УДК: 581.526.3
DOI 10.46845/1997-3071-2022-64-11-22

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Е. А. Кудрявцева, Т. В. Буканова, С. В. Александров

MODELLING THE PRIMARY PRODUCTION IN THE SOUTH-EASTERN BALTIC SEA

E. A. Kudryavtseva, T. V. Bukanova, S. V. Aleksandrov

Исследования в прибрежной зоне российского сектора юго-восточной части Балтийского моря, выполненные ежемесячно с апреля 2008 по апрель 2009 г., позволили описать закономерности сезонного распределения концентрации хлорофилла (Хл) «а» и первичной продукции (ПП) фитопланктона в столбе воды под влиянием условий среды. Показано, что вертикальное распределение Хл «а» определяется его концентрацией в поверхностном слое и гидрофизическими условиями, а распределение ПП по вертикали является убывающей функцией глубины и света. В конце весны–начале лета, при лимитировании роста фитопланктона биогенными элементами, может наблюдаться образование подповерхностного максимума Хл «а», вследствие чего возрастает вклад этого слоя в интегральную ПП. Рассчитаны показатели продуктивности фитопланктона в прибрежной зоне в зависимости от трофического состояния вод (олиготрофное, мезотрофное, эвтрофное). Показана значительная вариация величин Х «а» (1,2–19,8 мг·м$^{-3}$) и ПП фитопланктона (40–2153 мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$) от олиготрофного уровня зимой (декабрь–март) до эвтрофного – весной (апрель) и летом в периоды максимального развития фитопланктона. Проведен анализ предлагаемых для Балтийского моря алгоритмов расчета ПП, включающих известные уравнения для описания зависимости фотосинтеза от света, предложенные Дж. Стиллом, Т. Платтом и А. Яссби–Т. Платтом. Уравнения Т. Платта и А. Яссби–Т. Платта обеспечивали лучшее соответствие вычисленных для разных глубин значений ПП с данными ее натурных измерений на выбранных горизонтах, а уравнение Дж. Стилла точнее воспроизводило интегральные величины ПП.

первичная продукция, хлорофилл «а», вертикальное распределение, зависимость «фотосинтез–свет», Балтийское море, MODIS

Field measurements conducted in the coastal zone of the Russian sector of the Baltic Sea south-eastern part from April 2008 to April 2009 allowed to describe patterns of seasonal distribution of the chlorophyll *a* concentration (Chl) and primary production (PP) of phytoplankton in the water column under environmental conditions. It is shown that the vertical distribution of Chl is determined by its concentration in the surface layer and hydrophysical conditions, while the vertical distribution of PP performs a decreasing function of depth and light. In late spring-early summer, when the growth of

phytoplankton is limited by nutrients, the subsurface maximum of Chl can be observed; as a result, contribution of this layer to the integral PP increases. Indicators of phytoplankton productivity in the coastal zone have been calculated depending on the trophic state of waters (oligotrophic, mesotrophic, eutrophic). Significant variations of Chl (1.2–19.8 $mg \cdot m^{-3}$) and PP (40–2153 $mgC \cdot m^{-2} \cdot day^{-1}$) values are observed from the oligotrophic level in the winter period (December-March) to eutrophic level in spring (April) and summer during maximum phytoplankton growth. The analysis has been conducted of the well-known algorithms for calculating PP, proposed for the Baltic Sea, including the equations for detecting the dependence of photosynthesis on the light, presented by J. Still, T. Platt, and A. Jassby–T. Platt. The equations of T. Platt and A. Yassby–T. Platt provided a better correspondence of the PP values calculated for different depths to the data of field measurements of PP at these depths, and J. Still's equation better reproduced the average value of water column PP.

primary production, chlorophyll "a", vertical distribution, light curves, Baltic Sea, MODIS

ВВЕДЕНИЕ

В современный период спутниковый мониторинг является важным компонентом оценки состояния водных экосистем. В частности, региональные алгоритмы позволяют получать достаточно объективные данные для расчета концентрации хлорофилла (Хл) «а» как показателя развития фитопланктона [1]. Разрабатываются модели, целью которых стало вычисление первичной продукции (ПП) на основе концентрации Хл «а», однако в прибрежных водах существующие алгоритмы часто приводят к значительному искажению данных [2]. В Балтийском море характеристики вод формируются под большим влиянием взвешенного неорганического и растворенного окрашенного вещества [3, 4].

В юго-восточной части Балтийского моря наилучшее соответствие расчетных и натурных оценок ПП получено из польской модели DESAMBEM [4, 5]. Она состоит из комплекса полуаналитических и региональных алгоритмов обработки спутниковых данных с разрешением по глубине и спектральному составу света. Тем не менее с середины мая по сентябрь сохраняется существенное занижение вычисленных из модели значений ПП по сравнению с натурными данными. В этот период в российском секторе юго-восточной части Балтийского моря создается около 70 % годовой величины ПП [6].

Целью работы были анализ сезонного хода вертикального распределения ПП и концентрации Хл «а», вычисление параметров для построения зависимостей «фотосинтез–свет» и верификация алгоритмов расчета ПП по независимым судовым измерениям и спутниковым наблюдениям, а также выбор оптимального варианта для имеющейся базы данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в российском секторе юго-восточной части Балтийского моря на станции глубиной 35 м (55°01.60′N, 20°11.90′E). Пробы отбирали ежемесячно с апреля 2008 по апрель 2009 г. со стандартных горизонтов 1, 5, 10, 15, 20, 25, 30 м [7]. ПП измеряли радиоуглеродным методом [8]. Пробы с указан-

ных горизонтов, а также аликвоты пробы из верхнего 1-го слоя инкубировали в море *in situ*. Продолжительность экспозиции составляла 5–8 ч.

Содержание Хл «а» в фитопланктоне измерено на спектрофотометре LEKI SS 2109 UV (Финляндия) согласно ГОСТ 17.1.04.02-90. Температуру определяли зондом CTD90M (Sea & Sun Technology, Германия), освещенность измеряли люксметром ТКА-ЛЮКС (диапазон измерений 400–700 нм). За границу эвфотического слоя принимали глубину, куда доходит 1 % проникающей в воду фотосинтетически активной радиации (ФАР) [8]. В качестве независимой базы данных для верификации модельных значений ПП использовали результаты наблюдений *in situ* на шести заякоренных станциях, которые устанавливали в море в марте–октябре 2006–2007 и в июле 2020 г.

Математическое описание связи между ПП и ФАР проводили по известным формулам, которые ранее применяли в южной части Балтийского моря [9]. Первая формула, описывающая связь между РР и ФАР, предложена Дж. Стиллом [10]:

$$P = P_m \frac{E}{E_k} \exp\left(1 - \frac{E}{E_{opt}}\right), \quad (1)$$

где P – ПП, нормированная на концентрацию Хл (мгС·мгХл$^{-1}$·ч$^{-1}$); E – плотность светового потока (моль квантов·м$^{-2}$·ч$^{-1}$); P_m – максимальное значение ПП, нормированной на концентрацию Хл (мгС·мгХл «а»$^{-1}$·ч$^{-1}$); E_k – величина насыщения фотосинтеза по свету (моль квантов·м$^{-2}$·ч$^{-1}$).

Для описания связи между скоростью фотосинтеза и освещенностью также применяли уравнение Т. Платта [11]:

$$P = P_s\left(1 - \exp\left(-\frac{\alpha E}{P_s}\right)\right) \times \exp\left(-\frac{\beta E}{P_s}\right), \quad (2)$$

где α – начальный наклон кривой (мгС·мгХл «а»$^{-1}$·моль квантов$^{-1}$·м$^{-2}$); β – параметр торможения фотосинтеза светом (мгС·мгХл «а»$^{-1}$·моль квантов$^{-1}$·м$^{-2}$); P_s – масштабный множитель (мгС·мгХл «а»$^{-1}$·ч$^{-1}$) при β=0 P_s=P_m.

Третье – уравнение А. Яссби–Т. Платта [12]:

$$P = P_m \, tn\left(\frac{\alpha E}{P_m}\right). \quad (3)$$

Для определения ослабления светового потока с глубиной (z) использовали формулу Воленвайдера [8, 9]. Вертикальное распределение концентрации Хл «а» описано по эмпирическому уравнению из модели DESAMBEM [3]. Спутниковые снимки поверхности моря получены со спектрорадиометра MODIS (на спутниках Aqua и Color Web (https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В изучаемом районе среднегодовая концентрация поверхностного Хл «а» составляла 6,98±6,0 мг·м$^{-3}$. Ее пиковые изменения в течение года различались 16 раз. Отмечалось два максимума – относительно короткий весенний (в апреле) и относительно продолжительный летний (в июле–сентябре) (рис. 1). В апреле концентрация поверхностного Хл «а» достигала наибольших за год значений – 14,5–19,8 мг·м$^{-3}$. Его содержание во время летнего максимума составляло 10,5–12,6 мг·м$^{-3}$, а низкие концентрации (2,42–3,32 мг·м$^{-3}$) наблюдались после истощения зимнего запаса биогенных элементов в мае и июне. Второй минимум (1,23–2,03 мг·м$^{-3}$) отмечался в период гидрологической зимы, которая в регионе Балтийского моря длится с декабря до марта. Таким образом, в течение года пре-

имущественно зафиксированы либо низкие, либо высокие значения концентрации Хл «а» в поверхностном слое.

Сравнение величин поверхностного Хл «а» с его средним содержанием в эвфотическом слое и столбе воды выявило, что последний показатель был более консервативный, чем первый. В течение года средние концентрации Хл «а» в слое фотосинтеза изменялись 7 раз, в столбе воды – 10 раз. При концентрации поверхностного Хл «а» выше 10 мг·м$^{-3}$ отношение его содержания к среднему значению в слое фотосинтеза изменялось от 1,4 до 1,8. Это связано со значительным убыванием концентрации Хл «а» в слое фотосинтеза. В остальные месяцы соотношение поверхностного и среднего в слое фотосинтеза Хл «а» составляло 0,8–1,1. Значения соотношения 0,8–0,9 сопровождались случаями образования подповерхностного максимума концентрации Хл в эвфотическом слое – в мае в слое от 15 до 20 м, в июне на глубине 5 м и в марте в слое от 5 до 20 м. Критерий для оценки подповерхностного максимума Хл «а» был взят из работы [13].

Вертикальное распределение Хл «а» также зависело от гидрологической структуры вод. В декабре профиль концентрации Хл «а» характеризовался несколькими экстремумами, повторяющими изменения условной плотности воды. В остальные зимние месяцы концентрация Хл «а» в столбе воды слабо варьировала вследствие перемешивания штормами. В марте отмечался подповерхностный максимум Хл «а» протяженностью около 15 м. Он соответствовал ядру конвективного фронта, который образуется при температуре максимальной плотности воды (около 2,4 °С). Далее, вплоть до октября, толщина эвфотического слоя была меньше толщины перемешанного слоя либо близка к его нижней границе, и вариабельность концентрации Хл «а» в столбе воды определялась преимущественно убыванием его содержания с глубиной. В мае, при максимальной годовой инсоляции, относительно высокой прозрачности воды и дефиците биогенных элементов, наблюдалось формирование выраженного подповерхностного максимума концентрации Хл «а» на границе градиентного слоя.

Можно выделить следующие типы вертикального распределения концентрации Хл в изучаемом районе: 1) профили с выраженным максимумом в верхнем (1–5 м) слое, обусловленные высокими концентрациями Хл у поверхности; 2) профили, характеризующиеся относительно однородным распределением концентрации Хл «а» в нестабильных водах в зимний период; 3) профили с заглубленным максимумом концентрации Хл «а», формирование которых обусловлено гидрологической структурой вод.

В течение года ПП изменялась 53 раза, от 40 мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$ в январе до 2153 мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$ в апреле при среднем значении за год 919±733 мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$ (рис. 1). 67 % ее изменчивости было связано с динамикой концентрации Хл в эвфотическом слое. Величины ПП возрастали весной, когда ФАР превышала 8 моль квантов·м$^{-2}$·сут$^{-1}$. Сокращение продолжительности светового дня обуславливало завершение интенсивной вегетации фитопланктона в конце осени (R^2 = 0,47). При отсутствии ограничения роста фитопланктона светом происходила смена лимитирующих факторов и возрастала роль нитритов и нитратов (R^2 = 0,42), затем температуры (R^2 = 0,41), контролирующей скорость регенерации биогенных элементов.

Вертикальные профили ПП были проще, чем профили концентрации Хл «а», и являлись убывающей функцией глубины и света. В верхнем, 5-метровом,

слое создавалось 73–92 (77±7) % интегральной ПП, в слое 5–10 м – 6–19 (15±4) %. Образование подповерхностного максимума Хл «а» приводило к увеличению вклада глубинных слоев в интегральную ПП. В мае, июне и марте вклад верхнего слоя уменьшался и составлял от 67 до 53 (61±8) %, а слоя 5–10 м – увеличивался от 27 до 31 (29±3) %. Кроме того, в мае образование подповерхностного максимума Хл «а» обуславливало небольшое увеличение РР на 15-метровой глубине.

Максимальные значения ПП, нормированной на концентрацию Хл «а» в пробах с глубины 1 м, которые экспонировали на горизонтах от 1 до 30 м (P_m), были измерены на горизонте 1 м, куда в течение года проникало 62–90 % поверхностной ФАР. Исключением стал период времени с мая по июнь, когда удельная ПП была одинаковой у поверхности моря и на глубине 5 м. Зимой величины P_m варьировали от 0,87 до 1,31 (1,08±0,17) мгС·мгХл «а»$^{-1}$·ч$^{-1}$. В апреле 2008 г., в период весеннего «цветения» фитопланктона, и после, в мае–июне, диапазон значений P_m составлял 1,60–1,86 (1,74±0,13) мгС·мгХл «а»$^{-1}$·ч$^{-1}$. Наибольшие величины P_m – 2,45–7,52 (4,78±2,33) мгС·мгХл «а»$^{-1}$·ч$^{-1}$ – наблюдались летом, осенью 2008, а также в апреле 2009 г.

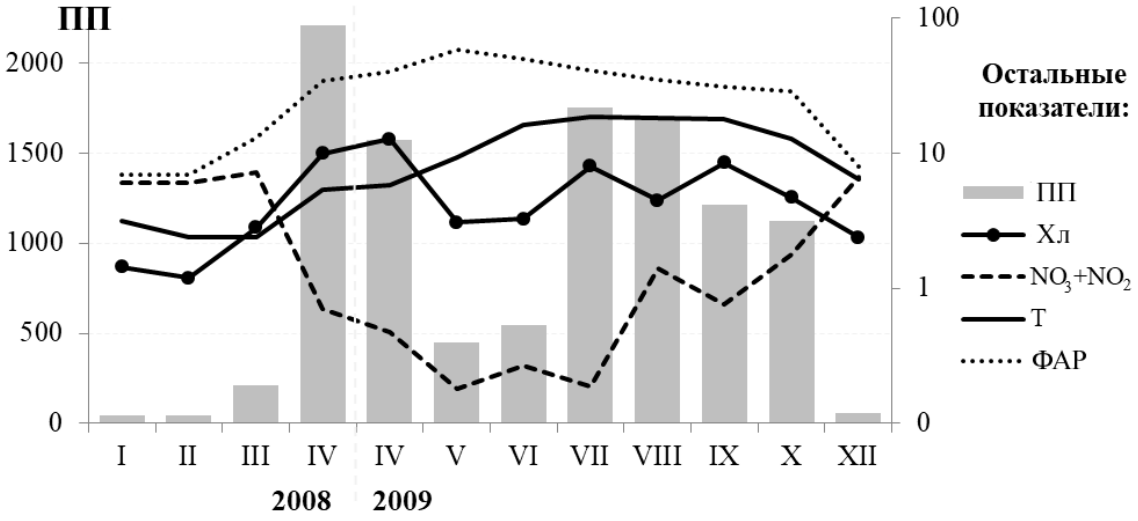

Рис. 1. Сезонный ход интегральной первичной продукции (ПП, мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$) и средней концентрации хлорофилла «а» в слое фотосинтеза (Хл, мг·м$^{-3}$) на фоне внутригодовых изменений суточной ФАР (моль квантов м$^{-2}$ день$^{-1}$), температуры воды (Т, °С), концентрации нитритов и нитратов (NO_3+NO_2, μM)

Fig. 1. Seasonal dynamics of the integrated primary production (ПП, mgC·m^{-2}·day^{-1}) and chlorophyll «a» concentration (Хл, mg·m^{-3}) with the changes in the daily PAR (mol photons m^{-2} d^{-1}), water temperature (T, °C), nitrogen concentration (NO_3+NO_2, μM)

Наклон кривой, описывающей зависимость фотосинтеза от света, определяется величиной ПП при низких значениях ФАР. По формуле из работы [14] рассчитана эффективность фотосинтеза (α^B). Она изменялась от 0,32±0,09 мгС·мгХл а$^{-1}$·моль квантов м$^{-2}$ в мае–июне до 1,41±0,04 мгС·мгХл а$^{-1}$·моль квантов м$^{-2}$ в апреле, августе и октябре 2009 г. В

зимний период и в остальные месяцы α^B составляла 0,67±0,23 и 0,70±0,30 мгС·мгХл $а^{-1}$·моль квантов $м^{-2}$ соответственно.

Концентрации Хл «а» на разных этапах сезонной сукцессии фитопланктона хорошо соответствуют шкале трофических градаций, разработанной для акваторий Балтийского и Северного морей [15]. Согласно ей содержание Хл «а» в воде меньше 2 мг·$м^{-3}$ характеризует наименее продуктивные олиготрофные воды. К этому диапазону относится период биологической зимы. Эвтрофный статус достигается при содержании Хл «а» от 6 до 20 мг·$м^{-3}$ и отмечается во время весеннего и летнего максимумов роста фитопланктона. Мезотрофные воды (концентрация Хл «а» 2–6 мг·$м^{-3}$) соответствуют переходным периодам – концу весны–началу лета и концу лета–началу осени. Это делает удобным группировку входящих в алгоритмы расчета ПП параметров согласно стадиям сезонной сукцессии фитопланктона (табл. 1).

Таблица 1. Показатели продуктивности фитопланктона в водах с различным трофическим уровнем и абиотические факторы в эвфотическом слое
Table 1. Parameters of phytoplankton productivity of waters with various trophic status and abiotic factors in the euphotic layer

Показатель	Олиготрофные (декабрь, январь, февраль, март)	Мезотрофные		Эвтрофные (апрель, июль, сентябрь)
		май-июнь	август, октябрь	
$Хл_0$, мг·$м^{-3}$	1,71±0,60	2,87±0,64	4,89±0,01	12,03±1,92
$Хл_{max}$, мг·$м^{-3}$	2,03±1,02	4,09±0,07	4,97±0,01	12,55±1,47
$Хл_{max}/Хл_0$	1,19	1,42	1,02	1,04
$Хл_{eu}$, мг·$м^{-3}$	1,96±0,76	3,23±0,01	4,52±0,21	9,80±2,12
$\sum Хл_{eu}$, мг·$м^{-2}$	32±20	64±5	92±3	159±17
$ПП_0$, мгС·$м^{-3}$·$сут^{-1}$	15±8	73±31	362±48	468±221
$ПП_{eu}$, мгС·$м^{-3}$·$сут^{-1}$	6±5	34±7	115±39	130±59
$\sum ПП$, мгС·$м^{-2}$·$сут^{-1}$	118±132	497±67	1412±407	1520±522
P_m, мгС·мгХл $^{-1}$·$ч^{-1}$	1,08±0,17	1,73±0,2	6,68±1,19	2,98±1,14
E_0, моль квантов $м^{-2}$·$сут^{-1}$	9±4	54±4	34±7	31±11
α^B, мгС·мгХл$^{-1}$·моль кватов $м^{-2}$	0,67±0,2	0,3±0,1	1,45±0,4	0,77±0,3
Z_{eu}, м	33,1±2,7	18,0±4,7	20,3±1,2	11,5±3,0
ΔSigma-t, кг·$м^{-3}$	0,08±0,08	1,38±1,03	0,15±0,1	0,49±0,19

Примечание. $Хл_0$, $Хл_{max}$, $Хл_{eu}$ – концентрация хлорофилла на поверхности, максимальная в столбе воды, средневзвешенная в эвфотическом слое; $\Sigma Хл_{eu}$ – суммарное содержание в слое фотосинтеза; $ПП_0$, $ПП_{eu}$, $\sum ПП$ – первичная продукция на поверхности, средняя и интегральная в эвфотическом слое; P_m – ассимиляционное число; E_0 – ФАР на поверхности; α^B – начальный наклон кривой «фотосинтез–свет»; Z_{eu} – толщина эвфотического слоя; ΔSigma-t – разность между плотностями в придонном слое и у поверхности

Сравнение вычисленных и измеренных значений ПП для разных глубин показало, что уравнение Дж. Стилла хорошо воспроизводит результаты натурных определений интегральной для слоя фотосинтеза ПП в период с марта по июнь. Коэффициенты детерминации пар данных для этих месяцев составляли 0,96–0,99. Худшее соответствие уравнения результатам наблюдений отмечалось зимой при низком уровне ФАР (0,69-0,83). Уравнения Т. Платта и А. Яссби–Т. Платта в це-

лом характеризовались лучшим соответствием кривых, описывающих зависимость фотосинтеза от света в течение года, данным натурных измерений на разных горизонтах отбора проб. Коэффициенты детерминации натурных и вычисленных по уравнению Т. Платта показателей составили 0,84–0,99, по уравнению А. Яссби–Т. Платта – 0,95–0,99. Кривые, построенные по этим уравнениям, заметно отклонялись от результатов измерений только в мае–июне, когда может отмечаться ингибирование фотосинтеза светом на глубинах до 6 м [9]. Более детальный отбор проб в этом слое должен улучшить качество описания зависимости фотосинтеза от света.

Для расчета абсолютных значений ПП кроме параметров, описывающих зависимость фотосинтеза от света, необходимо знать концентрацию Хл «а». Ошибки расчета концентрации Хл «а» с помощью алгоритма, позаимствованного из модели DESAMBEM, представлены в табл. 2.

Таблица 2. Ошибки вычисления концентрации хлорофилла «а» и первичной продукции (абсолютное значение средней ошибки (AAE), систематическая ошибка в абсолютном (B) и процентном выражении (P_B), случайная (MPE), коэффициент детерминации (R^2), ошибка линейной регрессии (RMSE))

Table 2. Errors in the calculation of chlorophyll *a* concentration (absolute average error (AAE), bias (B), percentage of model bias (P_B), mean absolute percentage error (MPE), determination coefficient (R^2) and root mean square error (RMSE))

Уравнение и вычисленный из него параметр	AAE	B	P_B, %	MPE, %	R^2	RSME	N
Сопоставление измеренной и вычисленной по алгоритму DESAMBEM концентрации хлорофилла							
$Хл_z$ в столбе воды, мг·м$^{-3}$	1,51	1,51	11	35	0,65	3,75	56
$Хл_z$ в эвфотическом слое, мг·м$^{-3}$	0,66	0,66	13	7,8	0,92	1,85	43
$Хл_z$ спутниковый в столбе воды, мг·м$^{-3}$	0,21	-0,21	-3,4	53	0	7,09	24
$Хл_z$ спутниковый в эвфотическом слое, мг·м$^{-3}$	0,95	-1,26	-17,2	8,1	0	6,2	18
Сопоставление вычисленной и измеренной удельной ПП для данных 2008–2009 гг.							
(1) ПП по P_m, мгС·мгХл$^{-1}$·ч$^{-1}$	0,36	0,36	136	211	0,69	0,75	43
(2) ПП по P_m, мгС·мгХл$^{-1}$·ч$^{-1}$	0,01	-0,01	-3,1	17	0,71	0,21	43
(3) ПП по P_m, мгС·мгХл$^{-1}$·ч$^{-1}$	0,03	0,03	13	31	0,73	0,26	43
Сопоставление измеренной и вычисленной ПП по независимой базе данных и средним значениям P_m и α^B для трофических градаций из табл. 1							
(1) $ПП_z$, мгС·м$^{-3}$·сут$^{-1}$	24	-24	-36	110	0,84	69	47
(2) $ПП_{z,}$, мгС·м$^{-3}$·сут$^{-1}$	38	-38	-60	1,9	0,63	88	47
(3) $ПП_{z,}$, мгС·м$^{-3}$·сут$^{-1}$	36	-36	-55	33	0,64	86	47
(1) интегральная ПП, мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$	548	-548	-38	62	0,67	1125	6
(2) интегральная $ПП_,$, мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$	982	-982	-68	-20	0,51	1495	6
(3) интегральная $ПП_,$, мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$	916	-916	-63	3	0,38	1463	6

Высокий коэффициент детерминации между измеренными и вычисленными значениями Хл «а» был получен для эвфотического слоя (R^2=0,92, RSME=1,85 мг·м^3), менее значимый – для столба воды (R^2=0,65, RSME=3,75 мг·м^3). Это связано с тем, что в придонном слое возрастает вариабельность концентрации Хл «а» и оптических компонентов, оказывающих влия-

ние на ее определение. В отличие от натурных, спутниковые данные не обеспечили приемлемую точность расчета концентраций Хл «а». Ошибка линейной регрессии 6,2 мг·м^3 для эвфотического слоя оказалась эквивалентна среднегодовой концентрации Хл «а» в точке наблюдений.

В процессе верификации алгоритмов расчета ПП в качестве входящих параметров использовали их средние значения для разных трофических градаций, приведенные в табл. 1. Как и в случае сравнения зависимостей фотосинтеза от света, абсолютные величины ПП, вычисленные на основании уравнения Дж. Стилла, лучше всего соответствовали измеренным значениям ПП (R^2 = 0,84, RMSE = 64 мгС·м$^{-3}$·сут$^{-1}$). Построенные по этому уравнению кривые зависимости фотосинтеза от света на графике, как правило, проходили выше точек с измеренными значениями ПП. Это компенсировало недостаточно подробный отбор проб в верхнем слое максимального фотосинтеза. В свою очередь, лучшие результаты расчета ПП на отдельных глубинах обуславливали лучшие результаты вычисления интегральной ПП (R^2 = 0,67, RMSE = 1125 мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$) и меньшее занижение ее значений (-38%).

Уравнения Т. Платта и А. Яссби–Т. Платта лучше аппроксимировали расчетные данные ПП к измеренным. Недостаточно частый обор проб в верхнем слое сказывался на значениях ПП. В результате этого велики были ошибки регрессии (82–88 мгС·м$^{-3}$·сут$^{-1}$ и 1423-1495 мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$). Несмотря на это уравнение Т. Платта сохраняло высокую предсказывающую способность. Коэффициенты детерминации составляли 0,51–0,63. Величина относительной ошибки была меньше, чем у других уравнений (-6,8–1,9).

ОБСУЖДЕНИЕ

При вычислении ПП по алгоритмам нельзя избежать приближения, поскольку сложно учитывать такие факторы, как дыхание, экссудация, выедание биомассы фитопланктона, их временная изменчивость. Для приемлемого соответствия между прогнозируемыми и наблюдаемыми величинами ПП значения параметров, по сути, подбираются во время калибровки алгоритмов. Тем не менее при отсутствии корректных измерений невозможно получить приемлемый алгоритм расчета ПП. В связи с этим улучшение экспериментальной базы по пространственно-временной изменчивости фотосинтетических параметров P_m и α^B в изучаемом районе должно позволить усовершенствовать продукционные алгоритмы на основе уравнения Т. Платта.

Один из ключевых для моделирования ПП показателей – P_m – в опытах на культурах контролируется температурой. Для природного сообщества фитопланктона эта связь доказана в тропических районах Мирового океана. В высоких широтах влияние температуры на P_m проследить не удается. В российском секторе Балтийского моря наибольшие значения P_m отмечаются в конце лета–начале осени [6, 7]. При этом связь P_m с температурой воды в изучаемом районе выражена гораздо слабее, чем между общей ПП и температурой [16]. В диапазоне температуры воды 0–7 и 13–19 °С изменения РР и температуры тесно связаны. Первый интервал соответствует началу весеннего цветения, второй – началу летнего.

На данном этапе для изучаемого района получены относительно хорошие результаты восстановления параметров для описания зависимости фотосинтеза от света с использованием уравнения Дж. Стилла. Занижением расчетных значений

ПП на 20–30 % характеризуются многие известные модели ПП [3, 4, 17]. Величина ошибок алгоритма расчета ПП в изучаемом районе на основе уравнения Дж. Стилла выше, чем у спектральной модели DESAMBEM (AAE = 285 мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$, B = -75 мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$, MPE = 64%, P_B = -11%, R^2 = 0,46, RSME = 461 мгС·м$^{-2}$·сут$^{-1}$). Однако этапы вычисления значительно проще, а эффективность модели выше (R^2 = 0,67) при использовании средних для трофических градаций значений P_m.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования в прибрежной зоне российского сектора юго-восточной части Балтийского моря в 2008–2009 гг. позволили описать закономерности сезонной динамики концентрации Хл «а» и ПП фитопланктона в столбе воды под влиянием условий среды. Установлено, что вертикальное распределение Хл «а» определяется его концентрацией в поверхностном слое и гидрофизическими условиями, а изменение ПП по вертикали является убывающей функцией глубины и света. Проведен анализ алгоритмов расчета ПП. Показано, что вычисление ПП с использованием уравнений Т. Платта и А. Яссби–Т. Платта обеспечивало лучшее соответствие с данными натурных измерений ПП на выбранных горизонтах, а уравнение Дж. Стилла точнее воспроизводило интегральную ПП.

Исследования проведены в рамках государственного задания Института океанологии им П. П. Ширшова РАН № 0128-2021-0012. Статья подготовлена при поддержке гранта РФФИ № 19-05-50090.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Гоголев, Д. Г. Региональная коррекция алгоритмов расчета концентрации хлорофилла «а» по данным спутниковых радиометров VIIRS и OLCI в юго-восточной части Балтийского моря / Д. Г. Гоголев, Т. В. Буканова, С. В. Александров // Известия КГТУ. – 2020. – № 59. – С. 13–23.

2. Morel, A. Light and marine photosynthesis: A spectral model with geochemical and climatological implications / A. Morel // Progress in Oceanography. – 1991. – V. 26, № 3. – P. 263–306.

3. Региональные алгоритмы оценки концентрации хлорофилла «а» и взвеси в Юго-Восточной Балтике по данным спутниковых сканеров цвета / Т. В. Буканова, С. В. Вазюля, О. В. Копелевич [и др.] // Современные проблемы дистанционного исследования Земли из космоса. – 2011. – Т. 8, № 2. – С. 64–73.

4. Darecki, M. Algorithms for the remote sensing of the Baltic ecosystem (DESAMBEM). Part 2: Empirical validation / M. Darecki, D. Ficek, A. Krężel, M. Ostrowska, R. Majchrowski, S.B. Woźniak, K. Bradtke, J. Dera, B. Woźniak // Oceanologia. – 2008. – V. 50, № 4. – P. 509–538.

5. Stramska, M. Comparison of primary productivity estimates in the Baltic Sea based on the DESAMBEM algorithm with estimates based on other similar algorithms / M. Stramska, A. Zuzewicz // Oceanologia. – 2013. – V. 55, № 1. – P. 77–100.

6. Kudryavtseva, E. A. Hydrological and hydrochemical underpinnings of primary production and division of the Russian sector in the Gdansk Basin of the Baltic Sea / E. A. Kudryavtseva, S. V. Aleksandrov // Oceanology. – 2019. – V. 59, № 1. – P. 49–65.

7. Kudryavtseva, E. Relationship between seasonal variations of primary production, abiotic factors and phytoplankton composition in the coastal zone of the southeastern part of the Baltic Sea / E. Kudryavtseva, S. Aleksandrov, T. Bukanova, O. Dmitrieva, I. Rusanov // Regional studies in Marine Science. – 2019. – V. 32. – Article № 100862.

8. Vollenweider, R. A. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments / R. A. Vollenweider / IBP. №12. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1969. 213 p.

9. Renk, H. Primary production in the Southern Baltic in 1979–1983 / H. Renk // Oceanologia. – 1990. – V. 29. – P. 51–75.

10. Steele, J. H. Environmental control of photosynthesis in the sea / J. H. Steele // Limnology and Oceanography. – 1962. – V. 7. – P. 137–149.

11. Platt, T. Basin-scale estimates of Oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic / T. Platt, C. Caverhill, S. Sathyendranath // Journal of Geophysical Research. – 1991. – V. 96. – № 8. – P. 15147-15159.

12. Platt, T. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton / T. Platt, A. D. Jassby // Phycology. – 1976. – V. 12, № 4. – P. 421–430.

13. Uitz, J. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment on surface chlorophyll / J. Uitz, H. Claustre, A. Morel, S. B. Hooker // Journal of Geophysical Research. – 2006. – V. 111. – C08005.

14. Platt, T. Modelling Primary Production. / T. Platt., C. L. Gallegos / In: Falkowski P. G. Primary Productivity in the Sea. Environmental Science Research. Springer, Boston, MA. – V. 19. – 1980.

15. Lindgren, D. Functional classification of coastal areas as a tool in ecosystem modeling and management / D. Lindgren, L. Håkanson / In : Mass-Balance Modelling and GIS-Based 137 Data Analysis as Tools to Improve Coastal Management. Uppsala, Sweden Uppsala University. – Licentiate thesis. – 2007. – 126 p.

16. Кудрявцева, Е. А. Расчет первичной продукции по спутниковым данным в юго-восточной части Балтийского моря / Е. А. Кудрявцева, Т. В. Буканова // VII Международный Балтийский морской форум (07–12 октября 2019): материалы. – Калининград, 2019. – С. 341–346.

17. Behrenfeld, M. J. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space / M. J. Behrenfeld, E. Boss, D. A. Siegel, D. M. Shea // Global Biogeochemical cycles. 2002, vol. 19, GB1006, doi: 10.1029/2004GB002299.

REFERENCES

1. Gogolev D. G., Bukanova T. V., Aleksandrov S. V. Regional'naya korrektsiya algoritmov rascheta koncentratsii khlorofilla «a» po dannym sputnikovykh radiometrov VIIRS i OLCI v yugo-vostochnoy chasti Baltiyskogo morya [Regional correction of algorithms for chlorophyll «a» concentration retrieval from VIIRS and OLCI

radiometers satellite data of in the south-eastern part of the Baltic Sea]. *Izvestiya KGTU*, 2020, no. 59, pp. 13–23.

2. Morel A. Light and marine photosynthesis: A spectral model with geochemical and climatological implications. *Progress in Oceanography*, 1991, vol. 26, no. 3, pp. 263–306.

3. Bukanova T. V., Vazyulya S. V., Kopelevich O. V., Burenkov V. I., Grigor'ev A. V., Khrapko A. N., Sheberstov S. V., Aleksandrov S. V. Regional'nye algoritmy otsenki kontsentratsii khlorofilla i vzvesi v Yugo-Vostochnoy Baltike po dannym sputnikovykh skanerov tsveta [Regional algorithms for estimation of chlorophyll and suspended matter concentrations in the south-eastern Baltic by ocean color sensors]. *Sovremennye problemy distantsionnogo issledovaniya Zemli iz kosmosa.* 2011, vol. 8, no. 2, pp. 64–73.

4. Darecki M., Ficek D., Krężel A., Ostrowska M., Majchrowski R., Woźniak S. B., Bradtke K., Dera J., Woźniak B. Algorithms for the remote sensing of the Baltic ecosystem (DESAMBEM). Part 2: Empirical validation. *Oceanologia*, 2008, vol. 50, no. 4, pp. 509–538.

5. Stramska M., Zuzewicz A. Comparison of primary productivity estimates in the Baltic Sea based on the DESAMBEM algorithm with estimates based on other similar algorithms. *Oceanologia*. 2013, vol. 55, no. 1, pp. 77–100.

6. Kudryavtseva E. A., Aleksandrov S. V. Hydrological and hydrochemical underpinnings of primary production and division of the Russian sector in the Gdansk Basin of the Baltic Sea. *Oceanology*, 2019, vol. 59, no. 1, pp. 49–65.

7. Kudryavtseva E., Aleksandrov S., Bukanova T., Dmitrieva O., Rusanov I. Relationship between seasonal variations of primary production, abiotic factors and phytoplankton composition in the coastal zone of the south-eastern part of the Baltic Sea. *Regional studies in Marine Science.* 2019. vol. 32, article no. 100862.

8. Vollenweider R. A. *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. IBP. №12. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1969. 213 p.

9. Renk H. Primary production in the Southern Baltic in 1979–1983. *Oceanologia*. 1990, vol. 29, pp. 51–75.

10. Steele J. H. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnology and Oceanography*, 1962, vol. 7, pp. 137–149.

11. Platt T., Caverhill C., Sathyendranath S. Basin-scale estimates of Oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic. *Journal of Geophysical Research*. 1991, vol. 96, no. 8, pp. 15147–15159.

12. Platt T., Jassby A. D. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *Phycology*. 1976, vol. 12, no. 4, pp. 421–430.

13. Uitz J., Claustre H., Morel A., Hooker S.B. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment on surface Chlorophyll. *Journal of Geophysical Research*. 2006. vol. 111, C08005.

14. Platt T., Gallegos C. L. Modelling Primary Production. In: Falkowski P. G. *Primary Productivity in the Sea. Environmental Science Research*. 1980, vol. 19. Springer, Boston, MA.

15. Lindgren D., Håkanson L. Functional classification of coastal areas as a tool in ecosystem modeling and management. In : M*ass-Balance Modelling and GIS-Based*

137 Data Analysis as Tools to Improve Coastal Management. Uppsala, Sweden Uppsala University. Licentiate thesis. 2007, 126 p.

16. Kudryavtseva E. A., Bukanova T. V. Raschet pervichnoy produktsii po sputnikovym dannym v yugo-vostochnoy chasti Baltiyskogo morya [Primary production calculation from remote sensing data]. *Materialy VII Mezhdunarodnogo Baltiyskogo morskogo foruma* [Proceedings of the VII International Baltic Maritime Forum]. Kaliningrad, 2019, pp. 341–346.

17. Behrenfeld M. J., Boss E., Siegel D. A., Shea D. M. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space. *Global Biogeochemical cycles.* 2002, vol. 19, GB1006.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Кудрявцева Елена Андреевна – Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН; кандидат географических наук, научный сотрудник;
E-mail: kudryavtzeva@rambler.ru

Kudryavtseva Elena Andreevna – Shirshov P. P. Institute of Oceanology RAS; PhD in Geographic Sciences, Scientific researcher; E-mail: kudryavtzeva@rambler.ru

Буканова Татьяна Васильевна – Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН; кандидат географических наук, научный сотрудник;
E-mail: tatiana.bukanova@gmail.com

Bukanova Tatiana Vasilyevna – Shirshov P. P. Institute of Oceanology RAS; PhD in Geographic Sciences, Scientific researcher; E-mail: tatiana.bukanova@gmail.com

Александров Сергей Валерьевич – Атлантический филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, зав. лабораторией;
Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник; E-mail: hydrobio@mail.ru

Aleksandrov Sergey Valerievich – Atlantic branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Head of Laboratory;
Shirshov P. P. Institute of Oceanology RAS, PhD in Biological Sciences, Senior Researcher; E-mail: hydrobio@mail.ru