестве показателя биомассы фитопланктона, что удобно, поскольку оптические свойства Хл-а позволяют отследить его дистанционным способом (Platt, Sathyendranath, 2002).

1.2 Факторы, влияющие на первичную продукцию

Выделяют несколько факторов, влияющих на изменения ПП в океане: подводная освещенность, дающая начало процессу фотосинтеза; обеспеченность биогенными элементами (БЭ), которые необходимы для нормального функционирования живых организмов (синтез АТФ и НАДФ при фотосинтезе, построение и рост клеток фитопланктона); температурные условия акватории; вертикальное перемешивание (подъем вод из нижележащих слоёв к поверхности, например, при апвеллинге); плотностная стратификация поверхностных вод. Эти факторы подвержены влиянию сезонных и межгодовых колебаний океанических и атмосферных процессов.

Влияние вышеприведенных факторов проявляется в усилении процессов первичного продуцирования и последующего роста организмов при адаптации к данным условиям (Моисеев, 1989; Раймонт, 1983). Лимитирующее воздействие на фитопланктон может оказывать как избыток, так и недостаток одного из факторов: при оптимальных условиях освещенности и температуры, нехватка БЭ может губительно воздействовать как на сами фотосинтезирующие организмы, так и на их продуктивные способности (Одум, 1986).

1.2.1 Зависимость первичной продукции от освещенности

Фитопланктон обитает в самой верхней, хорошо освещенной части океана, где легко доступен солнечный свет, необходимый для фотосинтеза (солнечная радиация в диапазоне 400-700 нм, называемая *фотосинтетически активной радиацией*, ФАР). Более 60% солнечной радиации, поступающей на поверхность океана, поглощается в метровом слое, и лишь 0.5% проникает глубже 100 м. Глубина, до которой доходит 1% солнечной радиации с поверхности, называется *компенсационной глубиной*, где ПП равна расходам на дыхание (Раймонт, 1983). Выше находится *эвфотическая зона*, в которой происходит фотосинтез морского фитопланктона и растений (Одум, 1986). Толщина эвфотической зоны в среднем по океану составляет 56-60 м, а максимально может достигать 180 м (Morel, 1989; Uitz, 2006), и изменяется в зависимости от прозрачности вод, на которую влияет *трофность* – свойство, определяемое количеством примесей, содержащихся в воде (Алимов, 1989; Моисеев, 1989). В открытых водах, где фитопланктон является основной примесью, олиготрофные воды предполагают концентрацию Хл-а до 0.1 мг м⁻³; мезотрофные – 0.1-1 мг м⁻³; эвтрофные – более 1 мг м⁻³ (Ведерников и др., 2007). Тип вод влияет на поглощение и рассеивание света, что в свою очередь оказывает значительное влияние на фотосинтез.

С увеличением интенсивности света возрастает скорость фотосинтеза, пока фитопланктон не достигает насыщения, после чего скорость остается постоянной. При высоких интенсивностях солнечной радиации может происходить торможение процесса фотосинтеза – фотоингибирование (Моисеев, 1989; Одум, 1986). Это зависит от адаптации сообщества морского фитопланктона к интенсивности света: высокая интенсивность подавляет процессы его жизнедеятельности, поэтому максимальные значения ПП наблюдаются в океане в подповерхностном слое (Одум, 1986).

1.2.2 Зависимость первичной продукции от биогенных элементов

В зависимости от условий окружающей среды, рост морского фитопланктона обычно ограничен одним из БЭ (фосфор, азот и кремний), или микроэлементов – Fe, Cu, Mg и др., которые служат катализаторами химических процессов фотосинтеза и жизнедеятельности фитопланктона (Моисеев, 1989). Основными источниками БЭ в эвфотической зоне являются: подъём глубинных вод, вертикальное перемешивание, реминерализация, материковый сток и атмосферные осадки. В морской среде соединения фосфора, азота и кремния (фосфаты, нитраты, нитриты и силикаты соответственно) оказывают лимитирующее воздействие на фотосинтез, поскольку влияют на достижение фитопланктоном светонасыщения, а также на скорость его роста (Geider et al., 1997; Xie et al., 2015). При недостатке БЭ, замедляются процессы развития фитопланктона вплоть до их остановки, и происходит резкое снижение общей продуктивности вод (Моисеев, 1989; Xie et al., 2015).

1.2.3 Зависимость первичной продукции от температуры

Температура морской воды – основной фактор сукцессионных изменений фитопланктона: прямое воздействие оказывается на рост популяции, а косвенное проявляется в изменение стратификации вод и росте популяции хищников (Lichtman et al., 2010). Температурные условия определяют распределение фитопланктона в океане, а также являются количественным показателем физико-химического состояния морской среды, поскольку тесно взаимодействуют с освещенностью и концентрацией БЭ: повышение температуры (с увеличением притока солнечной радиации) связано с усилением градиента плотности и, соответственно, уменьшением потока питательных веществ через пикноклин (Platt et al., 2005). Кроме того, разные виды морского фитопланктона имеют отличные температурные оптимумы фотосинтеза, например, диатомовым водорослям свойственен низкий температурный диапазон, а цианобактериям – высокий (Монин, 1977).

Влияние температуры воды на ПП неоднозначно. При высоких температурах продукционные возможности фитопланктона возрастают, что связано с увеличением скорости роста биомассы. Однако, во время теплого сезона установившаяся стратификация препятствует проникновению фитопланктона в нижележащие слои, что приводит к быстрому истощению запасов БЭ в верхнем слое (Алимов, 1989).

1.3 Фотосинтетическая кривая: удельная максимальная скорость фотосинтеза (ассимиляционное число) и начальный угол

Одна из основных проблем оценки ПП заключается в определении фотосинтетической эффективности фитопланктона (Behrenfeld, Falkowski, 1997a; Bouman et al., 2017; Kulk et al., 2020; Uitz et al., 2008). Для описания связи между биомассой фитопланктона и ФАР, при восстановлении ПП, используется кривая зависимости фотосинтеза от освещенности (*фотосинтетическая кривая, P-I*) (рис. 1), которая может быть представлена различными математическими уравнениями (Kulk et al., 2020).

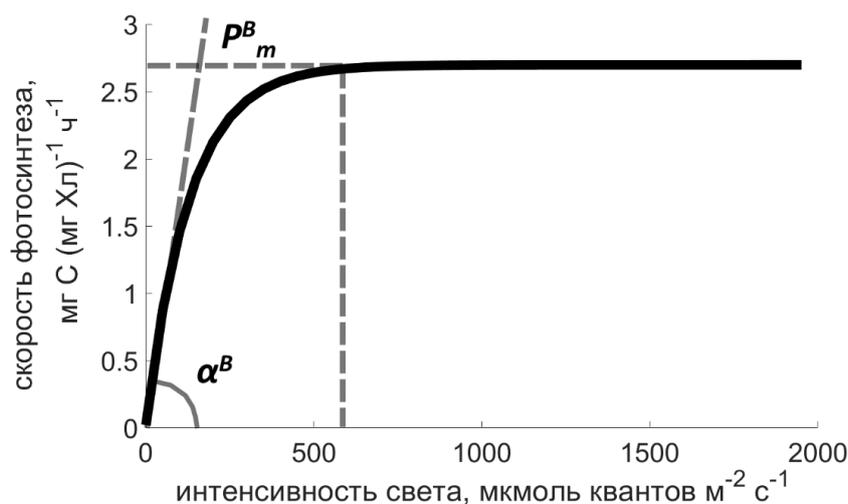


Рисунок 1. Фотосинтетическая кривая, P-I зависимость

Исследования зависимости скорости фотосинтеза от освещенности начались более ста лет назад. Первое описание было представлено в виде ломанной Ф.Ф. Блэкмана (Blackman, 1905), где скорость фотосинтеза линейно возрастает с интенсивностью света и, при достижении определенной интенсивности, скорость достигает своего максимального значения и далее остается постоянной. В действительности, кривые имеют более плавный переход к точке насыщения (рис. 1).

Для описания фотосинтетической кривой можно использовать два параметра: α^B , $[\text{мг С} (\text{мг Хл-а})^{-1} \text{ч}^{-1} (\text{мкмоль квантов м}^{-2} \text{с}^{-1})^{-1}]$ – тангенс угла наклона начального участка световой кривой (начальный угол наклона кривой) – фотосинтетическая эффективность, и P_m^B – максимальная удельная скорость фотосинтеза при оптимальной интенсивности света, не достигающая фотоингибирования $[\text{мг С} (\text{мг Хл-а})^{-1} \text{ч}^{-1}]$ (Раймонт, 1983; Сорокин, 1965). Отношение максимальной скорости фотосинтеза (P_m) к биотическому индексу (B), который характеризует количество биомассы фитопланктона, участвующей в процессе первичного продуцирования, называется *ассимиляционным числом, АЧ* (P_m^B) (Ведерников и др., 2007). Нормирование фотосинтетических параметров на биомассу необходимо для разработки алгоритмов восстановления ПП (Финенко и др., 2002; Longhurst, 2007). Фотосинтетические

параметры являются репрезентативными параметрами фотосинтеза: α^B определяет эффективность, с которой свет используется в фотосинтезе, в то время как реакция на насыщение светом определяется количественно АЧ (MacIntyre et al., 2002). Также, эти параметры используются в моделях ПП для определения влияния факторов окружающей среды на ПП: изменения P_m^B вызывают большие колебания в годовом первичном продуцировании (Финенко и др., 2002; Kulk et al., 2020).

В Мировом океане значения фотосинтетических параметров варьируются в широких пределах: P_m^B от 1 до 24 мг С (мг Хл-а)⁻¹ ч⁻¹; α^B от 0,03 до 0,40 мг С (мг Хл-а)⁻¹ ч⁻¹ (мкмоль квантов м⁻² с⁻¹)⁻¹, причем минимальные значения характерны для высоких широт и центральных частей субтропических круговоротов, а максимумы относятся к прибрежным сообществам субтропических и тропических вод (Финенко и др., 2002).

Важнейшими факторами, определяющими значения параметров кривой, являются: свет, температура, обеспеченность БЭ и содержание Хл-а (Финенко и др., 2002). АЧ увеличивается с ростом температуры в пределах интервала от –1 до 20°C и уменьшается в диапазоне от 20 до 28°C, что может быть связано с подавлением процессов жизнедеятельности фитопланктона (повышенные энергетические затраты на фотозащиту при высокой облученности в стратифицированных олиготрофных водах) и ограничением БЭ (Behrenfeld, Falkowski, 1997a; Geider et al., 1997; Raven, Geider, 1988; Robinson et al., 2018). Доля температуры в общей изменчивости АЧ составляет 50–70% (Финенко и др., 2002; Vouman et al., 2005). Между АЧ и биогенными веществами не наблюдается значимой связи (Xie et al., 2015).

Параметр α^B имеет слабые взаимосвязи с факторами окружающей среды: повышается с увеличением освещенности и нитратов, есть положительная связь с температурой (Финенко и др., 2002; Kulk et al., 2020; Platt et al., 2005). В средних широтах наблюдается положительная связь с Хл-а, а в прибрежных районах – отрицательная (Kulk et al., 2020).

В целом, фотосинтетические параметры имеют положительные корреляции с температурой воды, что может быть связано с влиянием температуры на структуру фитопланктонного сообщества (размер и таксономический состав), однако отмечается отрицательная связь с биомассой фитопланктона (Platt et al., 2008). Таксономический состав, освещенность и температура, возможно, являются источниками изменчивости фотосинтетических параметров в естественной среде (Platt et al., 2005).

1.4 Моделирование ассимиляционного числа

Морская ПП в определенный момент времени и на определенной глубине может быть восстановлена с использованием моделей, которые включают параметры фотосинтетической кривой, поскольку все модели ПП нацелены на параметризацию скорости продуцирования (Behrenfeld, Falkowski, 1997a; Uitz et al., 2008). Имея данные по биомассе и фотосинтетическим параметрам фитопланктона, используя ФАР, можно восстановить ПП (Brewin et al., 2017; Kulk et al., 2020; Uitz et al., 2008). Поля Хл-а и ФАР могут быть оценены в глобальном масштабе с помощью спутниковых наблюдений, а вот прогнозирование фотосинтетических параметров всё ещё остается сложной задачей, поэтому качество оценки ПП зависит от того, насколько точно будут рассчитаны данные параметры (Vouman et al., 2017; Uitz et al., 2008).

К настоящему времени предложены три основных подхода к моделированию фотосинтетических параметров:

Первый состоит в присвоении средних сезонных оценок биогеографическим провинциям, на основе обширного *in situ* набора данных, определенным А. Лонгхерстом (Longhurst, 2007; Sathyendranath et al., 2009), что, как правило, вызывает сложности при работе с крупными масштабами из-за динамически нестабильных границ провинций (Uitz et al., 2008).

Второй подход направлен на установление связи фотосинтетических параметров с одной или несколькими переменными окружающей среды (Geider et al., 1997; Uitz et al., 2008). Были предложены модели на основании зависимости АЧ от температуры, питательных веществ и света (Balch, Byrne, 1994; Behrenfeld, Falkowski, 1997a; Behrenfeld, Falkowski, 1997b), которые широко используются, но всё еще являются потенциальным источником ошибок в оценках ПП, поскольку их описание в целом согласуется с наблюдениями в лабораториях, где меняется только один физико-химический фактор (Uitz et al., 2008).

Третий подход появился сравнительно недавно, но имеет дальнейшие перспективы для изучения: в моделирование P^B_m и α^B использовать информацию о размерной структуре фитопланктона (Vouman et al., 2005; Uitz et al., 2008).

В естественных условиях на фитопланктон влияют несколько факторов окружающей среды, действующих одновременно, что приводит к сложному фотофизиологическому отклику, который трудно предсказать (Behrenfeld, Falkowski, 1997b; Uitz et al., 2008). Влияние температуры на АЧ может маскироваться подавляющим влиянием адаптации видов к окружающей среде и недостатком питательных веществ.

Температурная зависимость параметров фотосинтеза была оценена в ряде исследований. В работах (Финенко и др., 2002; Behrenfeld, Falkowski, 1997a; Bouman et al., 2005; Erpley, 1972) говорится об экспоненциальном увеличении АЧ с температурой поверхности океана (ТПО), по крайней мере, до 20 °С. В исследованиях (Bouman et al., 2005; Sosik, 1996) показано снижение АЧ после 20 °С, соответствующее измерениям, проведенным в основном в Аравийском море. ТПО является основным предиктором фотосинтетических способностей фитопланктона, который измеряется постоянно дистанционным методом, хоть и в меньшей степени ограничивает физиологию фитопланктона по сравнению с освещенностью и БЭ (Milutinović, Bertino, 2011).

1.5 Биогеографические провинции (районы исследования)

В работе представлено деление данных по Атлантическому океану на районы, захватывающие одну или несколько биогеографических провинций по классификации А. Лонгхерста (Longhurst, 2007), которая используется для оценки ПП в Мировом океане и основана на физических условия среды (освещенность, динамика вод, температура и соленость, газовый режим и т.п.), формирующих структуру и функции фитопланктонных сообществ в больших масштабах, а также на содержании питательных веществ и средней освещенности в пределах поверхностного смешанного слоя, влияющих на физиологические возможности клеток фитопланктона (скорость фотосинтеза, величина и специфика поглощения питательных веществ) (Bouman et al., 2017; Kulk et al., 2020). Исследование затрагивает 8 районов (рис. 2).

Район 1 (25 станций) BPLR (бореальная полярная провинция) и северная часть ARCT (арктическая атлантическая провинция).

Самая северная часть рассматриваемой акватории. В данном районе идет переход от полярных вод к атлантическим – невысокая солёность, пикноклин расположен на 250-350 м, наблюдаются отрицательные температуры воды. Довольно интенсивное зимнее конвективное перемешивание, из-за чего максимум Хл-а лежит ниже эвфотической глубины, кроме летнего периода (июль-сентябрь). Лимитирующим фактором для ПП является солнечная радиация – пик цветения приходится на июль, с поднятием пикноклина. В завершении цветения, после осенне-зимнего конвективного перемешивания, водоросли погружаются под пикноклин. В данной области доминирует пико-фитопланктон, цианобактерии в небольшом количестве являются показателем затока вод с низких широт летом.

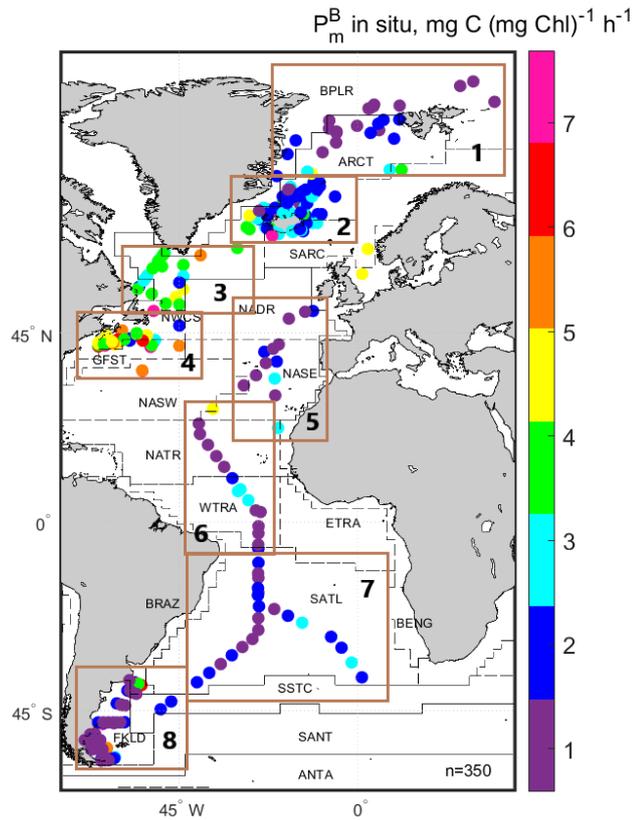


Рисунок 2. Выделение районов в области исследования

Район 2 (129 станций) средняя часть ARCT и западная часть SARC (субарктическая атлантическая провинция).

К северо-востоку от Исландии проходит циклонический субполярный круговорот (сильные вихревые поля). Глубина зимней конвекции здесь меньше, чем в южной части ARCT, а глубина эвфотического слоя располагается выше глубины перемешивания. Сюда заходят теплые воды с Северо-Атлантическим течением. Начало цветения – апрель-май. Распространены кокколитофориды.

Район 3 (23 станции) море Лабрадор: южные части BPLR и ARCT.

Включает в себя циклонический субполярный круговорот в районе морей Лабрадор и Ирменгера, где происходит смешение арктических и атлантических вод. Здесь наблюдаются самые большие глубины зимнего перемешанного слоя (до 500 м). Цветение в этом районе начинается в апреле с развитием региональной стратификации и достигает максимума к июлю. Преобладают диатомовые водоросли и динофлагелляты.

Район 4 (47 станций) NWCS (северо-западный атлантический шельф) и GFST (провинция Гольфстрима).

Один из самых продуктивных районов Северной Атлантики – Шотландский шельф, затрагивающий шельфовую зону у о. Новая Шотландия и до Ньюфаундленской банки на севере. Сочетание Лабрадорского течения и Гольфстрима: ярко выражены

фронтальные зоны с сильными горизонтальными градиентами поверхностной температуры. У юго-восточного побережья Новой Шотландии периодически происходит апвеллинг. Внутри антициклонических рингов Гольфстрима наблюдаются значения скорости первичного продуцирования значительно выше, чем в окружающих водах. Глубина зимнего перемешивания достигает 50-100 м. Эвфотическая глубина постоянна на 20-30 м. Пик цветения приходится на апрель, минимум – на ноябрь. Преобладают диатомовые водоросли.

Район 5 (14 станций) NADR (Северо-атлантический дрейф) и NASE (Северо-атлантический субтропический круговорот).

Для NADR характерен медленный дрейф поверхностных вод в северо-восточном направлении – ограничена на севере Северо-атлантическим течением, а с юга южным потоком Гольфстрима. Сезонные перепады температуры поверхности больше, чем у соседних провинций, и превышают 5°C. Характерно наличие мезомасштабных вихрей, меандрирующих от Гольфстрима. В связи с быстрым сезонным охлаждением вод к середине холодного периода пикноклин заглубляется до 300 м, а конвективное перемешивание может происходить до 500 м, что увеличивает концентрации БЭ в поверхностных водах. Летом пикноклин лежит в пределах эвфотической зоны. Вегетационный период приходится на период с марта по июнь. Менее значительно вегетация протекает в октябре, в южной части провинции. В видовом составе присутствуют кокколитофориды и диатомовые водоросли. Провинция NASE лежит в открытом океане, не затрагивает континентальный шельф, включает в себя Азорские острова. Воды провинции вовлекаются в субтропический антициклонный круговорот. Зимой температура поверхности не опускается ниже 20°C. Глубину перемешанного слоя задает ветровое перемешивание. В зимний период (с декабря по апрель) ПП в данном районе увеличивается и сильно подвержена изменениям концентраций БЭ. Максимальная биомасса фитопланктона достигается в апреле-мае. Здесь обитают цианобактерии и динофлагелляты.

Район 6 (15 станций) NATR (Северо-атлантический тропический круговорот) и WTRA (Западная тропическая атлантическая провинция).

Северо-атлантический тропический круговорот характеризуется самыми низкими значениями поверхностного Хл-а в Северной Атлантике. Воды провинции теплые и олиготрофные, вовлечены в Северный тропический циклонический круговорот. Глубина перемешанного слоя в зимний период составляет всего 70-80 м в следствии усиления пассатов, в остальное время 45-50 м. На юге провинции Северное экваториальное противотечение влияет на зимнюю конвекцию и приносит БЭ. Глубина эвфотического слоя находится на 50-60 м, т.е. термоклин постоянно освещен. Минимум Хл-а в декабре-январе,

максимум в июне-сентябре. Провинция WTRA с севера ограничена Северным экваториальным противотечением по северной широте 10° , а с юга параллелью 5° ю.ш. Это активный гидрологический район, где проявляются северный и южный тропические антициклонические круговороты. WTRA располагается в зоне экваториального апвеллинга, вызванного расхождением течений, что способствует поднятию питательных веществ с глубинных горизонтов. Условия в провинции взаимосвязаны с сезонными изменениями движения пассатов, в том числе – глубина залегания термоклина. С января по апрель параллельно по обе стороны от линии экватора, в связи с экваториальной дивергенцией, наблюдается максимальное скопление Хл-а. До и после этого периода поля Хл-а разрежены. Еще один максимум Хл-а выпадает на июль-сентябрь, во время усиления западного переноса в западной части океана. Преобладают цианобактерии над диатомовыми водорослями, кроме них присутствуют динофлагелляты.

Район 7 (24 станции) SATL (Южный тропический атлантический круговорот).

Южный антициклонический круговорот является самым мощным круговоротом в южной части Атлантического океана. С востока формируется Бенгальским течением, продолжается Южным экваториальным течением, затем переходит в Бразильское и замыкается Антарктическим циркумполярным течением. Наибольшие глубины (ниже 100 м) перемешанного слоя наблюдаются вдоль меридиана 20° з.д. Глубина эвфотического слоя находится постоянно на 50-70 м. Максимальные скопления фитопланктона расположены по периферии круговорота и минимальные в центральных областях. Вегетационный период полностью совпадает с изменениями поверхностной температуры – максимален в конце февраля. Преобладают цианобактерии и пико-фитопланктон.

Район 8 (69 станций) южная часть BRAZ (вдоль шельфа Бразилии) и FKLD (юго-западный атлантический шельф).

Район Аргентинского шельфа и Фолклендского плато, с юга идет Фолклендское течение, а на севере ограничено Бразильским течением. Слияние течений происходит около 40° ю.ш. с образованием вихрей. На краю шельфа апвеллинг выносит питательные вещества на поверхность или переносит их в западном направлении, и тогда они поднимаются при зимней конвекции (перемешивание до 190 м в августе). В прибрежной зоне за счет приливного перемешивания высокое содержание Хл-а. Летом устанавливается стратификация вод. Цветение начинается в начале ноября и достигает пика в январе, спад происходит к апрелю. Возможно нахождение здесь диатомовых водорослей.

Глава 2. Данные и методы

2.1 Используемые данные

В работе использованы данные из глобальной базы динных параметров фотосинтетических кривых Pangaea (Bouman et al., 2017): АЧ [мг С (мг Хл-а)⁻¹ ч⁻¹], концентрации хлорофилла-а [мг м⁻³] в поверхностном горизонте (0-30 м) на станциях, расположенных между 83°с.ш. и 55°ю.ш. в 16 биогеографических провинциях (рис. 3). Временной охват: 11.07.2002 – 09.09.2013.

Поскольку в данной базе нет данных по температуре воды [°C], были использованы её спутниковые оценки: с радиометров AVHRR (The Advanced Very-High-Resolution Radiometer) и AMSR-E (Advanced Microwave Scanning Radiometer-EOS) и спектрорадиометра MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) из базы данных NASA's Physical Oceanography Distributed Active Archive Center с временной дискретностью один день и пространственной – 0.01°x0.01° (JPL MUR MEaSUREs Project. 2015. v. 4.1.). В этой базе температура поверхности океана (ТПО) приведена к температуре перемешанного верхнего слоя по *in situ* данным. Для проверки была проведена валидация с судовыми

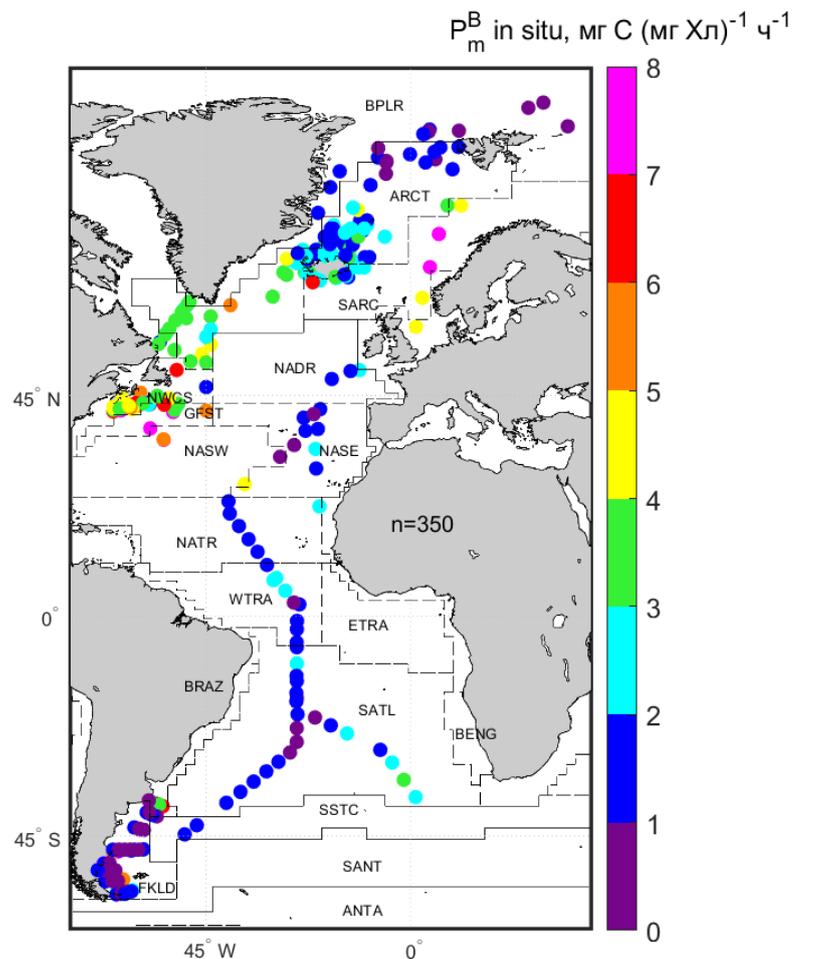


Рисунок 3. Карта станций. Цветом выделены значения АЧ для поверхностного горизонта

оценками температуры (рис. 4), полученной в международной экспедиции Atlantic Meridional Transect (АМТ-29) в период с 16 октября по 19 ноября 2019 г. Сравнение (рис. 4) показало, что спутниковые данные описывают 98% от судовых данных ($r^2=0.98$) и их можно использовать в работе.

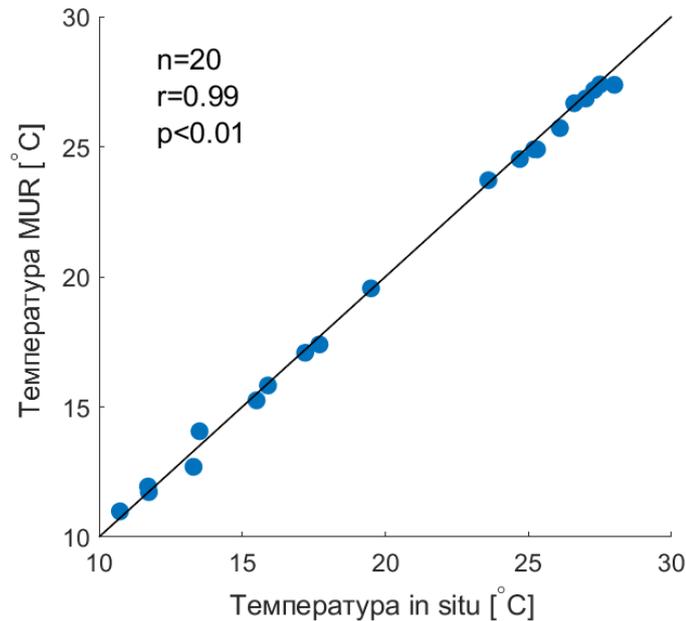


Рисунок 4. Сравнение спутниковых данных по температуре поверхности океана с *in situ* данными с рейса АМТ-29

Рассматривались 350 станций (рис. 3), которые для удобства были поделены на 8 районов (см. раздел 1.5). Также, данные были рассмотрены по сезонам года северного полушария: весна (март-май), лето (июнь-август), осень (сентябрь-ноябрь) и зима (декабрь-февраль), чтобы проследить влияние вегетационного периода и сезонной изменчивости факторов среды. Для разработки региональных эмпирических алгоритмов восстановления АЧ было взято еще 326 точек из базы Pangaеа за этот же период – у этого ряда не было значений Хл-а и станции попадают в районы 1,3 и 4 (рис. 5).

Для реализации поставленной цели и задач было применено несколько методов статистического анализа: корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализы, вычисление и анализ статистических ошибок соответствия модельных результатов *in situ* данным, построение и анализ диаграмм рассеяния и Тейлора.

Все расчёты, построение графиков и картирование результатов проводились с помощью программных пакетов Matlab R2019a, а также Excel 2016.

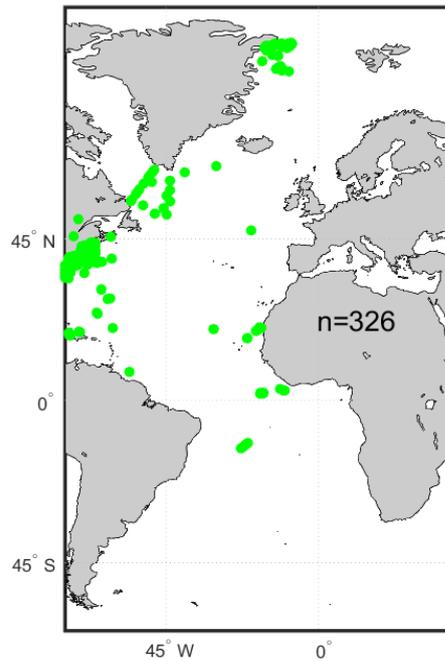


Рисунок 5. Карта станций тестового ряда данных ассимиляционного числа

2.2 Алгоритмы восстановления ассимиляционного числа

В первую очередь, чтобы проверить с какой точностью модельные значения соответствуют реальным данным, в работе была проведена валидация нескольких температурных алгоритмов восстановления АЧ.

В статье Behrenfeld и Falkowski, 1997a авторы рассматривают модель восстановления ПП (VGPM), связывая ее со следующими параметрами: освещенность, эвфотическая глубина, АЧ и поверхностная концентрация Хл-а. В данной модели особое внимание уделяется АЧ, которое принимают за основной параметр при моделировании ПП, восстанавливая его по температуре поверхности океана (ТПО). Вместо P_m^B (максимальной удельной скорости фотосинтеза) используют P_{opt}^B – оптимальную удельную скорость фотосинтеза, которая является максимальной удельной скоростью фотосинтеза в конкретном столбе воды и наблюдается в слое оптимальных световых условий в течение фотопериода. Авторы утверждают, что при температурном диапазоне от -1 до 20°C АЧ возрастает, а после отметки в 20 °C происходит резкое снижение его значения. Алгоритм был разработан по данным для Северо-западной Атлантики ($r^2 = 0.58$; $n = 1041$). Формула для расчёта АЧ по ТПО (T), представленная в данной статье:

$$P_{opt}^B = -3.27 \cdot 10^{-8} \cdot T^7 + 3.41 \cdot 10^{-6} \cdot T^6 - 1.35 \cdot 10^{-4} \cdot T^5 + 2.46 \cdot 10^{-3} \cdot T^4 - 0.02 \cdot T^3 + 0.06 \cdot T^2 + 0.28 \cdot T + 1.3 \quad (2.1)$$

Данная полиномиальная зависимость 7-го порядка (уравнение 2.1) рассматривается как реакция фитопланктона при оптимальных условиях, которые в естественной среде наблюдаются редко из-за влияния изменений в структуре сообщества, питательных веществах и ограничении освещенности (Sosik, 1996). Тем не менее, в настоящее время эта модель является наиболее используемой, поскольку лучше всего соответствует *in situ* измерениям.

Второй алгоритм, проверенный в работе – модель Balch et al. (1992), где определяющими параметрами искомого АЧ служат ТПО и длина светового дня (DL):

$$P_{opt}^B = \frac{10^{(-0.054 \cdot T + 2.21)}}{DL} \quad (2.2)$$

Алгоритм был разработан для Атлантического океана, точность восстановления: $r^2 = 0.22$, $n = 4179$. В морской среде влияние света на фотосинтез проявляется в интенсивности солнечной радиации и в продолжительности светового дня. Продолжительность фотопериода влияет на рост и развитие фитопланктона, а изменение длины дня оказывает непосредственное влияние не только на организмы, но и на содержание пигментов и концентрацию ферментов, что, в свою очередь, варьирует фотосинтетические способности (Раймонт, 1983).

Третий рассматриваемый алгоритм – одна из первых моделей P_{opt}^B (Megard, 1972), выражена в линейной зависимости параметра от ТПО (T). Алгоритм был разработан для озера Миннетонка в Северной Америке. Формула для расчёта:

$$P_{opt}^B = 0.118 \cdot T + 1.25 \quad (2.3)$$

Кроме того, в работе проверялся алгоритм, разработанный автором в качестве курсовой работы прошлого года (по данным международной экспедиции Atlantic Meridional Transect, АМТ-29) как функция температуры воды и концентрации Хл-а, в виде уравнения множественной линейной регрессии (уравнение 2.4), точность алгоритма составляет: $r^2 = 0.56$, $n = 20$ (Мальшева, Лобанова, 2021).

$$P_m^B = -1.71 + 0.22 \cdot T + 0.43 \cdot Chla \quad (2.4)$$

где: P_m^B – ассимиляционное число, T – температура воды, $Chla$ – концентрация хлорофилла-а.

2.3 Подбор алгоритмов восстановления ассимиляционного числа

В ходе работы подбирались алгоритмы восстановления АЧ для сезонов и районов Атлантического океана по тестовой выборке ($n=326$). Коэффициенты уравнений были получены с помощью Matlab R2019a (функция «fitlm», пакет «cftool»). Алгоритмы представляют собой линейные уравнения первого порядка:

$$P_m^B = A + B \cdot T \quad (2.5)$$

2.4 Математические статистики, используемые в работе

Для описания связи между *in situ* данными по районам и сезонам, а также, чтобы оценить насколько модели сопоставимы с реальными данными необходимо провести статистический анализ. В работе использованы следующие математические статистики:

Таблица 1. Математические статистики, используемые в работе. X^E – модельные значения, X^M – *in situ* значения, \bar{X} – среднее ряда, n – длина ряда

	Название	Обозначение	Формула
1	среднее	МО	$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_i$
2	среднеквадратическое отклонение	СКО	$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})^2}{n}}$
3	коэффициент корреляции Пирсона	r	$\frac{\sum (X_i^M - \bar{X}^M)(X_i^E - \bar{X}^E)}{\sqrt{\sum (X_i^M - \bar{X}^M)^2} \sqrt{\sum (X_i^E - \bar{X}^E)^2}}$
4	коэффициент детерминации	r^2	$1 - \frac{\sum (X_i^E - X_i^M)^2}{\sum (X_i^M - \bar{X}^M)^2}$
5	t-критерий Стьюдента	T	$r \cdot \frac{\sqrt{n-2}}{\sqrt{1-r^2}}$
6	коэффициенты линейной регрессии	a, b	$X^E = X^M a + b$
7	абсолютная среднеквадратическая ошибка	АСКО	$\sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (X_i^E - X_i^M)^2}$
8	центрированная среднеквадратическая ошибка	ЦСКО	$\sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n [(X_i^E - \bar{X}^E) - (X_i^M - \bar{X}^M)]^2}$
9	систематическая ошибка	СО	$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (X_i^E - X_i^M)$
10	средняя абсолютная ошибка	САО	$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n X_i^E - X_i^M $
11	абсолютная процентная ошибка	АПО	$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left \frac{X_i^E - X_i^M}{X_i^M} \right \cdot 100\%$
12	относительная процентная ошибка	ОПО	$\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left(\frac{X_i^E - X_i^M}{X_i^M} \right) \cdot 100\%$

Для небольших наборов данных (менее 30 значений) использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена, который менее чувствителен к выбросам, чем коэффициент корреляции Пирсона. Степени силы корреляционной связи определялась по классификации Ивантера (1992): сильной считалась связь при $r > 0.70$; средней – при $0.50 < r < 0.69$; умеренной – при $0.30 < r < 0.49$; слабой – при $0.20 < r < 0.29$ и очень слабой – при $r < 0.19$.

Коэффициенты линейной регрессии используются для определения зависимости исследуемых данных. Коэффициент a является тангенсом угла между линией регрессии (линией тренда) и горизонтальной осью ОХ. Чем больше этот коэффициент, тем быстрее растет регрессия. Коэффициент b отражает какое значение принимает один параметр при минимальном значении другого. Эти коэффициенты задают уравнение линейной регрессии.

t-критерий Стьюдента – используется для оценивания значимости коэффициента корреляции. Для этого ставится нулевая гипотеза о том, корреляция незначительна. Вероятность того, что значение t-критерия будет больше либо равно рассчитанному называется p-уровнем статистической значимости. Он изменяется от 0.01 до 0.1 и при меньших значениях есть больше оснований отвергнуть нулевую гипотезу и принять альтернативную – о высокой значимости коэффициента корреляции. Значимой принималась связь при $p < 0.01$ (высокая значимость), $p < 0.05$ (значимая связь), и $p < 0.1$ (тенденция достоверной связи).

Абсолютная среднеквадратическая ошибка (АСКО) используется для оценки отклонения между модельным и исходным значением.

Центрированная среднеквадратическая ошибка (ЦСКО) рассматривается для оценки отклонения модельных значений от измеренных независимо от систематической ошибки между двумя распределениями. Чем меньше значение, тем лучше модельные оценки соответствуют исходным данным.

Под систематической ошибкой (СО) понимается разница между модельной и измеренной величиной. Отрицательное значение СО означает, что выбранная модель занижает *in situ* данные. Положительные – насколько завышает.

Относительная процентная ошибка и абсолютная процентная ошибка позволяют вычислить в процентах величину отклонения (АПО – по модулю) расчетных данных от фактических значений.

Для анализа связи между модельными и *in situ* значениями АЧ, построены диаграммы Тейлора (Taylor, 2001) для сезонов и для районов. Данная диаграмма сочетает коэффициент парной корреляции Пирсона (r), среднеквадратическое отклонение (СКО) и центрированную среднеквадратическую ошибку (ЦСКО). При построении диаграммы необходимо, чтобы соблюдалось условие (по теореме косинусов):

$$E'^2 = \sigma_E^2 + \sigma_M^2 - 2\sigma_E\sigma_M r$$

где подстрочный индекс E – модельные оценки АЧ, M – *in situ* измерения АЧ, r – коэффициент парной корреляции Пирсона, σ – СКО, E'^2 – квадрат ЦСКО.

Глава 3. Результаты

3.1 Зависимость ассимиляционного числа от температуры поверхности морской воды и концентрации хлорофилла-а для всей исследуемой акватории

В поверхностном слое Атлантического океана за весь рассматриваемый период АЧ изменялось от 0.6 до 12.7 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹ (табл. 2). Глубина, на которой определялся данный фотосинтетический параметр, варьировалась от поверхности до 30 м, поскольку в открытых водах Атлантики глубина перемешиваемого слоя, где условия среды практически однородны, может достигать 180 м, а эвфотический слой может распространяться до 180 м (Morel, 1989; Uitz, 2006; Longhurst, 2007). Поэтому в базе, откуда взяты данные, за поверхностный слой принимались горизонты в 0, 1, 5, 10, 15 и 30 м.

Таблица 2. Статистические характеристики ассимиляционного числа (P_m^B), температуры поверхности океана (ТПО) и концентрации хлорофилла-а (Хл-а) по всем станциям. МО – среднее значение, СКО – среднеквадратическое отклонение

n=350	МО	СКО	мин	макс
P_m^B [мг С (мг Хл) ⁻¹ ч ⁻¹]	2.70	1.90	0.59	12.70
ТПО [°С]	9.11	6.94	-1.78	28.94
Хл-а [мг м ⁻³]	1.50	2.34	0.03	19.05

Температура воды в поверхностном слое Атлантического океана за рассматриваемый период (2002-2013 годы) изменялась от -1.8 до 28.9°С при широком диапазоне изменчивости Хл-а (0.03-19.05 мг м⁻³). При рассмотрении связи АЧ с ТПО и Хл-а по всем станциям (n=350) за всё время не было обнаружено значимой корреляции (табл. 4): $r=0.02$ ($p>0.1$) и $r=0.01$ ($p>0.1$), соответственно. Это связано с тем, что данные весьма разбросаны в пространственных масштабах (от 65° ю.ш. до 85° с.ш.), а также взяты в течении всего года. Поэтому уместнее разделить данные для выявления сезонной изменчивости и выделить районы в Атлантическом океане по характерной динамике вод и условиям среды.

3.2 Зависимость ассимиляционного числа от температуры поверхности морской воды и концентрации хлорофилла-а в различные сезоны года

Данные были поделены по сезонам: весна (март-май), лето (июнь-август), осень (сентябрь-ноябрь) и зима (декабрь). Статистические характеристики представлены в таблице 3.

Таблица 3. Статистические характеристики ассимиляционного числа (P_m^B), температуры поверхности океана (ТПО) и концентрации хлорофилла-а (Хл-а) с разделением по сезонам. Единицы измерения: P_m^B [мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹], ТПО [°С], Хл-а [мг м⁻³]

	n	параметр	МО	СКО	мин	макс
Весна	132	P_m^B	2.89	1.83	0.59	12.70
		ТПО	6.53	4.63	-0.35	22.08
		Хл-а	2.39	2.98	0.15	16.87
Лето	78	P_m^B	2.53	1.79	0.61	12.00
		ТПО	6.13	3.48	-1.78	11.98
		Хл-а	0.88	0.71	0.09	3.90
Осень	115	P_m^B	2.35	2.07	0.59	10.00
		ТПО	14.57	8.25	-0.70	28.94
		Хл-а	1.06	2.18	0.03	19.05
Зима	25	P_m^B	3.85	1.25	1.76	7.16
		ТПО	6.90	2.88	0.36	13.91
		Хл-а	0.72	0.59	0.14	2.68

Весна

Станции, сделанные в весенний период, расположены вокруг Исландии (ARCT), несколько у Ньюфаундленской банки и в море Лабрадор (NWSC), а также у восточного побережья Южной Америки (провинции FKLD и BRAZ). Температура воды изменялась от -0.35°С до 22.08°С, в среднем 6.53±4.63°С (табл. 3). Наиболее холодные воды (менее 4°С) приходят в провинции BPLR и ARCT с Восточно-Гренландским течением, выносящим холод с Арктики. К югу от Исландии (провинция SARC) температура достигала 10°С в водах, приносимых теплым течением Ирменгера (рис. 7). В море Лабрадор и районе Ньюфаундленской банки ТПО была такой же и постепенно увеличивалась до 20°С в районе Гольфстрима (GFST). У Фолклендских островов температура в среднем составила 12°С. Концентрация Хл-а находилась в пределах 0.15-16.87 мг м⁻³, в среднем 2.4±2.9 мг м⁻³. Наибольшие колебания в течении этого сезона были у Исландии (рис. 8), где, вероятно, проходила весенняя вспышка цветения фитопланктона. У о. Новая Шотландия и в море Лабрадор значения были ниже, а в южном полушарии не превышали 4 мг м⁻³, очевидно, осенний максимум там еще не был достигнут. АЧ в весенний период изменялось в пределах

0.59-12.70 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹, в среднем 2.89±1.83 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹. В каждой из трех рассмотренных областей АЧ менялось довольно сильно (рис. 6), максимальное значение отмечено в районе Гольфстрима, а у Фолклендских островов значения были минимальны – до 6 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹.

Весной, при средней температуре в 12°C и малой концентрации Хл-а, у берегов Южной Америки в среднем значения АЧ были 2 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹. В северной части, у Исландии, средняя величина АЧ составляла 3 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹ при холодных водах с высокими концентрациями Хл-а. В динамически-активном районе Гольфстрима при низкой концентрации Хл-а и средней ТПО в 8°C значения АЧ были идентичны северу.

Связь ТПО с Хл-а в этот период слабая и незначительная ($r=-0.12$ при $p>0.1$), высокие колебания Хл-а при температурах 4-10°C (рис. 9). Корреляция АЧ с ТПО умеренная (табл. 4): $r=0.30$ при $p<0.01$, значения распределены весьма хаотичным облаком (рис. 10). С Хл-а у АЧ связи не наблюдалось ($r=-0.05$ при $p>0.1$), и среди всех сезонов это были максимальные концентрации Хл-а (рис. 11).

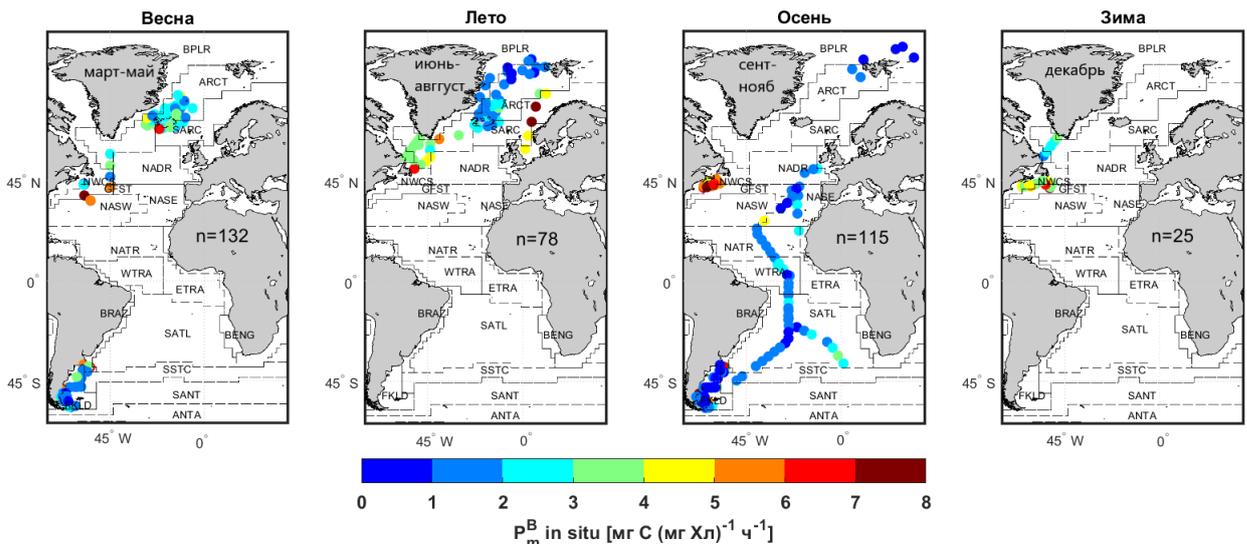


Рисунок 6. Пространственное разделение ассимиляционного числа в каждый сезон года

Лето

Летом ($n=78$) станции располагаются в северной и северо-западной Атлантике: в море Лабрадор, вокруг Исландии и у восточного берега Гренландии до Шпицбергена, а также в Северном и Норвежском морях (провинции BPLR, ARCT, SARC, NWCS). Температура воды постепенно увеличивалась от -1.8°C на севере до 12.0°C в море Лабрадор и Северном море (рис. 7), в среднем составила 6.1±3.5°C (табл. 3). Концентрация Хл-а находилась в пределах 0.09-3.90 мг м⁻³, в среднем 0.9±0.7 мг м⁻³, что гораздо ниже, чем весной. В море Лабрадор значения не превышали 2.2 мг м⁻³, в северной части концентрация была выше (рис. 8). Значения АЧ с июня по август были в пределах 0.6-12.0 мг С (мг Хл)⁻¹

ч⁻¹, в среднем 2.5 ± 1.8 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹, практически совпадая с весенними значениями (рис. 6). От Исландии до Шпицбергена, ближе к Гренландии значения АЧ наблюдались ниже 3.3 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹, в Северном и Норвежском морях были максимальные значения (до 12.0 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹), а в море Лабрадор колебались от 2 до 7 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹.

Летом при средней температуре 8.8°C (как и весной) и малой концентрации Хл-а в море Лабрадор значения АЧ в среднем были 3.7 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹, выше, чем весной. В северной части, у Исландии, среднее АЧ составляло 2.2 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹ при холодных водах с ТПО в среднем 4.7°C с низкой концентрации Хл-а. В Северном и Норвежском морях, при таких же температурных условиях и концентрации Хл-а как в море Лабрадор, значения АЧ были максимальны (6.2 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹).

Связь ТПО с Хл-а в этот период слабая ($r=0.22$ при $p=0.05$), концентрация Хл-а была довольно низкой при любой температуре (рис. 9). Связь АЧ с ТПО умеренная (табл. 4) и повторяет картину весны: $r=0.30$ при $p<0.01$ (рис. 10). С концентрацией Хл-а связи не было $r=-0.05$ при $p>0.1$.

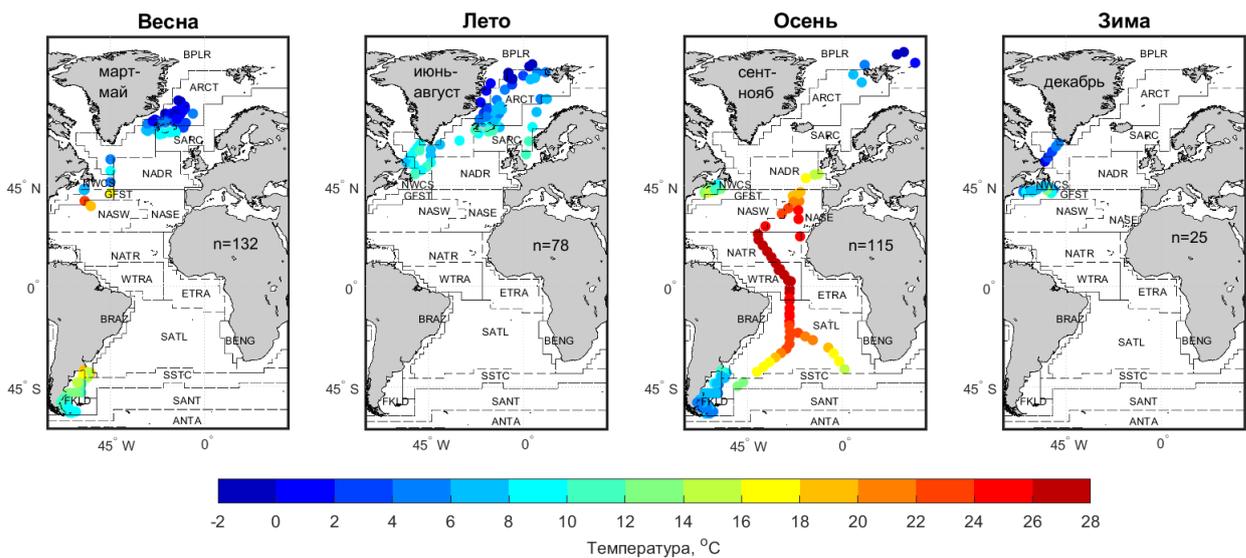


Рисунок 7. Пространственное распределение температуры поверхности океана в каждый сезон года

Осень

Станции, сделанные в осенний период ($n=115$), расположены вокруг Шпицбергена, у Новой Шотландии, половина значений приходилась на воды открытого океана (3 рейса АМТ) и порядка 40 точек – на шельф у Аргентины (рис. 7). Температура воды увеличивалась от высоких широт к низким: -0.7 до 28.9°C , в среднем $14.6 \pm 8.2^\circ\text{C}$ (табл. 3). В северной части ТПО не превышала 7°C , в провинции NWCS была в пределах $8-16^\circ\text{C}$, в открытой части океана были наиболее высокие температуры ($12.6-28.9^\circ\text{C}$), а у Фолклендских островов ТПО была не более 11°C . Концентрация Хл-а находилась в

пределах $0.03-19.5 \text{ мг м}^{-3}$, в среднем $1.1 \pm 2.2 \text{ мг м}^{-3}$, что гораздо выше, чем в летний период, но в два раза ниже весенних. В открытой части океана наименьшая концентрация Хл-а (ниже 1.2 мг м^{-3}), а также у берегов Новой Шотландии (рис. 8). На севере значения выше – в среднем 1.5 мг м^{-3} , и максимальные значения в провинции FKLD – в среднем 2.1 мг м^{-3} , отдельные значения превышали 10 мг м^{-3} . Значения АЧ осенью чуть ниже летних: $0.6-10 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, в среднем $2.4 \pm 2.1 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$. В северной части самые низкие значения – не более $1.8 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, что может быть связано с недостаточной освещенностью. В открытых водах значения были выше ($0.6-4.9 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), но в среднем невысокие – обратная ситуация, избыточная освещенность, подавляет фотосинтез, поэтому максимальные скорости низкие. По средним значениям АЧ наибольшее в NWCS – $6 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, при том, что максимальные отметки зафиксированы у Фолклендских островов (до $10 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$).

С сентября по ноябрь, при средней температуре в 13.6°C (выше весенне-летних) и малой концентрации Хл-а, у Новой Шотландии значения АЧ в среднем по океану были наибольшими ($6.0 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$). В северной части, у Шпицбергена, средняя величина АЧ составляла $1.1 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$ при холодных водах (в среднем 3°C) с низкой концентрацией Хл-а. В открытой части Атлантики была наименьшая концентрация Хл-а, максимально прогреты воды и невысокие значения АЧ. У аргентинского шельфа был наибольший разброс по значениям АЧ ($0.7-10 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) при наибольшей концентрации Хл-а и водах со средней ТПО в 7°C .

Связь Хл-а с ТПО умеренная ($r=-0.35$ при $p<0.01$), имела нелинейный характер (рис. 9). Связь АЧ с ТПО слабая и незначимая: $r=-0.12$ при $p>0.1$ (табл. 4), зафиксировано увеличение значений АЧ при $8-14^\circ\text{C}$ и снижение после 15°C (рис. 10). Связь АЧ с Хл-а не обнаружена ($r=0.05$ при $p>0.1$).

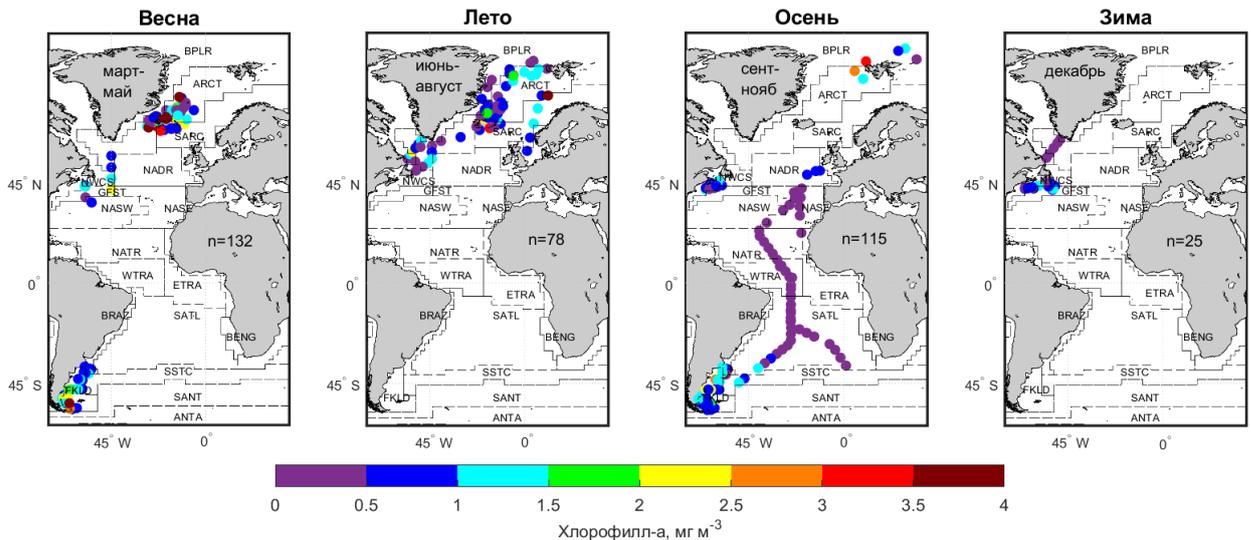


Рисунок 8. Пространственное распределение концентрации хлорофилла-а в каждый сезон года

Зима

Зимой ($n=25$) станции располагаются в море Лабрадор (5 станций) и на шельфе у Новой Шотландии (NWCS и GFST). Температура воды невысокая: от 0.4°C южнее Гренландии до 13.9°C в районе Гольфстрима (рис. 7), в среднем $6.9 \pm 2.8^{\circ}\text{C}$ (табл. 3). Концентрация Хл-а низкая: $0.1\text{--}2.7 \text{ мг м}^{-3}$, в среднем $0.7 \pm 0.6 \text{ мг м}^{-3}$, минимальная в этих районах за весь год (рис. 8). В Лабрадорском море значения Хл-а не превышали 0.4 мг м^{-3} , а южнее это было минимальной отметкой ($0.4\text{--}2.7 \text{ мг м}^{-3}$). Значения АЧ в этот период были в пределах $1.8\text{--}7.2 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, в среднем $3.9 \pm 1.2 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, и несмотря на то, что за все сезоны АЧ варьировалось меньше, среднее значение его оказалось максимально (табл. 2). В море Лабрадор значения были ниже (до $3 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), чем в районе южнее ($2.3\text{--}7.2 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$).

Зимой, при средней температуре в 3.3°C и низкой концентрации Хл-а, в море Лабрадор значения АЧ в среднем были $2.6 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$. Южнее, в провинциях NWCS и GFST, среднее значение АЧ составляло $4.2 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$ в прохладных водах с ТПО в среднем 7.8°C с низкой концентрацией Хл-а.

Связь ТПО с Хл-а в этот период выше, чем в остальное время года ($r=0.4$ при $p<0.05$), и можно предположить, что связь линейная – с увеличением ТПО увеличивался Хл-а (рис. 9). Среди всех времен года зимой связь АЧ с ТПО наиболее сильная (табл. 4): $r=0.82$ при $p<0.01$ и явно линейная – при большей ТПО значения АЧ выше (рис. 12). С концентрацией Хл-а связи не было $r=0.06$ при $p>0.1$.

Таблица 4. Зависимость ассимиляционного числа (P_m^B) от температуры поверхности океана (ТПО), концентрации хлорофилла-а (Хл-а) в разные сезоны года. Цветом выделены значимые коэффициенты корреляции

		ТПО и Хл-а		P_m^B и ТПО		P_m^B и Хл-а	
сезон	n	r	p-уровень	r	p-уровень	r	p-уровень
весна	132	-0.12	p>0.1	0.30	p<0.01	-0.05	p>0.1
лето	78	0.22	p=0.05	0.30	p<0.01	-0.05	p>0.1
осень	115	-0.35	p<0.01	-0.12	p>0.1	0.05	p>0.1
зима	25	0.43	p<0.05	0.82	p<0.01	0.06	p>0.1
поверхность	350	-0.22	p<0.01	0.02	p>0.1	0.01	p>0.1

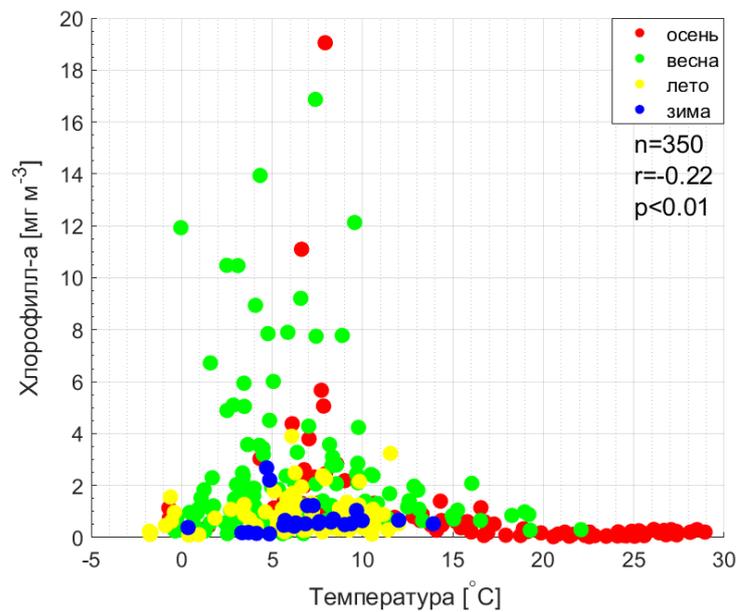


Рисунок 9. Связь температуры поверхности океана с концентрацией хлорофилла-а по сезонам

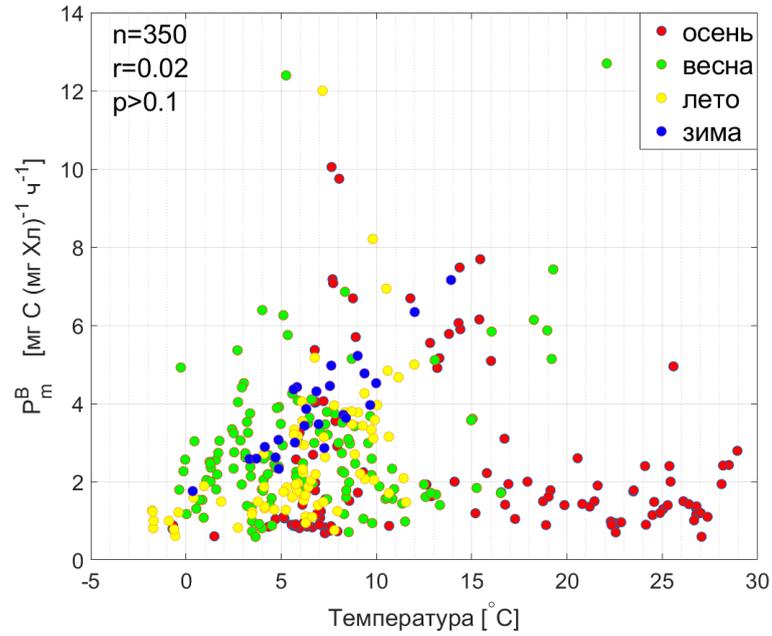


Рисунок 10. Связь ассимиляционного числа с температурой поверхности океана по сезонам

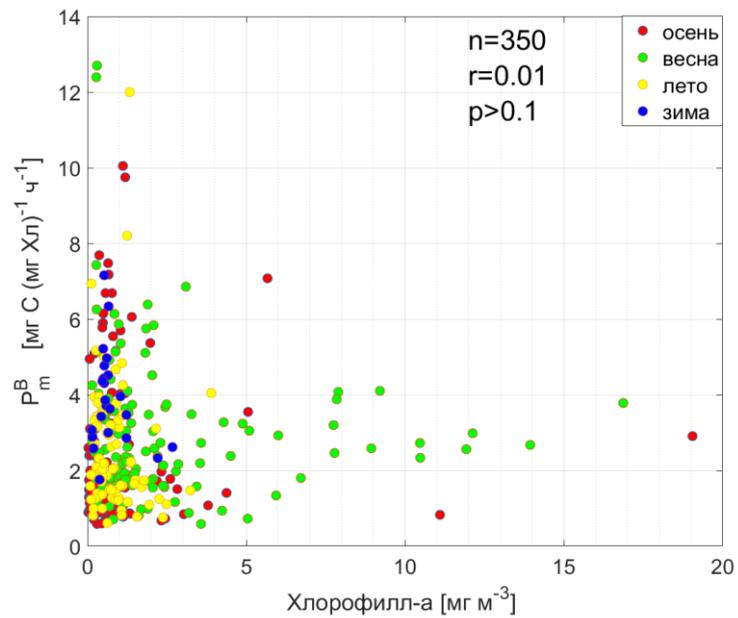


Рисунок 11. Связь ассимиляционного числа с концентрацией хлорофилла-а по сезонам

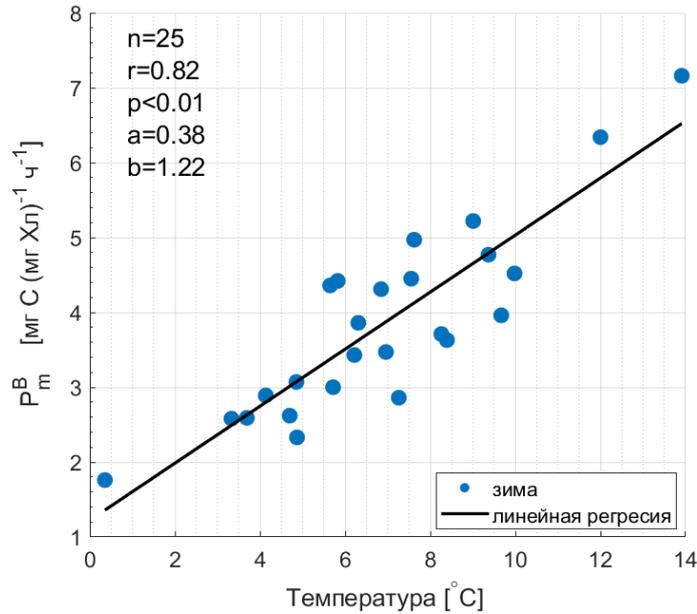


Рисунок 12. Связь ассимиляционного числа с температурой поверхности океана зимой (декабрь)

Деление по сезонам позволило проследить сезонную изменчивость АЧ, ТПО и Хл-а в исследуемой акватории. Несмотря на то, что в разные сезоны данных в одни и тех же районах не было, всё же можно проследить годовую изменчивость параметров в динамически активной зоне слияния Лабрадорского течения с Гольфстримом: на протяжении всего года там наблюдалась низкая концентрация Хл-а (1.1 мг м^{-3} в среднем), с небольшим повышением в период весеннего цветения. Температура воды в среднем повышалась с 7°C зимой до 8.8°C летом и была максимальна осенью (13.6°C). Средние значения АЧ также были максимальны осенью ($6.0 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), понижаясь к весне (до $3 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) и снова возрастая за лето. Из чего можно сделать вывод, что биомасса фитопланктона незначительно влияет на сезонные изменения АЧ (значимой связи не было ни в один сезон), тогда как максимальные значения АЧ приходятся на самое теплое время года в данной зоне (район 3 и 4).

В целом, для всей акватории можно заключить, что весной была наибольшая амплитуда значений АЧ ($0.6\text{-}12.7 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) при максимальной за весь год концентрации Хл-а – 2.9 мг м^{-3} (весенняя вспышка цветения, осенняя – в южном полушарии), ТПО в среднем была 6.5°C . В летнее время биомасса фитопланктона была значительно ниже (0.9 мг м^{-3}), также, несколько меньше, по сравнению с весной, были значения и АЧ и температуры. Осенью, при максимальной средней температуре воды (14.6°C) и концентрации Хл-а, немногим большей, чем весной, были минимальные значения АЧ за год по акватории ($2.4 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$). Тогда как в декабре, с минимальной биомассой фитопланктона (0.7 мг м^{-3}) и температуре порядка 6.9°C в среднем, были

максимальные средние значения АЧ ($3.8 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$). При этом, весной и летом была умеренная значимая связь АЧ с ТПО ($r=0.30$ при $p<0.01$), осенью связи не было (табл. 3), а зимой она была высокая ($r=0.82$ при $p<0.01$). То есть вывод о том, что при увеличении температуры воды возрастают значения АЧ можно делать только по отдельным районам или сезонам года.

Поскольку станции затрагивают как шельфовые зоны, так и воды открытого океана и по пространству охватывают широты от 60°ю.ш. до 85°с.ш. , а анализ зависимости АЧ от ТПО и Хл-а для всех станций не дал значимой связи, стоит рассмотреть отдельные районы Атлантического океана (см. раздел 1.5) для выявления региональной изменчивости АЧ под влиянием параметров среды и динамических факторов.

3.3 Зависимость ассимиляционного числа от температуры поверхности морской воды и концентрации хлорофилла-а в различных районах Атлантического океана

Данные были поделены по районам в соответствии с пространственным распределением станций (см. раздел 1.5). Статистические характеристики обозначены в таблице 5. Корреляционный анализ рассматриваемых параметров представлен в таблице 6.

Таблица 5. Статистические характеристики ассимиляционного числа (P_m^B), температуры поверхности океана (ТПО) и концентрации хлорофилла-а (Хл-а) в различных районах. МО – среднее значение, СКО – среднеквадратическое отклонение. Единицы измерения: P_m^B [мг С (мг Хл) $^{-1}$ ч $^{-1}$], ТПО [°С], Хл-а [мг м $^{-3}$]

	1, n=25			2, n=129			3, n=23		
	МО±СКО	мин	макс	МО±СКО	мин	макс	МО±СКО	мин	макс
P_m^B	1.21±0.40	0.60	1.89	2.76±1.44	0.76	12.39	3.41±0.79	1.76	5.17
ТПО	2.04±3.06	-1.78	7.31	5.31±2.84	-0.35	11.55	7.23±2.70	0.36	10.58
Хл-а	0.91±0.74	0.09	3.04	2.24±3.02	0.15	16.87	0.62±0.48	0.14	2.16
	4, n=47			5, n=14			6, n=15		
	МО±СКО	мин	макс	МО±СКО	мин	макс	МО±СКО	мин	макс
P_m^B	4.16±2.06	0.59	7.69	1.78±1.06	0.70	4.95	1.51±0.61	0.59	2.79
ТПО	9.21±4.51	3.44	19.28	20.97±3.50	15.19	25.58	27.16±0.96	25.28	28.94
Хл-а	1.20±1.22	0.13	5.94	0.25±0.21	0.05	0.61	0.21±0.08	0.10	0.31
	7, n=24			8, n=69					
	МО±СКО	мин	макс	МО±СКО	мин	макс			
P_m^B	1.58±0.55	0.89	3.10	2.33±2.10	0.68	10.05			
ТПО	20.25±3.9	12.62	25.43	8.93±3.26	4.70	19.19			
Хл-а	0.25±0.33	0.03	1.16	1.83±2.64	0.42	19.05			

Район 1

В данном районе станции расположены между Гренландией и Шпицбергом, а также несколько к северо-востоку от него (провинция BPLR). Данные за июнь-сентябрь (n=25). Район с самыми холодными водами (-1.8 до 7.3°C, в среднем 2.0°C) и невысокой концентрацией Хл-а (0.1-3.0 мг м $^{-3}$, в среднем 0.9 мг м $^{-3}$), в котором наблюдались минимальные значения АЧ по всей Атлантике (на основе рассматриваемых данных): менее 1.9 мг С (мг Хл) $^{-1}$ ч $^{-1}$ со средней величиной 1.21 мг С (мг Хл) $^{-1}$ ч $^{-1}$ (табл. 5). Значения АЧ выше у западного побережья Шпицбергена, где и воды чуть теплее, и концентрация Хл-а больше (рис. 3 и рис. 13). Здесь наблюдаются холодные воды с малой концентрацией Хл-а и низкими значениями АЧ, хотя в данный период (лето) для этого района характерна вегетация, поскольку поступает максимум солнечной радиации (Longhurst, 2007). Кроме того, в данной акватории была отмечена средняя значимая связь ТПО с Хл-а ($r=0.60$ при $p<0.01$), а также значимая умеренная связь АЧ с ТПО ($r=0.46$ при $p<0.05$).

Район 2

Район с самой высокой концентрацией станций, распределенных вокруг Исландии (рис. 3). Температура здесь выше, чем в северном районе (в среднем 5.3°C), и хорошо заметно (рис. 13), что у южного берега Исландии ТПО значительно выше (около $9-10^{\circ}\text{C}$) – проходит теплое течение Ирменгера. По средней концентрации Хл-а (2.2 мг м^{-3}), у этого района наибольшая биомасса фитопланктона (табл. 5), максимальные концентрации до 16.9 мг м^{-3} . Наибольшие значения АЧ приходились на воды к западу от Исландии, в среднем по району $2.8 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, и здесь наблюдались его максимальные значения ($12.4 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$). Станции были выполнены в период с апреля по август, и, по-видимому, захватили пик цветения и его спад: максимальный приток солнечной радиации, широкий диапазон концентраций Хл-а. Это, скорее всего, стало причиной отсутствия значимых связей между всеми рассматриваемыми параметрами (рис. 14, табл. 6). Также, район довольно динамически активный: смешение теплых атлантических вод с водами Арктики, циклонический субполярный круговорот.

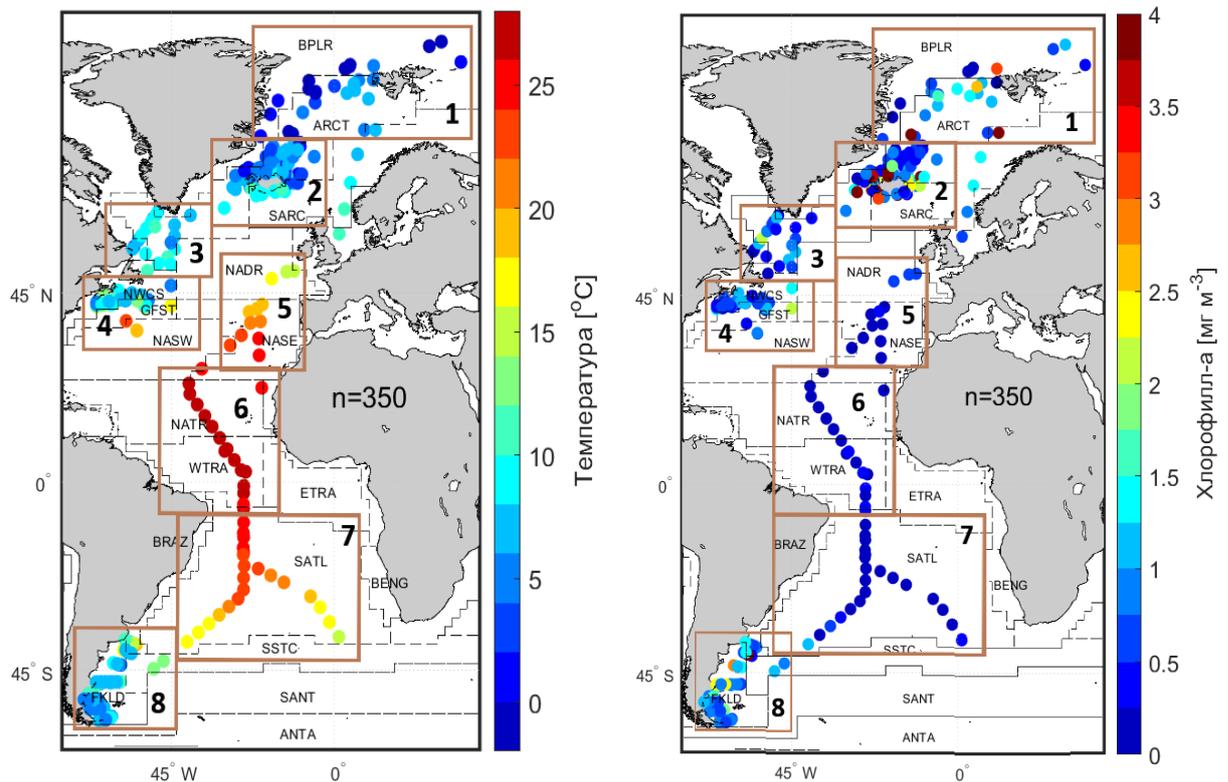


Рисунок 13. Пространственное распределение температуры поверхности океана (слева) и концентрации Хл-а (справа) по районам

Район 3

В данном районе станции располагались в море Лабрадор, к северу от Ньюфаундленской банки: юг провинций BPLR и ARCT. Измерения проводились в июле ($n=23$). Этот район относится к тройке самых холодных: воды с температурами $0.4-10.6^{\circ}\text{C}$,

в среднем 7.2°C и невысокой концентрацией Хл-а ($0.1\text{-}2.6\text{ мг м}^{-3}$, в среднем 0.6 мг м^{-3} , что ниже, чем в районе 1). После района 4 данный район второй по величине АЧ – в пределах $1.8\text{-}5.2\text{ мг С (мг Хл)}^{-1}\text{ ч}^{-1}$, в среднем $3.4\pm 0.8\text{ мг С (мг Хл)}^{-1}\text{ ч}^{-1}$ (табл. 5). Значения АЧ были выше вблизи Ньюфаундленской банки, где воды более прогреты, а вот концентрация Хл-а ниже средних (рис. 3 и рис. 13). В целом, прохладные воды с невысокой концентрацией Хл-а, где фитопланктон имел высокие скорости фотосинтеза, и в этот период вегетация должна была достигать своего пика (Longhurst, 2007). В данной акватории отмечена средняя значимая связь ТПО с Хл-а ($r=0.50$ при $p<0.01$), а также средняя связь АЧ с ТПО ($r=0.67$ при $p<0.05$).

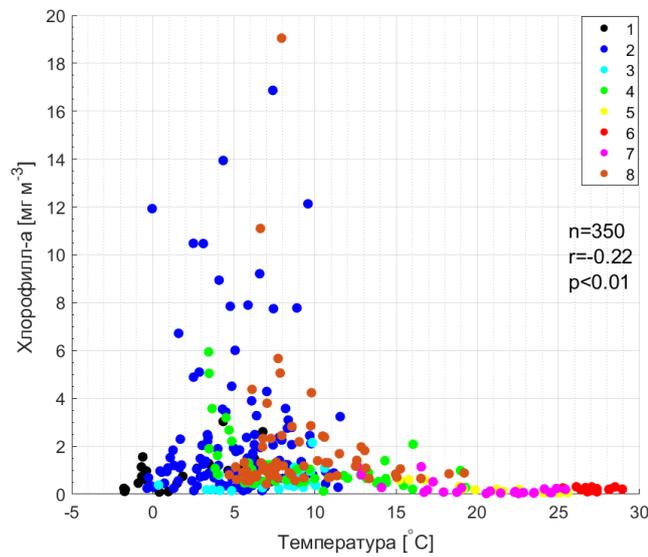


Рисунок 14. Связь температуры поверхности океана с концентрацией хлорофилла-а по районам

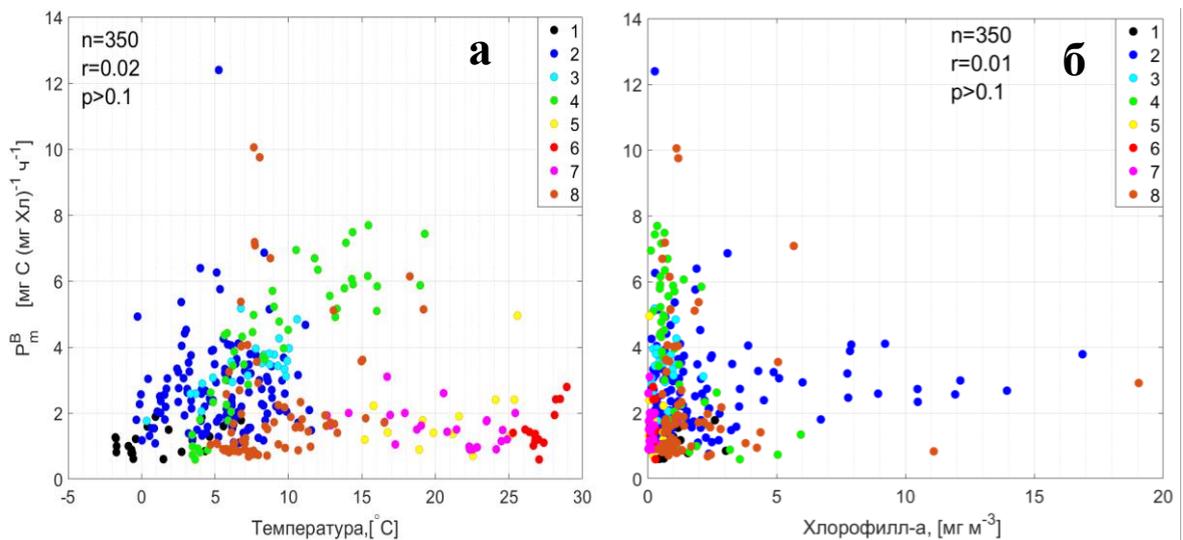


Рисунок 15. Связь ассимиляционного числа с температурой воды (а) и концентрацией хлорофилла-а (б) по районам

Район 4

Динамический район, наиболее продуктивный в Северной Атлантике (Longhurst, 2007). Данные ($n=47$) затрагивали как осенний период (октябрь-декабрь), так и весенний (апрель-май). Температура здесь умеренная, выше чем в море Лабрадор (в среднем 9.2°C), и увеличивалась в сторону открытых вод провинции GFST (рис. 13), где у материка происходит смешение холодных вод Лабрадорского течения с Гольфстримом. По биомассе фитопланктона это один из высокопродуктивных районов (табл. 5), хотя концентрации были менее 6 мг м^{-3} , но в среднем – 1.2 мг м^{-3} , что соответствует действительности, поскольку пик цветения в данной области приходится обычно на апрель (Longhurst, 2007). При этом, здесь были зарегистрированы самые высокие значения АЧ в среднем по району – $4.2 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, и этот параметр имел сильную связь с ТПО ($r=0.86$ при $p<0.01$), а также среднюю связь с Хл-а ($r=-0.61$ при $p<0.01$). Однако, и в первом и во втором случае связь не линейна (рис. 16): если до 10°C еще можно выделить линейный участок, то при температуре выше связь перестает быть линейной, а распределение по Хл-а носит экспоненциальный характер. Это еще один район, где была отмечена умеренная связь ТПО с Хл-а: $r=-0.47$ при $p<0.01$ (табл. 6).

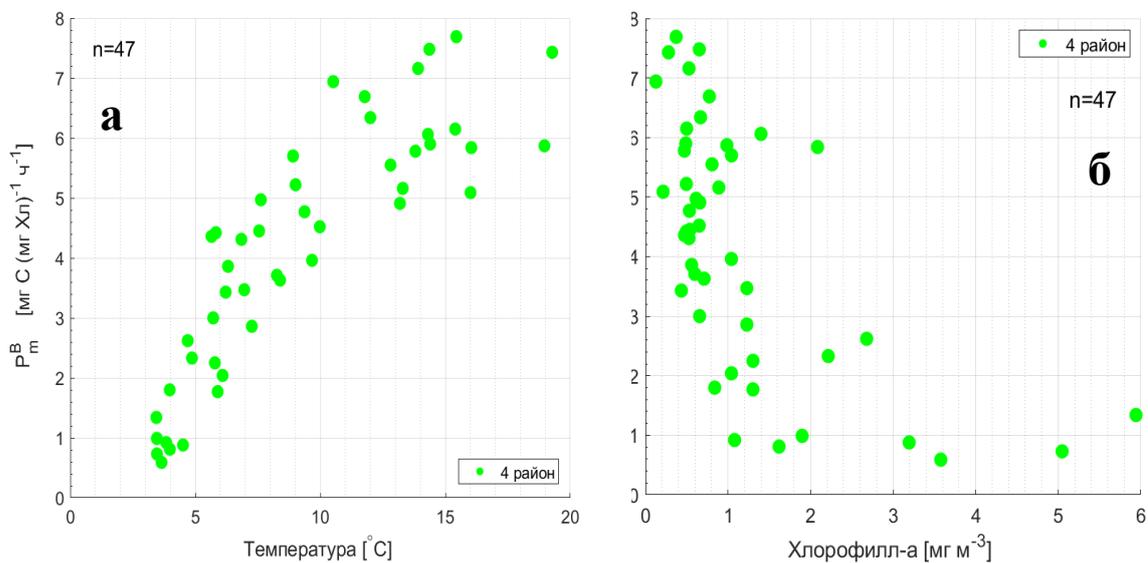


Рисунок 16. Связь ассимиляционного числа с температурой воды (а) и концентрацией хлорофилла-а (б) в районе 4

Район 5

В данном районе станции располагались в провинциях NADR и NASE: к юго-востоку от Ирландии до Азорских островов (рис. 13). Данные за сентябрь-октябрь ($n=14$). Станции относились к открытой части океана – температура увеличивалась с уменьшением широты (в среднем $20.9 \pm 3.5^{\circ}\text{C}$) и воды с весьма низкой концентрацией Хл-а (менее 0.6 мг

м⁻³, в среднем 0.2 мг м⁻³). Значения АЧ невысокие (до 5 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹, в среднем 1.8 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹). Что примечательно, это район, где наблюдалась сильная обратная связь ТПО с Хл-а ($r=-0.92$ при $p<0.01$), а с АЧ значимой связи не было ни с одним из этих параметров (табл. 6).

Таблица 6. Зависимость ассимиляционного числа (P_m^B) от температуры воды (ТПО), концентрации хлорофилла-а (Хл-а) по районам. Цветом выделены значимые коэффициенты корреляции

район	n	ТПО и Хл-а		P_m^B и ТПО		P_m^B и Хл-а	
		r	p-уровень	r	p-уровень	r	p-уровень
1	25	0.60	p<0.01	0.46	p<0.05	-0.07	p>0.1
2	129	0.01	p>0.1	0.04	p>0.1	0.06	p>0.1
3	23	0.54	p<0.01	0.67	p<0.01	0.17	p>0.1
4	47	-0.47	p<0.01	0.86	p<0.01	-0.61	p<0.01
5	14	-0.92	p<0.01	0.32	p>0.1	-0.33	p>0.1
6	15	-0.05	p>0.1	0.35	p>0.1	0.17	p>0.1
7	24	-0.49	p<0.05	-0.42	p<0.05	0.08	p>0.1
8	69	-0.09	p>0.1	0.19	p>0.1	0.02	p>0.1
поверхность	350	-0.22	p<0.01	0.02	p>0.1	0.01	p>0.1

Район 6

В данном районе станции приходились на провинции NATR и WTRA: субэкваториальная и экваториальная зона (рис. 13). Данные, как и в районе 5, за осенний период (октябрь-ноябрь, n=15). Это акватория с самыми жаркими водами (25-29°C), самой низкой концентрацией Хл-а (менее 0.31 мг м⁻³, в среднем 0.21 мг м⁻³) и минимальными значениями АЧ: до 2.8 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹, в среднем 1.51 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹ (табл. 5). Значимой связи не было выявлено ни с одним из параметров (табл. 6).

Район 7

Станции этого района относятся к провинции SATL – южный тропический круговорот (рис. 3), и вновь это осенние данные (октябрь-ноябрь, n=24). Температура воды понижалась с 25°C до 13°C к югу (в среднем 20.2°C), зеркально отражая район 5 (рис. 13), воды также с низким содержанием Хл-а (в среднем 0.25 мг м⁻³). Значения АЧ выше, чем в районах 5 и 6, но в среднем невысокие (1.6 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹). Наблюдалась умеренная обратная связь ТПО с Хл-а ($r=-0.49$ при $p<0.05$) и с АЧ ($r=-0.42$ при $p<0.05$) – единственный район, где была обратная связь ТПО с АЧ (табл. 6).

В целом, для вод открытой части Атлантического океана (районы 5-7) характерны: высокая температура вод (более 20°C) и низкая концентрация Хл-а (менее 1.2 мг м⁻³) –

«пустыни» в океане (Моисеев, 1989; Монин, 1977). Все станции в этих районах были выполнены в осеннее время (сентябрь-ноябрь), когда в северном полушарии осеннее цветение уже закончилось, а в южном весеннее еще не началось. Фитопланктон в этих водах имел низкие максимальные скорости фотосинтеза ($0-5 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, в среднем $1.6 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$). Здесь прослеживается значимая связь ТПО с Хл-а (район 5,7), а вот температурная зависимость АЧ была лишь в районе 6. Это может говорить о том, что в тропических водах, при круглогодично высокой освещенности, излишне теплых водах и низкой биомассе, происходит замедление фотосинтеза (невысокие значения АЧ) (Raven, Geider, 1988; Sathyendranath et al., 2009).

Район 8

В данном районе станции расположены в шельфовой области у Аргентины и Фолклендских островов: провинции BRAZ и FKLD (рис. 3). Данные представлены за март, сентябрь и октябрь, 69 станций. Температура умеренная, с широким диапазоном изменчивости: от 4.7 до 19.2°C , в среднем $8.9 \pm 3.3^\circ\text{C}$, в северной части более теплые – доходит ветвь Бразильского течения (рис. 13). По средней концентрации Хл-а (1.8 мг м^{-3}) это второй по биомассе район (после района 2), и здесь зафиксировано максимальное значение Хл-а по Атлантике: 19.0 мг м^{-3} (табл. 5). На большей площади акватории значения АЧ низкие (до $2 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), но в среднем выходит $2.3 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, поскольку встречались единичные высокие значения в северной части района (до $10 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$). Так как измерения были выполнены как весной, так и осенью южного полушария, то сложно сказать, был ли захвачен период вегетации – для данного района пик достигается к январю и спадает в апреле (Longhurst, 2007). В любом случае, значимых связей между параметрами не было (рис.15, табл. 6).

При рассмотрении акватории Атлантического океана по конкретным районам можно установить некие закономерности пространственной изменчивости АЧ: в северных холодных водах (район 1) в летний период при средней концентрации Хл-а (0.9 мг м^{-3}) были самые минимальные значения АЧ (до $1.9 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$, пико-фитопланктон (Longhurst, 2007)), но при этом была умеренная связь этого параметра с ТПО. С продвижением на юг (район 2), воды становились теплее, Хл-а менялся в широком диапазоне ($0-16.9 \text{ мг м}^{-3}$), значения АЧ были довольно высоки (в среднем $2.8 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), а господствующим видом фитопланктона являются кокколитофориды (Longhurst, 2007). Однако, корреляции АЧ ни с одним из параметров не наблюдалось, тогда как в районе 3 была средняя связь АЧ с ТПО ($r=0.67$ при $p<0.05$) при том, что воды там теплее, значения АЧ выше, биомасса фитопланктона была средняя и представлена диатомовыми водорослями и динофлагеллятами, а измерения попали на пик цветения (июль). Район 4, где была отмечена

сильная связь АЧ с ТПО и умеренная с Хл-а (0.86 и -0.61, соответственно), характеризуется умеренно теплыми водами со средней концентрацией Хл-а (1.2 мг м^{-3}) и максимальными средними значениями АЧ ($4.2 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), а измерения, вероятно, попали в оба пика цветения фитопланктона (диатомовые водоросли). Воды открытого океана (районы 5-7) были с высокой температурой воды (более 20°C), низкой концентрацией Хл-а (менее 1.2 мг м^{-3}), и имели высокую связь Хл-а с ТПО, а также малые значения АЧ (в среднем $1.6 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), связь которого с ТПО была только в районе 7. Диатомовые водоросли и цианобактерии встречаются во всех трех районах (Longhurst, 2007), а измерения были выполнены в сентябре-ноябре, не затрагивая периоды цветения. В самой южной зоне (район 8), при высокой биомассе, представленной диатомовыми водорослями, и умеренной температуре (8.9°C) значения АЧ были невысокими (среднее $2.3 \text{ мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), однако связи с параметрами среды обнаружено не было – измерения не затронули ни один вегетационный срок.

3.4 Разработка алгоритмов восстановления ассимиляционного числа по сезонам

В ходе работы, для тестовой выборки были подобраны температурные алгоритмы восстановления АЧ для сезонов (лето, зима), где наблюдались значимые связи между АЧ и ТПО (рис. 5). Статистические характеристики и связь АЧ с ТПО по сезонам обозначены в таблице 7, в таблице 8 представлены сами алгоритмы и точность их восстановления.

Таблица 7. Статистические характеристики ассимиляционного числа (P_m^B), температуры поверхности океана (ТПО) с разделением по сезонам тестовой выборки. Единицы измерения: P_m^B [мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹], ТПО [°С]

	n	параметр	МО	СКО	мин	макс	P_m^B и ТПО (<i>r</i> и <i>p</i> -уровень)
Лето	64	P_m^B	2.98	2.63	0.42	12.24	0.84 (p<0.01)
		ТПО	4.55	5.32	-1.30	18.24	
Зима	26	P_m^B	3.01	1.40	1.68	7.84	0.48 (p<0.01)
		ТПО	5.70	2.88	0.36	9.55	
Поверхность	326	P_m^B	3.26	2.38	0.42	12.24	0.67 (p<0.01)
		ТПО	5.66	4.65	-1.30	18.24	

Статистические характеристики параметров по сезонам тестовой выборки практически повторяют оценки по основному набору данных (табл. 3, табл. 7). Связь АЧ с температурой оказалась сильной в летний период ($r=0.84$ при $p<0.01$), тогда как на большей выборке была умеренной ($r=0.30$ при $p<0.01$). В зимние месяцы, напротив, корреляция снизилась по данным тестовой выборки (табл. 4, табл. 7): $r=0.48$ ($p<0.01$), на основной – $r=0.82$ ($p<0.01$). Статистические оценки всех станций тестовой выборки показали среднее значение АЧ несколько выше, чем по основной выборке: 3.26 против 2.70 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹, пределы изменчивости остались те же (табл. 2, табл. 7). Среднее значение ТПО по тестовому ряду ниже (5.66°С), поскольку в этом ряду данных отсутствовали станции в открытых тропических и экваториальных водах Атлантического океана, с температурой выше 20°С. Что примечательно, основная масса точек тестовой выборки – в водах северного полушария, где была обнаружена средняя связь АЧ с ТПО: $r=0.67$ ($p<0.01$) (табл. 7), тогда как по основной выборке значимой связи обнаружено не было (табл. 4).

Одной из простейших форм, которой можно описать зависимость АЧ от ТПО является линейное уравнение первого порядка (табл. 8). Судя по диаграммам рассеяния, им можно попробовать аппроксимировать данную связь в рассматриваемые сезоны (рис. 17): летом АЧ практически линейно увеличивалось с повышением температуры воды, в зимний период, при температуре более 8°С, АЧ имело широкий диапазон изменчивости.

Таблица 8. Подобранные сезонные эмпирические алгоритмы восстановления ассимиляционного числа. Точность алгоритма выражается через коэффициент детерминации (r^2). P_m^B – ассимиляционное число, T – температура поверхности океана

Сезон	Алгоритм	Точность алгоритма r^2
Лето, n=64	$P_m^B = 0.28 \cdot T + 1.26$	0.70
Зима, n=26	$P_m^B = 0.14 \cdot T + 1.98$	0.23

При сравнении модельных оценок с исходными данными (калибровка алгоритма) была определена точность предложенных алгоритмов (коэффициент детерминации), показывающая, какой процент от исходной выборки описывает алгоритм (табл. 8). По линии линейной регрессии можно установить соответствие модельных оценок *in situ* данным. Чем ближе линия регрессии к линии равенства оценок, тем лучше алгоритм описывает процесс. Отклонение описывается коэффициентами линейной регрессии (a и b): при равенстве линий a будет стремиться к 1, а b к нулю.

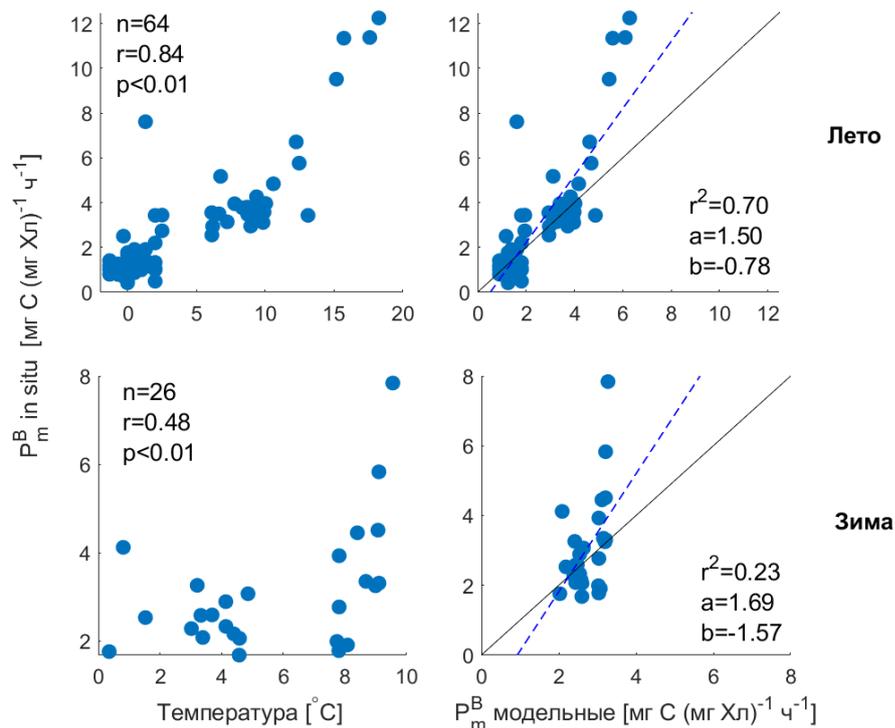


Рисунок 17. Диаграммы рассеяния по сезонам: слева - зависимость *in situ* величин ассимиляционного числа от температуры воды, справа – сравнение модельных оценок с *in situ* данными. Сплошная линия – линия соответствия, пунктирная – линия линейной регрессии

Алгоритм, подобранный для лета, довольно хорошо описывает исходный ряд – 70% от тестовой выборки (табл. 8). Линия линейной регрессии выше линии соответствия, что

говорит о завышении алгоритмом *in situ* данных (рис. 17). Зимний алгоритм описывает лишь 23% тестового ряда – довольно низкое соответствие. Предположительно, температура в этот сезон – не единственный лимитирующий фактор, который стоит учитывать в модели АЧ. К сожалению, в отсутствии данных по другим параметрам, попробуем проверить полученный алгоритм на основной выборке.

3.5 Разработка алгоритмов восстановления ассимиляционного числа по районам

Кроме сезонных были подобраны региональные температурные алгоритмы восстановления АЧ (районы 1, 3 и 4), где наблюдались значимые связи между АЧ и ТПО и имелись данные по тестовой выборке (рис. 5). Статистические характеристики и связь АЧ с ТПО по районам обозначены в таблице 9, в таблице 10 представлены уравнения и точность алгоритмов.

Таблица 9. Статистические характеристики ассимиляционного числа (P_m^B), температуры поверхности океана (ТПО) с разделением по районам тестовой выборки. Единицы измерения: P_m^B [мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹], ТПО [°С]

	1, n=37			3, n=34			4, n=53		
	МО	мин	макс	МО	мин	макс	МО	мин	макс
P_m^B	1.57±1.25	0.42	7.61	3.47±0.79	1.81	5.71	4.37±2.78	1.30	12.20
ТПО	0.49±1.15	-1.30	2.50	7.07±2.75	0.30	11.54	8.63±3.70	0.81	18.24
P_m^B и ТПО (r)	0.36 (p<0.05)			0.61 (p<0.01)			0.54 (p<0.01)		

По статистическим характеристика параметров небольшое отличие от основного ряда данных имел район 1, где по тестовой выборке среднее значение АЧ несколько выше (на 0.3 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹) и диапазон его шире: от 0.42 до 7.61 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹ (табл. 5, табл. 9). Температура воды была в узком диапазоне, поэтому ее среднее значение по тестовому ряду меньше (0.49°С). По тестовой выборке средние значения АЧ и ТПО района 3 отличались от средних основного ряда на сотые доли единиц измерения. Диапазон изменчивости АЧ в районе 4 по тестовому ряду был шире – 1.3-12.2 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹, а температура чуть ниже, когда по основному ряду данных значения АЧ были ниже 7.69 мг С (мг Хл)⁻¹ ч⁻¹, а средняя температура порядка 9.2°С (табл. 5, табл. 9).

Таблица 10. Подобранные региональные эмпирические алгоритмы восстановления ассимиляционного числа. Точность алгоритма выражается через коэффициент детерминации (r^2). P_m^B – ассимиляционное число, T – температура поверхности океана

Район	Алгоритм	Точность алгоритма r^2
Район 1, n=37	$P_m^B = 0.06 \cdot T + 1.08$	0.13
Район 3, n=34	$P_m^B = 0.21 \cdot T + 1.82$	0.37
Район 4, n=53	$P_m^B = 0.39 \cdot T + 0.48$	0.29

Во все трех рассматриваемых районах связь АЧ с ТПО оказалась на тестовой выборке слабее, чем по основной (табл. 6, табл. 9). Близкое значение вышло только в районе 3 ($r=0.61$ при $p<0.01$), где наблюдалось линейное увеличение АЧ с повышением температуры воды (рис. 18). В районе 1 на каждый градус узкого диапазона температур представлено несколько вариаций АЧ, а в районе 4 при температуре 8-11°C АЧ имело хаотичное распределение значений (рис. 18).

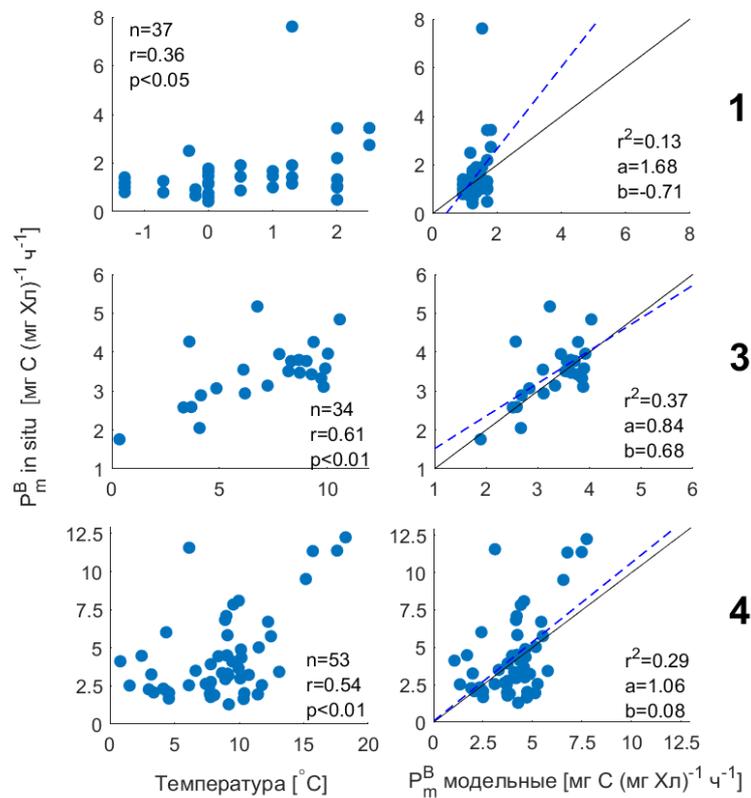


Рисунок 18. Диаграммы рассеяния по районам: слева - зависимость *in situ* ассимиляционного числа от температуры воды, справа – сравнение модельных оценок с *in situ* данными. Сплошная линия – линия соответствия, пунктирная – линия линейной регрессии

Для описания этой связи также была выбрана форма линейного уравнения, коэффициенты для каждого района и точность алгоритма указаны в таблице 10. Наибольшее отклонение от *in situ* данных показал алгоритм для района 1 – линия линейной регрессии отклонена под большим углом от линии соответствия, чем для других районов, и находилась выше нее, что говорит о завышении исходных оценок (рис. 18). Алгоритм для района 3 имел наибольшую точность, из рассматриваемых – 37%, угол отклонения линии регрессии невелик, но он больше, чем по диаграмме рассеяния района 4, где линии практически совпали: коэффициент a стремится к 1 (1.06), b к 0 (0.08), при точности алгоритма в 23%. Осталось проверить полученные алгоритмы на основном наборе данных ($n=350$), применяя их для соответствующих районов Атлантического океана.

3.6 Валидация температурных алгоритмов восстановления ассимиляционного числа по сезонам

Кроме полученных алгоритмов (табл. 8, 10) в данной работе была проведена валидация нескольких температурных алгоритмов восстановления АЧ (уравнения 2.1-2.3), а также функции, учитывающей совместное влияние температуры и концентрации Хл-а (уравнение 2.4). Данные алгоритмы и их точность приведены в разделе 2.2. Для удобства введены обозначения алгоритмов: *BF* – Behrenfeld and Falkowski, 1997a; *BB* – Balch et al, 1992; *M* – Megard, 1972; *MY-21* – Малышева, Лобанова, 2021; *MY-22* – подобранный алгоритм.

Визуализация статистической связи между модельными и *in situ* данными АЧ представлена в виде диаграмм Тейлора (рис. 19), в которых учитывается коэффициент корреляции Пирсона (r), среднеквадратическое отклонение (СКО, *Standard Deviation*) и центрированная среднеквадратическая ошибка (ЦСКО, *RMSD*).

В данном разделе рассмотрены алгоритмы для летнего и зимнего наборов данных, по районам – в следующем. Статистические оценки алгоритмов представлены в таблицах 11 и 12. При длине выборки менее 30 значений, связь оценивалась по коэффициенту корреляции Спирмена. Цветом выделены величины статистик, отражающие наилучшее соответствие *in situ* АЧ: максимально близкие к значениям СКО исходного ряда, наибольший r и наименьшие значения ЦСКО, АСКО, СО и АПО.

В летний сезон все алгоритмы «работают» на среднем уровне (табл. 11) – при значимой связи ($p<0.01$) связь модельных оценок с *in situ* умеренная (0.41-0.49), близкое к исходному СКО только *BB*, а наименьшее отклонение имел алгоритм *M* (АПО=36%). Наибольшее соответствие у выбранного алгоритма (*MY-22*): хотя модельные значения на 58% отличаются от исходных, но наибольший r (0.49), минимальные СО (0.42), ЦСКО

(1.56) и АСКО (1.61). Минимальный угол отклонения линия линейной регрессии от линии соответствия показали алгоритмы *MY-22* и *BF* (рис. 20).

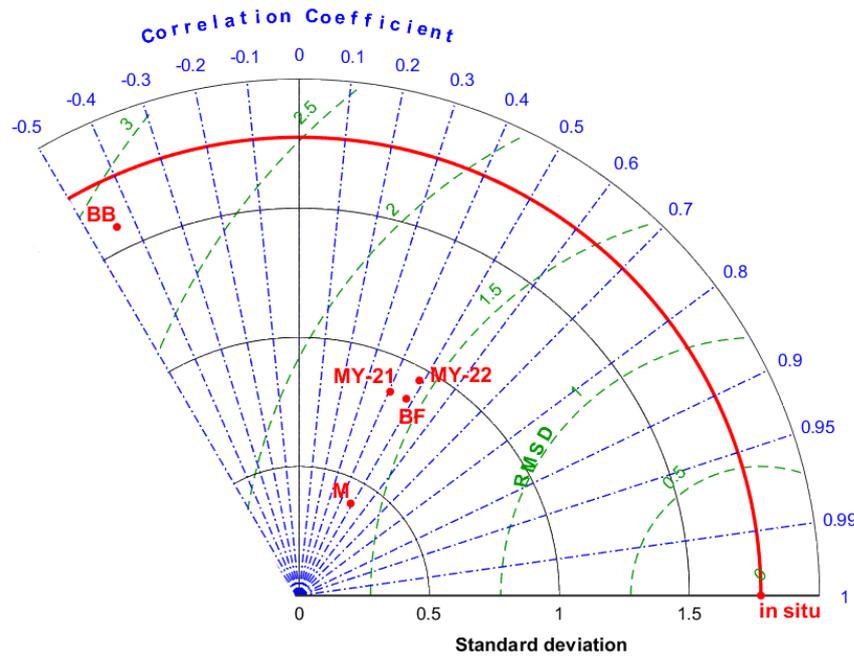


Рисунок 19. Диаграмма Тейлора по модельным и *in situ* значениям ассимиляционного числа $[\text{мг С} (\text{мг Хл})^{-1} \text{ч}^{-1}]$ в летний период, $n=78$. Пунктирные синие линии с точкой – r , сплошные дуги – СКО, пунктирные зеленые линии – ЦСКО

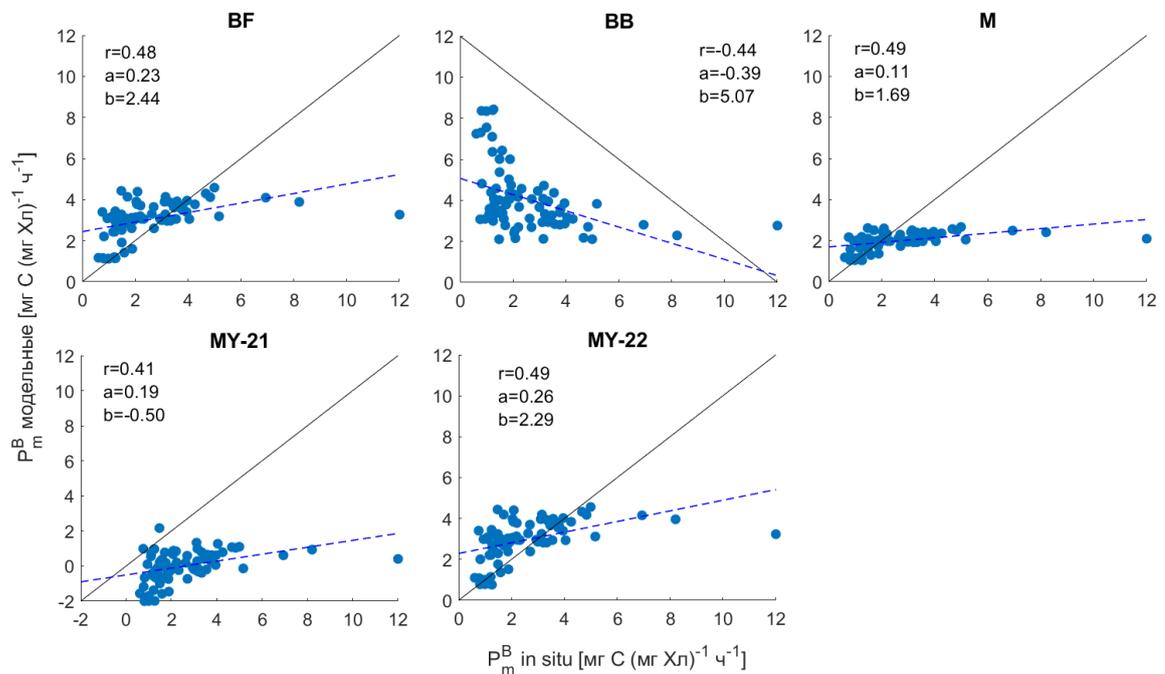


Рисунок 20. Диаграммы рассеяния модельных и *in situ* значений АЧ для летнего периода, $n=78$. Сплошная линия – линия соответствия, пунктирная – линия линейной регрессии

Зимой все алгоритмы, за исключением *MY-21*, имели сильную связь между модельными и *in situ* значениями (0.82), однако подобранный алгоритм (*MY-22*) показал

наибольшее соответствие: на 13% отличается от *in situ* данных и имеет наиболее близкое значение СКО (1.10), минимальную СО (0.11) и минимальные ЦСКО (0.59) и АСКО (0.69). У алгоритма *BF* значения данных характеристик чуть выше (табл. 11), но, в отличие от *MY-22*, он занижает *in situ* данные (СО=-0.62), хотя на диаграмме рассеяния (рис. 22) он имеет минимальный из представленных угол отклонения линии регрессии от линии соответствия.

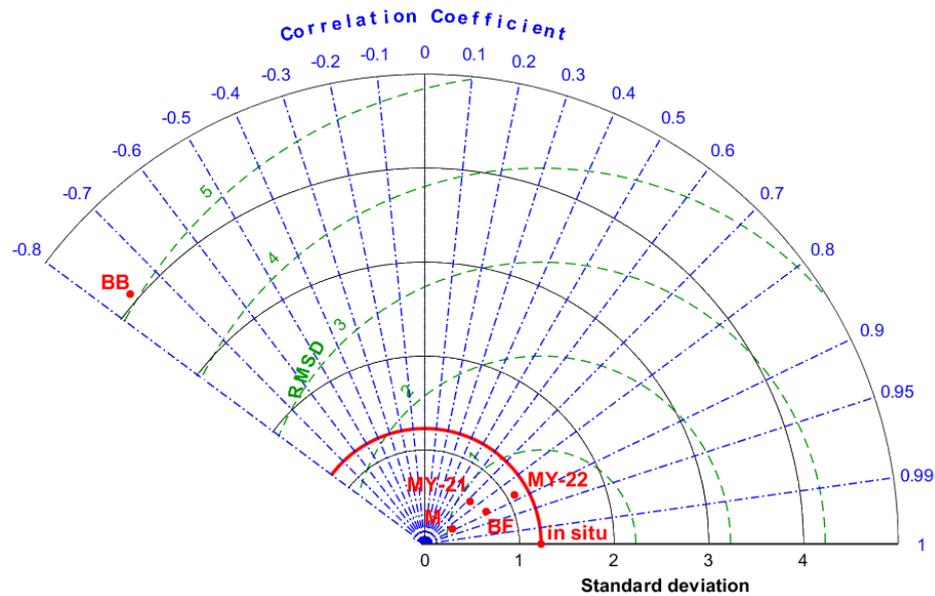


Рисунок 21. Диаграмма Тейлора по модельным и *in situ* значениям ассимиляционного числа $[\text{мг С} (\text{мг Хл})^{-1} \text{ч}^{-1}]$ в зимний период, $n=25$. Пунктирные синие линии с точкой – r , сплошные дуги – СКО, пунктирные зеленые линии – ЦСКО

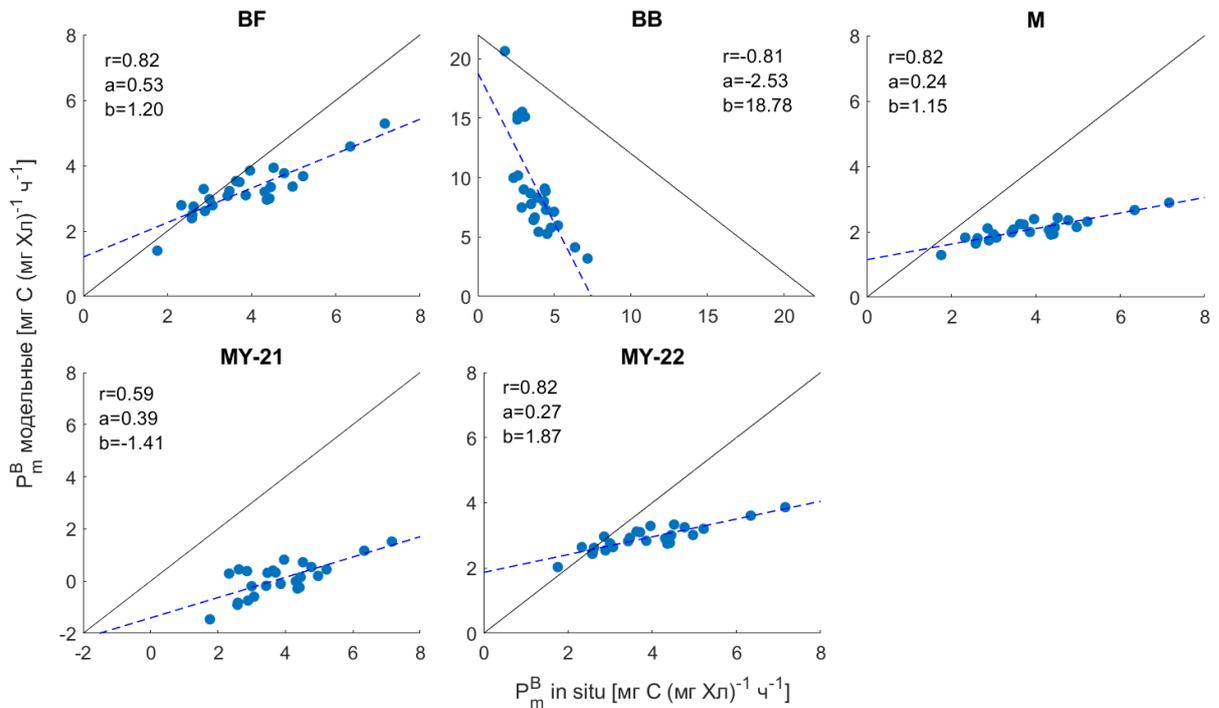


Рисунок 22. Диаграммы рассеяния модельных и *in situ* значений АЧ для зимнего периода, $n=25$. Сплошная линия – линия соответствия, пунктирная – линия линейной регрессии

Алгоритм *BB*, как и летом, имел максимальное значение ЦСКО (5.09) и сильно завысил *in situ* данные АЧ, а линия линейной регрессии составила наибольший угол отклонения от линии соответствия (рис. 22). Линейные температурные алгоритмы (*M* и *MY-22*) оказались со схожим распределением точек на диаграмме рассеяния, однако *M* восстановил более низкие оценки АЧ (СО=-1.76).

Таблица 11. Оценка статистической связи между модельными и *in situ* значениями ассимиляционного числа (P^B_m) для сезонов. Единицы измерения: СКО, ЦСКО, АСКО и СО в $[мг С (мг Хл)^{-1} ч^{-1}]$. Цветом выделены наиболее значимые величины статистик

	СКО	r	p-уровень	ЦСКО	АСКО	СО	АПО,%
<i>in situ</i> P^B_m	1.90	Лето, n=78					
<i>BF</i>	0.87	0.48	p<0.01	1.56	1.64	0.50	61
<i>BB</i>	1.60	-0.44	p<0.01	2.86	3.25	1.55	170
<i>M</i>	0.41	0.49	p<0.01	1.62	1.71	-0.55	36
<i>MY-21</i>	0.87	0.41	p<0.01	1.63	3.01	-2.53	116
<i>MY-22</i>	0.96	0.49	p<0.01	1.56	1.61	0.42	58
<i>in situ</i> P^B_m	1.25	Зима, n=25					
<i>BF</i>	0.75	0.82	p<0.01	0.68	0.92	-0.62	16
<i>BB</i>	4.18	-0.81	p<0.01	5.09	7.26	5.18	199
<i>M</i>	0.34	0.82	p<0.01	0.95	2.02	-1.76	43
<i>MY-21</i>	0.67	0.59	p<0.01	0.88	3.87	-3.76	102
<i>MY-22</i>	1.10	0.82	p<0.01	0.59	0.69	0.11	13

Температурные условия и биомасса фитопланктона были весьма похожи в летний и зимний периоды (табл. 4), однако значения АЧ выше зимой по средней оценке. В эти сезоны года была отмечена значимая связь АЧ с ТПО и проведена валидация температурных алгоритмов: по диаграммам рассеяния и Тейлора (рис. 19-22) можно сделать вывод, что *MY-22* лучше соответствовал *in situ* АЧ для летнего и зимнего периодов, на фоне остальных алгоритмов: ЦСКО меньше, линии линейной регрессии на меньший угол отклонялись от линии соответствия, в среднем, алгоритм завывшал *in situ* значения. Алгоритм *BF* вошел в тройку моделей с наилучшим соответствием *in situ* данным, но его оценки имели большее отклонение, чем у *MY-22* (табл. 11). Бросается в глаза (рис. 19, 21) отдаление *BB* от нулевой ЦСКО, что подтверждают высокие значения АПО (170 и 199%) – сильное отклонение от *in situ* данных, с которыми восстановленный ряд имел отрицательную корреляцию. Алгоритм *M*, в отличие от *MY-22*, в оба периода занижал *in situ* АЧ (отрицательные значения СО). Восстановление по *MY-21* не дало высоких результатов в оба периода – имелись отрицательные значения АЧ, чего быть не может, поскольку это оценки максимальной удельной скорости фотосинтеза. К тому же, у *MY-21* высокие значения АПО (116 и 102%). Стоит добавить, что для лета также подходит алгоритм *M*, а для зимы – *BF*, так как в эти периоды их статистические оценки немногим превысили оценки *MY-22*.

3.7 Валидация температурных алгоритмов восстановления ассимиляционного числа по районам

В данном разделе рассмотрены алгоритмы восстановления АЧ для трех районов Атлантического океана (1, 3 и 4). Статистические оценки алгоритмов представлены в таблице 12, а также в виде диаграмм Тейлора и рассеяния (рис. 23-28).

В районе 1 модельные значения, восстановленные по алгоритмам, за исключением *МУ-21* (связь не значима), имели умеренную связь с *in situ* данными АЧ ($r=0.46-0.50$) (для статистики брался коэффициент корреляции Спирмена, так как длина ряда менее 30 значений, а для диаграммы Тейлора – коэффициент корреляции Пирсона). Наибольшую связь с *in situ* данными показал алгоритм *ВВ*, хотя восстановленные значения имели большие отклонения от реальных: наибольшие ЦСКО (2.14) и АСКО (5.12), и максимальные значения СО (4.65) и АПО (473%). Алгоритм значительно завышал значения АЧ и угол отклонения линии линейной регрессии от линии соответствия был максимальный, из рассматриваемых: a (-2.57) и b (8.98) на рисунке 24. Ближе всего по СКО к *in situ* АЧ оказался алгоритм *М* (рис. 23), из всех алгоритмов только у него точки значений приходились ближе всего к линии соответствия, хотя линия регрессии пересекала её – алгоритм немного завышал исходные данные (рис. 24). Практически параллельна линия регрессии к единичной у *ВФ*: a (1.02) и b (0.74), однако алгоритм имел отклонение от *in situ* АЧ в 74% (табл. 12), завышая значения. Несмотря на то, что оценки *МУ-22* не имели наибольшей корреляции с *in situ* ($r=0.46$), алгоритм показал наименьшее отклонение: минимальные ЦСКО (0.34), СО (0.03) и АПО (27%), линия линейной регрессии составила небольшой угол отклонения от единичной линии – завышение данных.

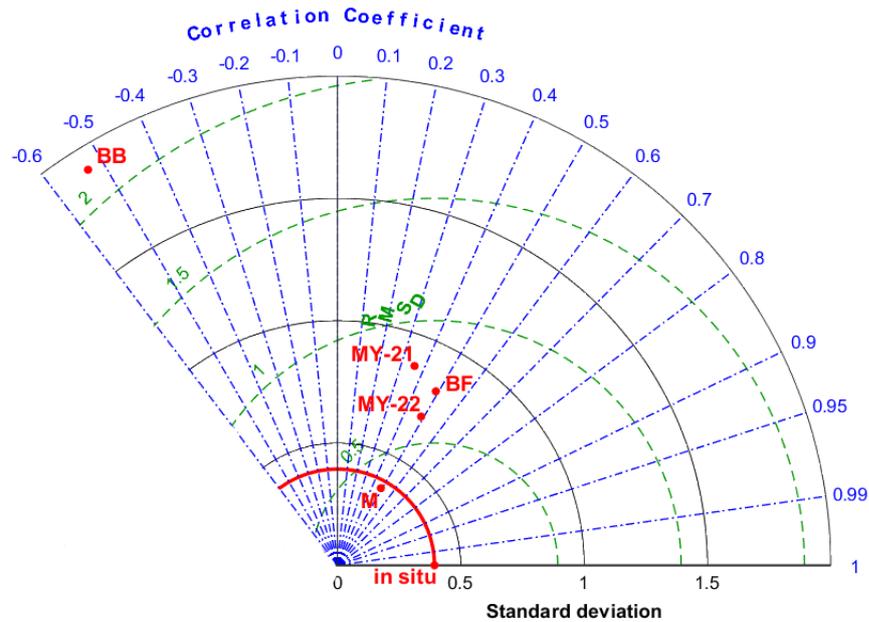


Рисунок 23. Диаграмма Тейлора по модельным и *in situ* значениям ассимиляционного числа $[\text{мг С} (\text{мг Хл})^{-1} \text{ч}^{-1}]$ в районе 1, $n=25$. Пунктирные синие линии с точкой – r , сплошные дуги – СКО, пунктирные зеленые линии – ЦСКО

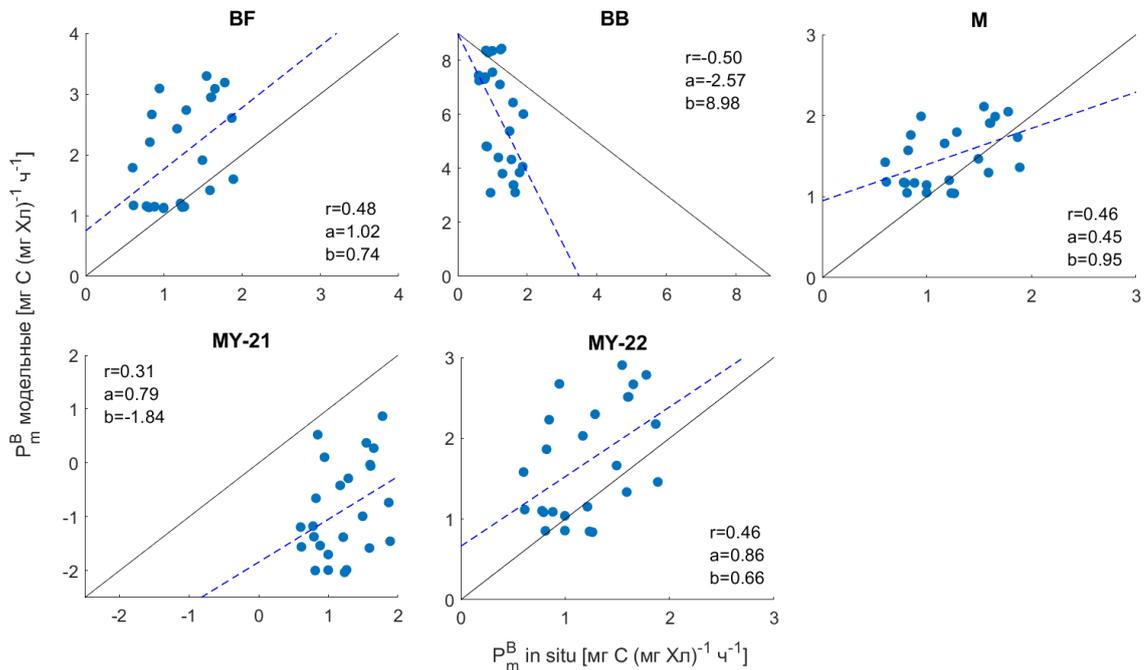


Рисунок 24. Диаграммы рассеяния модельных и *in situ* значений АЧ для района 1, $n=25$. Сплошная линия – линия соответствия, пунктирная – линия линейной регрессии

В районе 3 модельные значения, за исключением *BB*, где была сильная связь ($r=0.71$), имели среднюю связь с *in situ* данными АЧ ($r=0.56-0.67$). Однако, алгоритм *BB* вновь показал наибольшие отклонения от реальных данных: максимальные ЦСКО (5.92), АСКО (6.61) и АПО (148%). И это единственный алгоритм, который значительно завысил

исходные данные: $CO=2.93$, угол отклонения линии линейной регрессии максимальный ($a=-4.63$, $b=22.15$). Ближе всего по СКО к *in situ* АЧ оказался *MY-21* (рис. 25), при том, что данный алгоритм воспроизводит отрицательные значения АЧ, и имеет сильное отклонение от *in situ* данных (АПО=100%). У алгоритма *M* значения практически лежат вдоль линии линейной регрессии, хотя она имеет значительный угол от линии соответствия (рис. 26). В противовес, при равных коэффициентах корреляции Спирмена, у *BF* и *MY-22* минимальные углы между данными прямыми и значения отклонений от *in situ* данных меньше, в особенности у *MY-22*: минимальные ЦСКО (0.54), СКО (-0.08) и АПО (10%) – занижение значений АЧ.

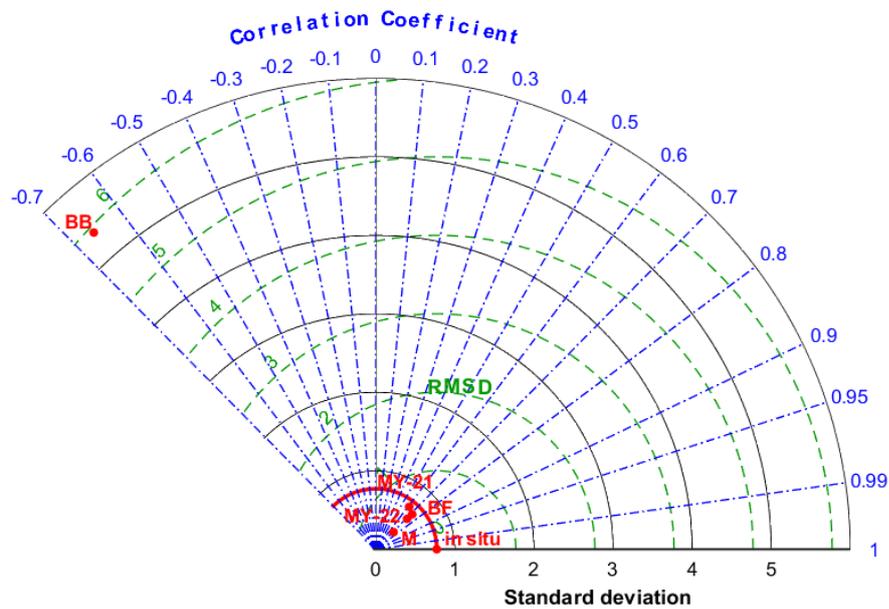


Рисунок 25. Диаграмма Тейлора по модельным и *in situ* значениям ассимиляционного числа $[мг С (мг Хл)^{-1} ч^{-1}]$ в районе 3, $n=23$. Пунктирные синие линии с точкой – r , сплошные дуги – СКО, пунктирные зеленые линии – ЦСКО

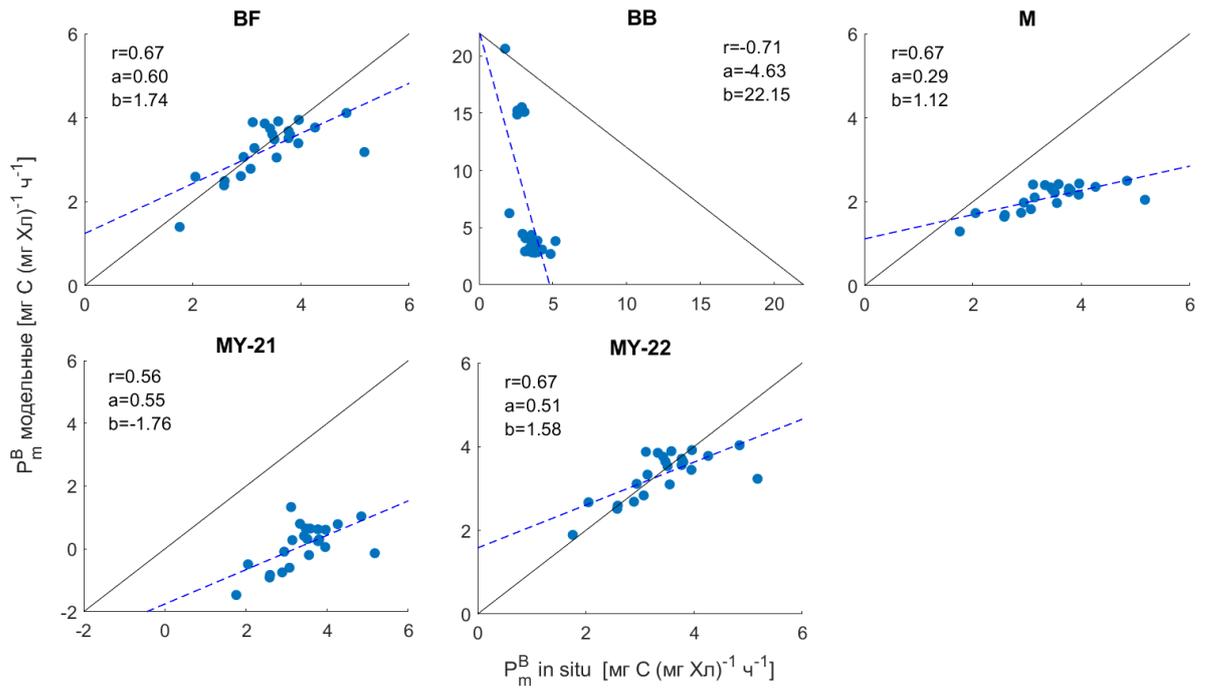


Рисунок 26. Диаграммы рассеяния модельных и *in situ* значений АЧ для района 3, $n=23$. Сплошная линия – линия соответствия, пунктирная – линия линейной регрессии

По алгоритму 4 был наибольший набор данных ($n=47$). Кроме *MY-21*, где оказалась средняя связь с *in situ* АЧ и в этой выборке получились только положительные значения, все остальные алгоритмы показали сильную связь с реальными данными ($r > 0.70$ по абсолютному значению). Алгоритм *MY-21* имел наименьшее соответствие исходным данным: сильное занижение и наибольший угол отклонения линии линейной регрессии (рис. 28). Модельные оценки *BB* показали наибольшее отклонение от реальных данных – максимальные ЦСКО (4.23), АСКО (4.45) и АПО (195%) – и завысили значения АЧ ($\text{СО}=1.38$), при этом линия линейной регрессии имела наименьший наклон ($a=-0.88$). У алгоритма *M* оценки находились в довольно узком диапазоне значений АЧ (1.8-2.5 $\text{мг С (мг Хл)}^{-1} \text{ ч}^{-1}$), лежали вдоль линии линейной регрессии и занизили значения АЧ (рис. 28). Алгоритмы *BF* и *MY-22* имели схожее распределение точек, однако у второго угол линии линейной регрессии меньше, СКО оказался ближе к *in situ* (рис. 27) и отклонения модельных оценок были минимальны: ЦСКО (1.03), СО (-0.01) и АПО (36%).

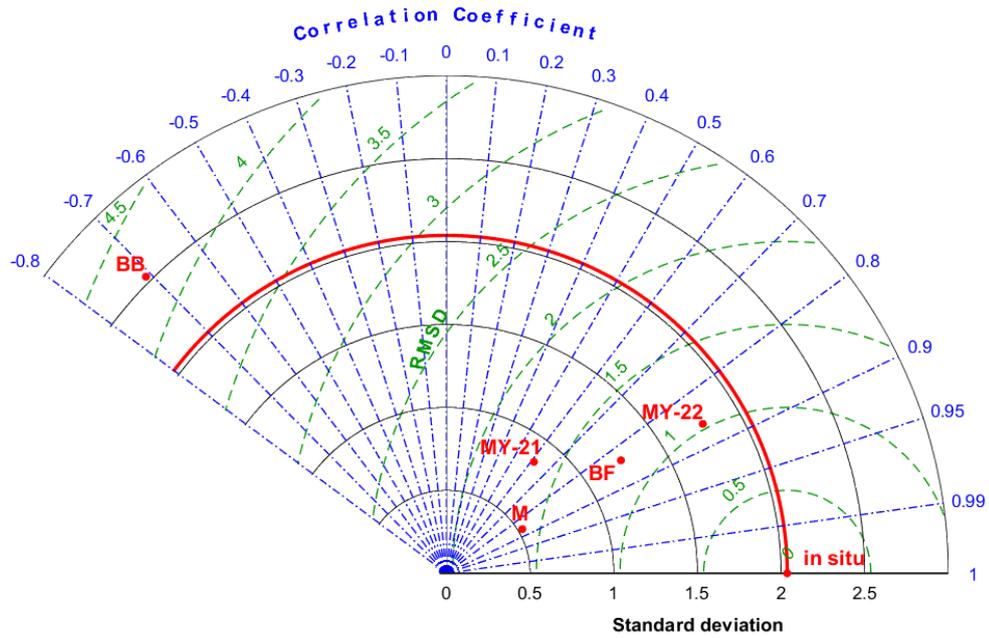


Рисунок 27. Диаграмма Тейлора по модельным и *in situ* значениям ассимиляционного числа $[\text{мг С} (\text{мг Хл})^{-1} \text{ч}^{-1}]$ в районе 4, $n=47$. Пунктирные синие линии с точкой – r , сплошные дуги – СКО, пунктирные зеленые линии – ЦСКО

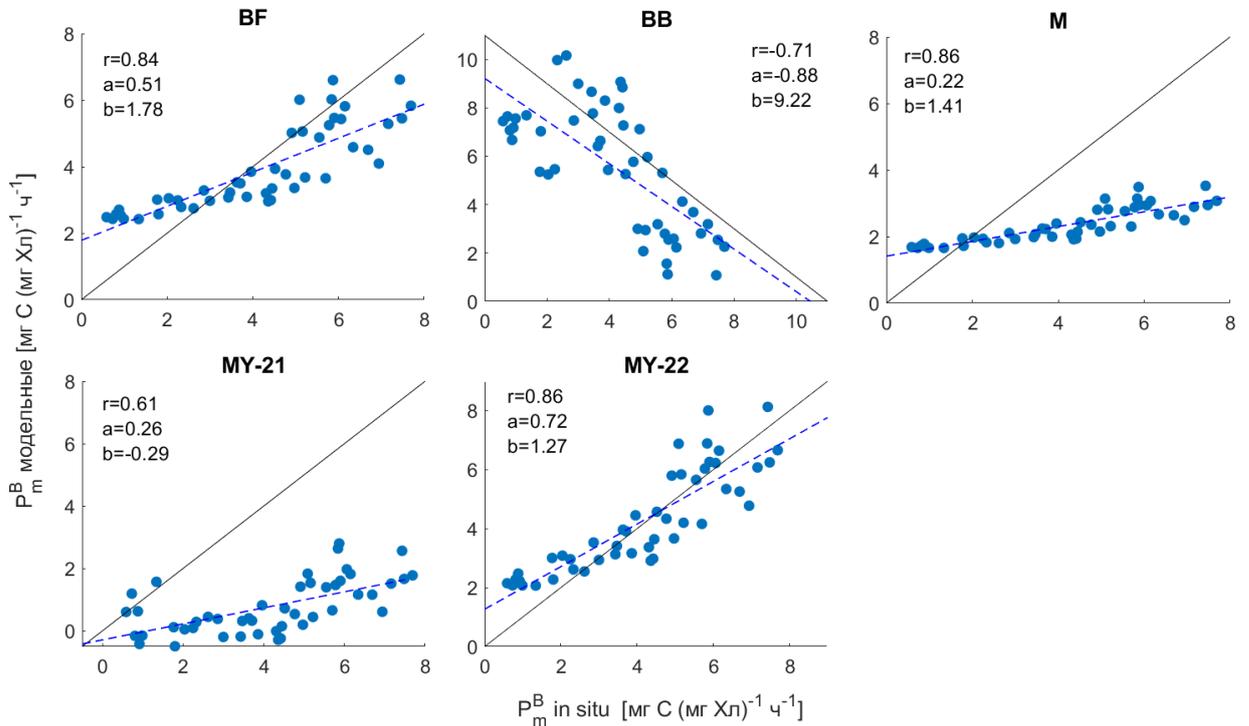


Рисунок 28. Диаграммы рассеяния модельных и *in situ* значений АЧ для района 4, $n=47$. Сплошная линия – линия соответствия, пунктирная – линия линейной регрессии

Таблица 12. Оценка статистической связи между модельными и *in situ* значениями ассимиляционного числа (P_m^B) по районам. Единицы измерения: СКО, ЦСКО, АСКО и СО в $[мг С (мг Хл)^{-1} ч^{-1}]$. Цветом выделены наиболее значимые величины статистик

	СКО	<i>r</i>	р-уровень	ЦСКО	АСКО	СО	АПО, %
<i>in situ</i> P_m^B	0.40	Район 1, n=25					
<i>BF</i>	0.83	0.48	p<0.05	0.71	1.04	0.76	74
<i>BB</i>	1.95	-0.50	p<0.05	2.14	5.12	4.65	473
<i>M</i>	0.37	0.46	p<0.05	0.38	0.47	0.28	40
<i>MY-21</i>	0.89	0.31	p>0.1	0.82	2.25	-2.09	191
<i>MY-22</i>	0.20	0.46	p<0.05	0.34	0.34	0.03	27
<i>in situ</i> P_m^B	0.79	Район 3, n=23					
<i>BF</i>	0.65	0.67	p<0.01	0.54	0.56	-0.14	11
<i>BB</i>	5.51	-0.71	p<0.01	5.92	6.61	2.93	148
<i>M</i>	0.32	0.67	p<0.01	0.59	1.44	-1.31	37
<i>MY-21</i>	0.70	0.56	p<0.01	0.64	3.36	-3.30	100
<i>MY-22</i>	0.56	0.67	p<0.01	0.54	0.55	-0.08	10
<i>in situ</i> P_m^B	2.06	Район 4, n=47					
<i>BF</i>	1.26	0.84	p<0.01	1.21	1.23	-0.25	46
<i>BB</i>	2.56	-0.71	p<0.01	4.23	4.45	1.38	195
<i>M</i>	0.53	0.86	p<0.01	1.61	2.43	-1.83	52
<i>MY-21</i>	0.86	0.61	p<0.01	1.66	3.77	-3.38	83
<i>MY-22</i>	1.80	0.86	p<0.01	1.03	1.03	-0.01	35

Итак, в общих чертах можно сказать, что корреляция модельных оценок с *in situ* была не выше, чем связь АЧ с ТПО в конкретном районе. Полиномиальный алгоритм *BF* показал один из лучших результатов восстановления АЧ – отклонения от *in situ* данных были хоть и не самые минимальные, но близки к ним, линия линейной регрессии во всех случаях имела наименьший угол отклонения от линии соответствия. У алгоритма *BB* была высокая корреляция с исходными данными, но он очень сильно их завышал. Линейный алгоритм *M* имел наименьший разброс значений, только в районе 1 оказалось близкое к *in situ* СКО, однако отклонения порядка 40-50% были во всех районах. Поскольку значимая связь АЧ с Хл-а была только в районе 4, то алгоритм *MY-21* показал адекватные оценки лишь в нем, в остальных случаях восстанавливались отрицательные значения АЧ и были значительные отклонения от исходного ряда. Подобранные алгоритмы (*MY-22*) хоть и имели минимальные отклонения от *in situ* данных, но не во всех случаях показали высокую корреляцию и близкое соответствие СКО (одни район из трех).

В районе 1, где наблюдались самые низкие значения АЧ при холодных водах, наибольшее соответствие реальным значениям АЧ показали алгоритм *M* и *MY-22*. В районах 3 и 4 были максимальные значения АЧ при умеренной температуре вод и средней концентрации Хл-а. Для района 3 больше подошли алгоритмы *BF* и *MY-22*, а для района 4 – *M* и *MY-22*.

Обсуждение результатов

В ходе анализа зависимости АЧ от параметров среды была обнаружена значимая связь (от умеренной до сильной в зависимости от района Атлантического океана) АЧ с ТПО. Утверждение об увеличении АЧ с повышением ТПО, упоминающееся в работах (Behrenfeld, Falkowski, 1997a; Geider et al., 1997; Raven, Geider, 1988; Robinson et al., 2018), подтвердилось лишь для динамически-активных акваторий (районы 3 и 4). Предположение о росте АЧ с увеличением ТПО до 20°C и последующим спадом (Behrenfeld, Falkowski, 1997a) не совсем соответствует действительности: тенденция на увеличение АЧ идет примерно до 15°C, а далее две версии развития событий – на 40-х широтах значения устанавливаются в 5-7 мг С (мг Хл-а)⁻¹ ч⁻¹, а для вод открытой части океана, при температурах 15-29°C, АЧ не превышает 3 мг С (мг Хл-а)⁻¹ ч⁻¹. Средний уровень корреляции этих двух параметров (до $r=0.42$) в различных частях Мирового океана был отмечен в одном из последних исследований (Kulk et al., 2020), что указывает на необходимость учитывать важность и других факторов (освещенность, доступность биогенных веществ) при анализе изменчивости АЧ.

С концентрацией Хл-а АЧ имело значимую связь ($r=-0,61$ при $p<0.01$) только в районе Ньюфаундленской банки (район 4). При концентрации Хл-а более 1 мг м⁻³ значения АЧ низкие (менее 4 мг С (мг Хл-а)⁻¹ ч⁻¹), в то время как при малой биомассе, когда структура фитопланктонного сообщества может быть смешанной, АЧ имело больший разброс значений. Это соответствует наблюдениям в исследованиях (Vouman et al., 2003; Platt et al., 2005), и объясняются эти тенденции тем, что низкие концентрации Хл-а могут быть результатом совместного действия внешних факторов: низкая освещенность, ограничение биогенных веществ, количество зоопланктона. Каждый из этих факторов по-разному влияет на фотофизиологические свойства клеток фитопланктона, путем изменения физико-химических свойств морской воды, либо изменением структуры фитопланктонного сообщества.

В данной работе были рассмотрены ранее предложенные температурные модели АЧ (Behrenfeld и Falkowski, 1997a; Balch et al., 1992; Megard, 1972) и проведена их валидация. Температурные алгоритмы наиболее популярны при восстановлении АЧ, так как ТПО можно получать по данным дистанционного зондирования. Часто используемый в моделях ПП алгоритм Behrenfeld и Falkowski (*BF*) показал один из лучших результатов восстановления АЧ – отклонения от *in situ* данных были хоть и не самые минимальные, но близки к ним (минимальный коэффициент корреляции 0.48 в северной части Атлантического океана, 0.84 в районе Ньюфаундленской банки), тогда как при рассмотрении выборок различной длины он не давал корреляцию более 0.29 (Behrenfeld,

Falkowski, 1997a; Behrenfeld et al., 2002a; Milutinović, Bertino, 2011). Алгоритмы Balch et al, 1992 (*BB*) и Megard, 1972 (*M*) в разных исследованиях имели примерно такие же коэффициенты корреляции на больших выборках (-0.26, 0.21) (Behrenfeld, Falkowski, 1997a; Milutinović, Bertino, 2011), по направлению связи совпали в текущем исследовании (*BB* – отрицательная, *M* – положительная), *BB* довольно сильно завышает *in situ* данные, а *M* имеет отклонения порядка 40-50%. Такие слабые прогностические возможности указывают на то, что одной температуры недостаточно для достижения адекватной оценки АЧ (Behrenfeld et al., 2002b). Несомненно, если бы валидация в данном исследовании проводилась по всей используемой выборке, результат был бы такой же низкий, однако целью данной работы являлось показать необходимость расчетов АЧ для конкретных районов (провинций) Атлантического океана.

Попытка учесть биомассу фитопланктона в модели АЧ (*MY-21*) была успешна только в районе Ньюфаундленской банки, где наблюдалась значимая связь АЧ с данным параметром, а так как Хл-а коррелирует с ТПО, то сложно оценить конкретно его вклад в восстановление. Подобранные алгоритмы (*MY-22*) хоть и имели минимальные отклонения от *in situ* данных, но не во всех случаях показали высокую корреляцию и близкое соответствие СКО.

Тем не менее, можно применять температурные алгоритмы восстановления АЧ не только по тому, что ТПО – единственный параметр физиологического состояния фитопланктона, измерения которого проводят по спутникам с высокой временной и пространственной дискретностью, но и поскольку ТПО можно связать с поступлением света и питательных веществ для фотосинтеза. Действительно, в теплых водах открытого океана, где поступает большое количество солнечной радиации, но есть нехватка БЭ, наблюдаются минимальные значения АЧ, и наоборот, в холодных водах и шельфовых областях оценки АЧ максимальны. Успешность температурных алгоритмов зависит от того, насколько хорошо ТПО коррелирует с данными параметрами (свет и БЭ), ограничивающими фотосинтез в определенный период года в отдельной акватории. Так как условия среды разнятся не только с удалением от берегов, но и по широту, то следует проводить комплексный анализ зависимости фотосинтетических способностей фитопланктона от параметров среды для более точного восстановления АЧ (Behrenfeld et al., 2002a; Behrenfeld et al., 2002b; Milutinović, Bertino, 2011).

Заключение

Таким образом, при анализе многолетнего ряда данных по Атлантическому океану (2002-2013 годы) не было обнаружено значимой связи АЧ с рассматриваемыми параметрами (концентрация Хл-а и ТПО). Поэтому, в данной работе была рассмотрена изменчивость АЧ в отдельных районах океана в различные сезоны года. Оказалось, что самая сильная связь АЧ с ТПО ($r=0.82$ при $p<0.01$) приходилась на зимний период (декабрь), тогда как весной и летом (март-август) связь была умеренной ($r=0.30$ при $p<0.01$), а с сентября по ноябрь значимой связи не наблюдалось. К тому же удалось проследить сезонную изменчивость АЧ: во время весенней вспышки цветения фитопланктона, при максимальной за год концентрации Хл-а, значения АЧ изменялись в широком диапазоне, снижались за лето и достигали минимума осенью.

Большое влияние оказывают условия района исследования: избыточная освещенность и интенсивный прогрев вод открытой части океана не позволяют развить фитопланктону большие удельные скорости фотосинтеза – происходит подавление этого процесса. В субполярных холодных водах (район 1) значения АЧ минимальны, а вот в районах глубокой конвекции (районы 2, 3), где воды немного теплее, с глубины поступает больше БЭ и концентрации Хл-а наибольшие, были зафиксированы высокие значения АЧ. Максимальные значения АЧ зафиксированы в динамически-активном районе у Ньюфаундленской банки, где наблюдались умеренные температуры и средние биомассы фитопланктона, а также прослеживались сильные связи АЧ с рассматриваемыми параметрами. В похожих условиях, в южном полушарии у Фолклендских островов, значения АЧ были средними и не коррелировали ни с ТПО, ни с Хл-а. Вероятнее всего, на зависимость АЧ от ТПО еще влияет период вегетации фитопланктона – в районах 1, 3 и 4 измерения попали в характерные сроки и там проявилась значимая связь АЧ с ТПО, а вот в районе 8, при схожих с 4м условиях, но не в вегетационный период, такой связи не наблюдалось. Измерения в районах 2 и 6, где не обнаружено связи, также проводились не в вегетационный период. Кроме того, влияние может оказывать и видовой состав фитопланктонного сообщества: наибольшие значения АЧ показали районы (3 и 4), где в видовом составе преобладают диатомовые водоросли, и именно здесь наблюдалась средняя и сильная связь АЧ с ТПО. Наименьшие удельные скорости фотосинтеза были в районах с цианобактериями (полярная область, открытые воды).

На основании необходимости учета сезонной и региональной изменчивости были разработаны линейные температурные алгоритмы восстановления АЧ для сезонов (зима и лето) и районов (1,3 и 4): точность алгоритмов была наибольшей для лета ($r^2=0.70$), у

остальных она составила порядка 20-40% описания исходной выборки (тестовый ряд, $n=326$).

В данной работе была проведена валидация не только полученных, но и нескольких температурных алгоритмов восстановления АЧ, используемых в моделях ПП (уравнения 2.1-2.3), а также функции, учитывающей совместное влияние температуры и концентрации Хл-а (уравнение 2.4). Алгоритм Valch et al., 1992 (*BB*) слишком сильно завышает *in situ* данные АЧ – учет фотопериода не способствует более точным оценкам. Добавление концентрации Хл-а в расчёт АЧ дает результат только в тех районах, где отмечена значимая связь АЧ с данным параметром (район Ньюфаундленской банки), а поскольку Хл-а коррелирует с ТПО, то сложно оценить вклад конкретно его в модель. В работе было показано, что линейные температурные алгоритмы восстановления АЧ (Megard, 1972 (*M*) и предложенные в данном исследовании (*MY-22*)) работают лучше, чем полином 7-го порядка (Behrenfeld и Falkowski, 1997a (*BF*)), а подобранные коэффициенты линейного уравнения для конкретной акватории дают наиболее близкие оценки АЧ (в терминах r , СКО, ЦСКО). Можно выделить подходящие алгоритмы, кроме подобранных: для лета – *M*, для зимы – *BF*, так как в эти периоды их статистические оценки немногим превышают оценки *MY-22*. Для холодного района 1 с малыми значениями АЧ также подходит алгоритм *M*; для районов 3 и 4, где были максимальные АЧ при умеренных температурах вод, больше подошли алгоритмы *BF* и *M*.

Комплексный анализ зависимости фотосинтетических параметров от факторов среды (ТПО, освещенность, доступность питательных веществ) в различных акваториях позволит создать более точные алгоритмы восстановления АЧ, ведь неопределенность его оценок вносит значимый вклад в ошибки моделей ПП (Milutinović, Bertino, 2011, Lobanova et al., 2018).

Список литературы

1. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеоздат. 1989. 152 с.
2. Ведерников В. И., Гагарин В. И., Демидов А. Б., Буренков В. И., Стунжас П. А. Распределение первичном продукции и Хлорофилла в субтропических и тропических водах атлантического океана осенью 2002 г. // *Океанология*. 2007. Т. 47. № 3. С. 418–431.
3. Ивантер Э.В. Основы биометрии: Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов. / Э.В. Ивантер, А.В. Коросов. – Петрозаводск: Изд-во Петрозаводск. Гос. Ун-та, 1992 – 168 с.
4. Малышева А.С., Лобанова П.В. Восстановление максимальной удельной скорости фотосинтеза как функции температуры воды и хлорофилла-а в акваториях с различными океанологическими условиями на примере Атлантического океана // *Комплексные исследования Мирового океана. Материалы VI Всероссийской научной конференции молодых ученых*, г. Москва, 18–24 апреля 2021 г. Москва: Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН. 2021. С. 511–512.
5. Моисеев П.А. Биологические ресурсы мирового океана. М.: ВО «Агропромиздат», 1989. 368 с.
6. Монин А.С. Биология океана. Т.2. Биологическая продуктивность океана. М: Наука, 1977. С. 183–209.
7. Одум Ю. Экология. Т.1. М.: Мир, 1986. 328 с.
8. Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. Т.1. Фитопланктон. М: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 568 с.
9. Сорокин Ю. И. Изучение первичной продукции водоёмов. 1965.
10. Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Сосик Х.М., Бастюрк О. Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое черного моря // *Океанология*. 2002. Т. 42. № 1. С. 60–75.
11. Balch W., Evans R., Brown J., Feldman G., McClain C., Esaias W. The remote sensing of ocean primary productivity - Use of a new data compilation to test satellite algorithms // *Journal of Geophysical Research*. 1992. V. 97. P. 2279–2293.
12. Balch W. M., Byrne C. F. Factors affecting the estimate of primary production from space // *Journal of Geophysical Research*. 1994. V. 99. P. 7555–7570.
13. Behrenfeld M., Falkowski P. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration // *Limnology and Oceanography*. 1997 (a). V. 42. № 1. P. 1–20.
14. Behrenfeld M., Falkowski P. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models // *Limnology and Oceanography*. 1997 (b). V. 42. № 7. P. 1479–1491.

15. Behrenfeld M. J., Marañón E., Siegel D. A., Hooker S. B. (a) Photoacclimation and nutrient-based model of lightsaturated photosynthesis for quantifying oceanic primary production // *Marine Ecology Progress Series*. 2002. V. 228. P. 103 – 117.
16. Behrenfeld M. J., Esaias W.E., Turpie K.R. (b) Assessment of primary production at the global scale. In Williams P., Thomas D. N., Reynolds C. S. (Eds.), *Phytoplankton productivity: Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*: Blackwell Science. 2002. P. 156 – 202.
17. Blackman F. F. Optima and limiting factors // *Annals of Botany*. 1905. V. 19. № 74. P. 281–295.
18. Bouman H. A., Platt T., Sathyendranath S., Li W. K. W., Stuart V., Fuentes-Yaco C., Maass H., Horne E. P. W., Ulloa O., Lutz V., Kyewalyanga M. Temperature as indicator of optical properties and community structure of marine phytoplankton: implications for remote sensing // *Marine Ecology Progress Series*. 2003. V. 258. P. 19–30.
19. Bouman H. A., Platt T., Sathyendranath S., Stuart V. Dependence of light-saturated photosynthesis on temperature and community structure // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2005. V. 52. № 7. P. 1284–1299.
20. Bouman H.A.; Platt, T.; Doblin, M.A.; Figueiras, F.G.; Gudmundsson, K.; Gudfinnsson, H.G.; Huang, B.; Hickman, A.; Hiscock, M.R.; Jackson, T.; et al. A global dataset of photosynthesis-irradiance parameters for marine phytoplankton. *Pangaea* 2017, 874087.
21. Brewin R., Tilstone G., Jackson T., Cain T., Miller P., Lange P., Misra A., Airs R. Modelling size-fractionated primary production in the Atlantic Ocean from remote sensing // *Progress in Oceanography*. 2017. V. 158. P. 130–149.
22. Carr M-E., Friedrichs M.A.M, Schmeltz M., Aita M. N., Antoine D., Arrigo K.R., Asanuma I., Aumont O., Barber R., Behrenfeld M., Bidigare R., Buitenhuis E.T., Campbell J., Ciotti A., Dierssen H., Dowell M., Dunne J., Esaias W., Gentili B., Gregg W., Groom S., Hoepffner N., Ishizaka J., Kameda T., Le Quere C., Lohrenz S., Marra J., Mélin F., Moore K., Morel A., Reddy E.T., Scardi M., Smyth T., Turpie K., Tilstone G., Waters K., Yamanaka Y. A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2006. V. 53. № 5. P. 741–770.
23. Field C., Behrenfeld M., Randerson J., Falkowski P. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components // *Science*. 1998. V. 281. № 5374. P. 237–240.
24. Eppley R. W. Temperature and phytoplankton growth in the sea // *Fishery Bulletin*. 1972. V. 70. № 4. P. 1063–1085.
25. Geider R., MacIntyre H., Kana T. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a:carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature // *Marine Ecology Progress Series*. 1997. V. 148. P. 187–200.

26. Lobanova P., Tilstone G.H., Bashmachnikov I., Brotas V. Accuracy assessment of primary production models with and without photoinhibition using Ocean-Colour Climate Change Initiative data in the north east Atlantic ocean // *Remote Sensing*. 2018. 10(7). 1116
27. Longhurst A. R. *Ecological geography of the sea* (2d ed). Elsevier Academic Press, 2007. 560 c.
28. Lichtman E., Tezanos P. P., Klausmeier C., Thomas M., Yoshiyama K. Linking traits to species diversity and community structure in phytoplankton // *Hydrobiology*. 2010. V. 653. P. 15–28.
29. Kulk G., Platt T., Dingle J., Jackson T., Jönsson B.F., Bouman H.A., Babin M., Brewin R.J.W., Doblin M., Estrada M., Figueiras F.G., Furuya K., González-Benítez N., Gudfinnsson H.G., Gudmundsson K., Huang B., Isada T., Kovač Ž., Lutz V.A., Marañón E., Raman M., Richardson K., Rozema P.D., Poll W.H., Segura V., Tilstone G.H., Uitz J., Dongen-Vogels V., Yoshikawa T., Sathyendranath S. Primary Production, an Index of Climate Change in the Ocean: Satellite-Based Estimates over Two Decades // *Remote Sensing of Environment*. 2020. V. 12. № 5. P. 826–846.
30. MacIntyre H.L., Kana T.M., Anning T., Geider R. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria // *J. Phycol.* 2002. V. 38. P. 17–38.
31. Mann K.H., Lazier J.R.N. *Dynamics of Marine Ecosystems* (3d ed). Blackwell Publishing Ltd. 2006. P. 68–117.
32. Megard R. O. Phytoplankton, photosynthesis, and phosphorus in Lake Minnetonka, Minnesota // *Limnology and Oceanography*. 1972. V. 17. № 1. P. 68–87.
33. Milutinović S., Bertino L. Assessment and propagation of uncertainties in input terms through an ocean-color-based model of primary productivity // *Remote sensing of environment*. 2011. V. 115. № 8. P. 1906–1917.
34. Morel A., Berthon J. F. Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications // *Limnology and Oceanography*. 1989. V. 34. № 8. P. 1545–1562.
35. Raven J. A. and Geider R. J. Temperature and Algal Growth // *New Phytol.* 1988. V. 110. P. 441–461.
36. Raven J. A. The cost of photoinhibition // *Physiol. Planta*. 2011. V. 142. P. 87–104.
37. Robinson A., Bouman H.A., Tilstone G.H., Sathyendranath S. Size class dependent relationships between temperature and phytoplankton photosynthesis-irradiance parameters in the Atlantic Ocean // *Frontiers in Marine Science*. 2018. V. 4.

38. Rousseaux C.S., Gregg W.W. Interannual variation in phytoplankton primary production at a global scale // *Remote sensing of environment*. 2013. V. 6. № 1. P. 1–19.
39. Sathyendranath S., Stuart V., Nair A., Oka K., Nakane T., Bouman H., Forget M.-H., Maass H., Platt T.: Carbon-to-chlorophyll ratio and growth rate of phytoplankton in the sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009. V. 383. P. 73–84.
40. Saux-Picart S., Sathyendranath S., Dowell M., Moore T., Platt T. Remote sensing of assimilation number for marine phytoplankton // *Remote sensing of environment*. 2014. V. 146. P. 87–96.
41. Sosik H. Bio-optical modeling of primary production: consequences of variability in quantum yield and specific absorption // *Marine Ecology Progress Series*. 1996. V. 143. P. 225–238.
42. Taylor K. E. Summarizing multiple aspects of model performance in a single diagram // *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. 2001. V. 106. P. 7183–7192.
43. Platt T., Sathyendranath S. *Modelling marine primary production*. Halifax, Nova Scotia. 2002. 280 p.
44. Platt, T., Bouman, H., Devred, E., Fuentes-Yaco, C., and Sathyendranath, S. Physical forcing and phytoplankton distributions // *Scientia Marina*. 2005. V. 69. P. 55–73.
45. Platt T., Sathyendranath S., Forget M.-H., White G. N., Caverhill C., Bouman H., Devred E., Son S. Operational estimation of primary production at large geographical scales // *Remote Sensing of Environment*. 2008. V. 112. № 8. P. 3437–448.
46. Uitz J., Claustre H., Morel A., Hooker S. B. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll // *J. Geophys. Res.* 2006. V. 111. C08005.
47. Uitz J., Huot Y., Bruyant F., Babin M., Claustre H. Relating phytoplankton photophysiological properties to community structure on large scales // *Limnology and Oceanography*. 2008. V. 53. № 2. P. 614–630.
48. Xie Y., Tilstone G., Widdicombe C., Woodward E., Harris C., Barnes M. Effect of increases in temperature and nutrients on phytoplankton community structure and photosynthesis in the western English Channel // *Marine Ecology Progress Series*. 2015. V. 519. P. 61–73.