

## ИНТЕГРИРОВАННЫЕ И РАЗРЕШАЮЩИЕ ПО ГЛУБИНЕ МОДЕЛИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ КАРСКОГО МОРЯ

© 2016 г. А. Б. Демидов<sup>1</sup>, С. А. Мошаров<sup>1,2</sup>, В. А. Артемьев<sup>1</sup>,  
А. Н. Ступникова<sup>1</sup>, У. В. Симакова<sup>1</sup>, С. В. Вазюля<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

<sup>2</sup>Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана

e-mail: demspa@rambler.ru

Поступила в редакцию 15.02.2014 г.

Региональные алгоритмы первичной продукции Карского моря были разработаны по базе данных, созданной в 3-х осенних экспедициях (сентябрь–октябрь 1993, 2007 и 2011 гг.). Верификация моделей была проведена по данным, собранным в сентябре 2013 г. Сравнение адекватности различных алгоритмов натурным данным показало, что модель с разрешением по глубине воспроизводит величины интегральной первичной продукции (ИПП) лучше, чем интегрированная по глубине модель (ошибки линейной регрессии равнялись 0.29 и 0.31, соответственно). По сравнению с моделями, включающими только хлорофилл “а”, воспроизводимость алгоритмов повышалась при введении в расчетные формулы среднего в слое дневного ассимиляционного числа и эффективности фотосинтеза в качестве коэффициентов и с использованием падающей фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР) как входящего параметра. Наши результаты показывают, что эффективность моделей первичной продукции Карского моря повышается при включении в расчеты фотофизиологических параметров, ФАР и вертикального разрешения. С использованием спутниковых данных разработанные модели ИПП могут быть применены для оценки годовых величин и исследования долговременной изменчивости первичной продукции в морях Арктики, сходных с Карским морем по гидролого-гидрохимическим условиям.

DOI: 10.7868/S003015741604002X

### ВВЕДЕНИЕ

Одна из основных проблем изучения и оценки первичной продукции в океане заключается в том, что экспедиционные исследования обеспечивают получение величин ПП (расшифровка символов и аббревиатура названий представлены в табл. 1) для данного места и времени, но не позволяют изучить пространственно-временную изменчивость, выявить широкомасштабные и продолжительные тренды этого параметра, а также оценить с достаточной точностью ее годовые величины [20]. Для решения этих задач при помощи экспериментальных судовых данных требуется значительная экстраполяция [19, 46], которая делает невозможным произвести с достаточной точностью количественное определение изменчивости ПП в больших пространственно-временных масштабах. Эта проблема может быть решена при использовании биооптических спутниковых данных, которые дают информацию о различных характеристиках поверхности океана (например, поверхностные хлорофилл и температура, а также приходящая фотосинтетически активная радиация) для больших акваторий с высокой частотой

во времени [23, 51, 52, 56]. Один из подходов к использованию спутниковой информации подразумевает разработку и верификацию алгоритмов расчета первичной продукции на основе экспериментальных данных и использование поверхностных характеристик в качестве входящих в эти модели параметров [16, 25, 61].

Существует несколько классификаций моделей первичной продукции. Не претендуя на полноту их обзора, следует упомянуть некоторые из них. В зависимости от основных параметров, различают:

1) основанные на величинах концентрации хл “а” (Chl-based models) модели, использующие величины  $A_{Chl_{max}}$  [например, 16];

2) основанные на величинах содержания углерода фитопланктона (C-based models) модели, использующие скорость роста фитопланктона [15, 75];

3) модели, связанные с циркуляцией и биогеохимией водных масс (GCM-based models) [34, 45, 53, 73]. Классификация, опирающаяся на разрешение модели по глубине и длинам волн солнечного излучения, предусматривает разделение на типы WIDI (wavelength- and depth-integrated),

**Таблица 1.** Переменные, обозначения и аббревиатура, использованные в статье

Переменная	Единица измерения	Обозначение
ИПП <sub>и</sub>	мгС/м <sup>2</sup> в день	Измеренная интегральная первичная продукция
ИПП <sub>м</sub>	мгС/м <sup>2</sup> в день	Интегральная первичная продукция, рассчитанная с помощью модели
ПП <sub>z</sub>	мгС/м <sup>3</sup> в день	Измеренная первичная продукция на горизонте z
Хл <sub>0</sub>	мг/м <sup>3</sup>	Концентрация хл “а” на поверхности
Хл <sub>z</sub>	мг/м <sup>3</sup>	Концентрация хл “а” на горизонте z
Хл <sub>фс</sub>	мг/м <sup>2</sup>	Содержание хл “а” в слое фотосинтеза
k		Индекс вертикального распределения хл “а” (Хл <sub>фс</sub> /Хл <sub>0</sub> )
АЧ <sub>мах</sub>	мгС/мг хл “а” в час	Максимальное ассимиляционное число
АЧ <sub>z</sub>	мгС/мг хл “а” в час	Ассимиляционное число на глубине Z
ДАЧ <sub>c</sub>	мгС/мг хл “а”	Среднее в столбе воды дневное ассимиляционное число
ψ	гС/г хл “а”/Ein	Эффективность фотосинтеза в столбе воды
I <sub>0</sub> (ФАР)	Ein/м <sup>2</sup> в день	Подповерхностная фотосинтетически активная радиация
I <sub>z</sub>	%	Относительная облученность на горизонте z
Z <sub>s</sub>	м	Глубина прозрачности по диску Секки
T <sub>0</sub>	°С	Поверхностная температура
K <sub>d</sub>	м <sup>-1</sup>	Коэффициент диффузного ослабления света
ξ		Оптическая глубина (K <sub>d</sub> z)
Символы и аббревиатура		
ПП		Первичная продукция
ИПП		Интегральная первичная продукция (первичная продукция в столбе воды)
хл “а”		Хлорофилл “а”
ФАР		Фотосинтетически активная радиация
ВПС		Верхний перемешанный слой
ПХМ		Подповерхностный хлорофильный максимум
РОВ		Растворенное органическое вещество
ВОВ		Взвешенное органическое вещество

WIDR (wavelength-integrated and depth-resolved) и WRDR (wavelength- and depth-resolved) [25].

Оценка адекватности модельных расчетов натурным данным (воспроизводимость модели) перечисленных выше типов алгоритмов проводилась в глобальном и региональном масштабах [22, 25, 32, 65, 66]. Выводы, к которым пришли авторы этих работ, были: (а) воспроизводимость моделей не зависит от их сложности, а именно, количества входящих параметров, разрешения по глубине и длинам волн и (б) модели завышают или занижа-

ют глобальную величину годовой ПП приблизительно в 2 раза. Эти выводы применимы и к моделям, разработанным для Арктики [40], а также адаптированным для этого региона алгоритмам, использовавшимся для оценки годовых величин ПП, ее сезонной и межгодовой динамики [39, 63].

Известно, что алгоритмы ИПП, созданные на базе данных для всего Мирового океана снижают свою точность при их использовании в региональном масштабе [18, 22, 66, 68]. Поэтому, один из путей повышения воспроизводимости моде-

лей первичной продуктивности заключается в разработке региональных алгоритмов на основе экспериментальных данных для районов и морей с особыми гидрофизическими, гидрооптическими и биогеохимическими условиями. К таким водоемам относятся Карское море в силу специфики протекающих в нем процессов новообразования органического вещества. Речной сток Оби и Енисея, объем которого в среднем около  $1100 \text{ км}^3/\text{год}$  [71], составляет примерно 55% от общего речного стока во все Арктические моря России и более чем 1/3 от общего стока пресных вод в Арктический океан [36]. Большой приток пресных вод формирует резкое расслоение водной толщи по вертикали и узкие фронтальные зоны между речными и морскими водами. Вследствие этого, структурно-функциональные характеристики планктонных сообществ пелагиали дифференцированы по акватории моря и по вертикали водного столба [7, 8, 33, 41, 47, 55]. Следствием формирования резких градиентов физико-химических свойств водных масс, прежде всего солёности и концентрации взвешенного и растворенного вещества, являются особенности абиотических и биотических факторов, определяющих условия первичного продуцирования фитопланктона. К таким особенностям относятся, прежде всего, низкие в течение всего года температура и прозрачность воды, как следствие последней, небольшая (в среднем 22 м) толщина слоя фотосинтеза и высокое, в среднем  $>1 \text{ мг/м}^3$ , содержание хл “а” в слое над пикноклином [1, 6]. Небольшая глубина является другой чертой Карского моря, определяющей особенности снабжения слоя фотосинтеза основными биогенными элементами. Средняя глубина моря составляет 110 м, а средняя глубина шельфа – 56 м [24, 42].

Существующие в настоящее время оценки первичной продукции Карского моря основаны либо на расчетах исключительно по содержанию хл “а” [2, 39], либо произведены с использованием адаптированных для Арктики моделей, изначально разработанных для других районов Мирового океана, в частности, для Антарктики [63]. Эти оценки могут значительно расходиться с экспедиционными данными [27]. Одной из причин этих расхождений, по-видимому, является отсутствие учета фотоадаптивных параметров фитопланктона (таких как ассимиляционная активность, эффективность фотосинтеза) и уровня приходящей ФАР в регрессионных моделях, связывающих содержание хл “а” с первичной продукцией в столбе воды. Недавними работами показано, что эти показатели в значительной степени определяют величины первичной продукции Карского моря, по крайней мере, в осенний период [27]. Другой причиной может являться игнорирование особенностей вертикального распределения хл “а”. Таким образом, адекватная оценка

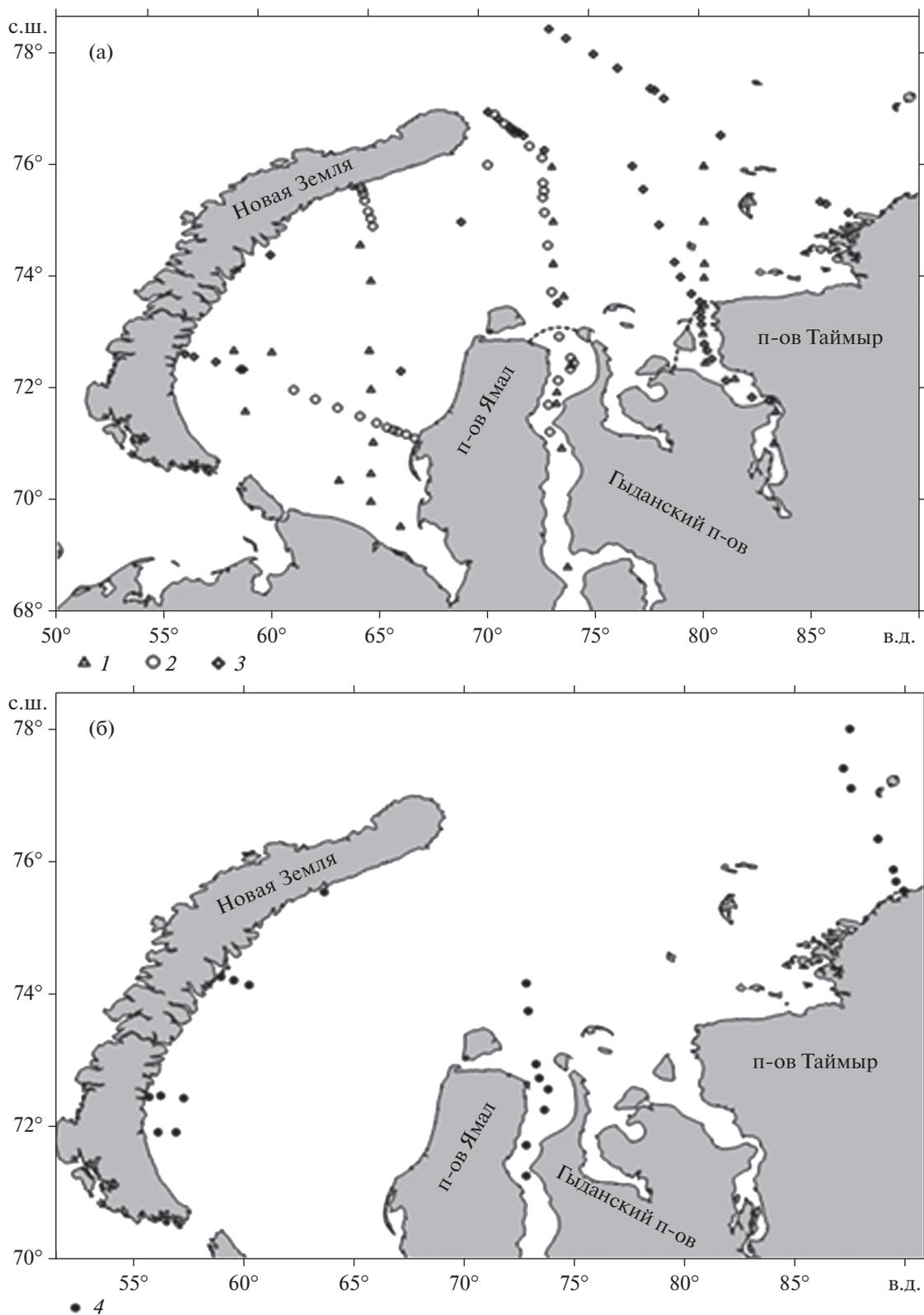
ИПП Карского моря требует разработки региональных моделей, учитывающих фотофизиологические особенности фитопланктона и его вертикальное распределение. Самостоятельное методологическое значение имеет сравнение воспроизводимости моделей разных типов.

Исходя из сказанного выше, нами сформулированы следующие цели настоящей работы: (а) разработать региональные модели ИПП Карского моря WIDI и WIDR типов, использующих в качестве входящих параметров содержание хл “а”, ФАР, а также ассимиляционное число и показатель эффективности фотосинтеза; (б) провести верификацию этих моделей по независимым данным, т.е. по базе измерений, которая не была использована в создании алгоритмов; (в) оценить роль вертикального распределения хл “а” в повышении точности моделей; (г) провести сравнение эффективности моделей различных типов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Источники данных, отбор проб и районирование Карского моря.** База данных, анализируемая в работе, была создана по материалам 3-х комплексных экосистемных экспедиций в Карское море: 49-й рейс НИС “Дмитрий Менделеев” (август–сентябрь 1993 г.), 54 и 59-й рейсы НИС “Академик Мстислав Келдыш” (сентябрь 2007 г. и сентябрь–октябрь 2011 г., соответственно). Описание районов исследований и местоположение станций приводятся в предыдущих работах [1, 6], а на рис. 1а приводится сводная карта расположения мест отбора проб, выполненного в перечисленных экспедициях. В общей сложности содержание хл “а” исследовано на 113-ти, а измерения величин первичной продукции было произведено на 85-ти станциях. Данные по ПП, хл “а” и ФАР, использованные для верификации моделей, были получены для 31-й станции в 125-м рейсе НИС “Профессор Штокман” в августе–сентябре 2013 г. (рис. 1б).

Процедура отбора проб подробно описана в недавней работе [27]. Местоположение станций выбиралось по результатам гидрофизических и гидрооптических съемок, осуществлявшихся с помощью сканирующего мультипараметрического зонда “Рыбка” и проточного флуориметра, разработанных в ИО РАН. Выбор местоположения станций служил целям максимального покрытия экспериментальными точками исследуемой акватории и получения наиболее полных характеристик узких градиентных фронтальных зон. Горизонты отбора проб определялись после предварительного зондирования температуры, электропроводности и флуоресценции STD-зондами Seabird Electronics (SBE-19 и SBE-32).



**Рис. 1.** Расположение станций, на которых были собраны данные по продукционным параметрам фитопланктона для разработки (а) и верификации (б) моделей.

1 – 49-й рейс НИС “Дмитрий Менделеев”; 2 – 54-й рейс НИС “Академик Мстислав Келдыш”; 3 – 59-й рейс НИС “Академик Мстислав Келдыш”; 4 – 125-й рейс НИС “Профессор Штокман”.

Для определения содержания хл “а” пробы воды отбирали пластиковыми батометрами комплекса Carousel Water Sampler с 6–9-ти горизонтов верхнего 100-метрового слоя. Проба из поверхностного слоя на этих станциях отбиралась пластиковым ведром одновременно с замыканием батометров у поверхности.

Данные по содержанию хл “а”, величинам ПП, ФАР и плотности воды были распределены согласно трофическим грациям. В качестве показателя уровня продуктивности вод были выбраны величины  $X_{L_0}$  [54, 74] в следующих диапазонах: 0.1–0.5 (I), 0.5–1.0 (II), 1.0–2.0 (III) и >2 (IV) мг/м<sup>3</sup>. Процедура выделения трофических типов вод Карского моря подробно описана при рассмотрении вертикальной изменчивости ПП и хл “а” [4].

**Измерение первичной продукции, содержания хлорофилла, надводной и подводной облученности.** Методика и схемы постановки опытов по определению ПП подробно описаны ранее [1, 6] и обобщены в работе Демидова с соавторами [27]. Во всех экспедициях первичную продукцию измеряли при помощи радиоуглеродной модификации скляночного метода [70]. Определение содержания хл “а” проводили при помощи спектрофотометрического [43, 67] или флуориметрического [44] методов. Эти данные были использованы для разработки моделей ИПП.

Величины ПП, использовавшиеся для верификации моделей были получены в ходе экспериментов в инкубаторе ICES [26]. Меченые  $N^{14}CO_3$  пробы инкубировались при искусственном освещении в течение 3–4 ч. Ассимиляционное число было рассчитано для 12-ти световых уровней. Результаты использовались для построения световых кривых фотосинтеза, которые аппроксимировались экспоненциальной функцией [58]:

$$AЧ = AЧ_{\max} (1 - \exp(-\alpha I / AЧ_{\max})) \times \exp(-\beta I AЧ_{\max}), \quad (1)$$

где  $\alpha$  – показатель эффективности фотосинтеза, начальный наклон световой кривой (мгС/мг хл “а” в час/Ein/м<sup>2</sup> в секунду);  $I$  – интенсивность света (Ein/м<sup>2</sup> в секунду);  $\beta$  – параметр светового угнетения, отрицательный наклон световой кривой (мгС/мг хл “а” в час/Ein/м<sup>2</sup> в секунду).

Интенсивность надводной облученности измеряли с помощью пиранометра [1] или с использованием датчика падающей радиации в диапазоне ФАР LI-190SA (LI-COR). Результаты измерений автоматически интегрировались в блоке LI-1400 за пятиминутные интервалы (Ein/м<sup>2</sup>) в течение дня и сохранялись во внутренней памяти блока. В последующем эти величины использовались для расчета интегральной величины падающей радиации за период экспозиции экспериментальных склянок при определении первич-

ной продукции и за весь световой период для конкретной даты.

Показатель вертикального ослабления облученности ( $K_d$ ) измеряли с помощью альфамера. При отсутствии подводных гидрооптических измерений, величины  $K_d$  были рассчитаны по эмпирической зависимости показателя ослабления от относительной прозрачности по диску Секки ( $Z_s$ ), полученной в августе–сентябре 1993 г. [1, 27]:

$$K_d = (0.81 \ln Z_s + 0.79) / Z_s, \quad (2)$$

На станциях, где не проводились измерения  $Z_s$ , величины  $K_d$  рассчитывались по  $X_{L_0}$ :

$$K_d = 0.13 \ln X_{L_0} + 0.37. \quad (3)$$

Кроме того, расчет  $K_d$  был произведен с использованием  $Z_s$ , как пересчетного коэффициента

$$K_d = x / Z_s, \quad (4)$$

где  $x$  варьирует от 1.7 до 2.3 (1.7 – [64], 2.3 – [35], 1.84 – [29]). Для расчетов мы выбрали среднее значение  $x$ , тогда

$$K_d = 1.95 / Z_s. \quad (5)$$

В тех случаях, когда были доступны данные и по  $Z_s$ , и по  $X_{L_0}$ , мы использовали все три метода для расчета средней величины  $K_d$ .

**Верификация моделей.** Связь между измеренными и рассчитанными с помощью моделей величинами ИПП аппроксимировались уравнениями линейной регрессии. Степень связи между ИПП<sub>и</sub> и ИПП<sub>м</sub> оценивалась по коэффициенту детерминации ( $R^2$ ). Полученные регрессии сопоставлялись с линией оптимального соответствия (1 : 1). Ошибка линейной регрессии (RMSD) была использована для оценки адекватности моделей. RMSD характеризует степень различия логарифмированных значений ИПП<sub>и</sub> и ИПП<sub>м</sub> и включает как систематическую, так и случайную погрешности [28, 72]:

$$RMSD = \left( \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \Delta(i)^2 \right)^{1/2}, \quad (6)$$

где разность между расчетной и измеренной величинами  $\Delta(i)$  определяется как:

$$\Delta(i) = \lg(\text{ИПП}_m(i)) - \lg(\text{ИПП}_и(i)). \quad (7)$$

Ранее RMSD для lg-нормированных величин была использована для оценки адекватности продукционных алгоритмов в ходе сравнений эффективности различных моделей (Primary Production Algorithm Round Robin (PPARR)) [22, 32, 65, 66]. Модели, имеющие низкую величину RMSD, эффективнее алгоритмов с высоким значением последней. RMSD, близкое к 0.3, свидетельствует о завышении или занижении расчетных значений по сравнению с измеренными величинами при-

Таблица 2. Описание моделей и источники данных

Название	Определение	Тип модели	Входящие параметры	Источники	Региональная специфичность
Хл <sub>0</sub> _рег	Регрессионный алгоритм, основанный на связи Хл <sub>0</sub> и ИПП	WIDI	Хл <sub>0</sub>	Наст. статья	Карское море
Ψ–Мод	Модель, разработанная по средним для региона величинам ПП, хл “а” и ФАР	WIDI	Хл <sub>0</sub> , ФАР	Наст. статья	Карское море
Хл <sub>z</sub> _рег	Регрессионный алгоритм, основанный на связи Хл <sub>z</sub> и ПП <sub>z</sub> Карского моря	WIDR	Хл <sub>z</sub>	Наст. статья	Карское море
KSDRM	Разрешающая по глубине модель ПП Карского моря (Kara Sea depth-resolved model)	WIDR	Хл <sub>0</sub> , ФАР	Наст. статья	Карское море

Примечание. WI – интегрированные по длинам волн, DI – интегрированные по глубине, DR – разрешающие по глубине.

близительно в 2 раза. Кроме этого, нами были рассчитаны средние величины систематической погрешности ( $B$ ) для каждой модели, чтобы оценить завышение или занижение ИПП<sub>и</sub>, где

$$B = \overline{\lg(\text{ИПП}_m)} - \overline{\lg(\text{ИПП}_i)}. \quad (8)$$

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Мы рассмотрели подходы к параметризации Chl-based моделей WIDI и WIDR типов, разработанных на базе банка данных по продукционным параметрам Карского моря. Краткое описание моделей приводится в табл. 2.

**Эмпирическая зависимость между поверхностным хлорофиллом и первичной продукцией в столбе воды.** Содержание хл “а” рассматривается в простейших моделях как показатель первичной продукции в столбе воды [30, 69]. По спутниковым данным величины ИПП часто рассчитывают, используя концентрацию хл “а” в слое, формирующем поток восходящего излучения, регистрируемом сканерами цвета океана, близкую к Хл<sub>0</sub>. Для Карского моря это положение подтверждено при исследовании условий формирования первичной продукции [27]. В предыдущих работах поверхностный хлорофилл использован для оценки интегральной первичной продукции морей Российской Арктики [2] и Мирового океана [3].

По данным, полученным в Карском море в осенний период, нами прослежена достоверная линейная зависимость между Хл<sub>0</sub> и ИПП<sub>и</sub>. Уравнение регрессии имеет вид

$$\lg \text{ИПП} = 1.62 + 0.40 \lg \text{Хл}_0 \quad (9)$$

$(R^2 = 0.12; N = 85; p < 0.01).$

Причины слабой корреляции заключаются в лимитировании величин ИПП<sub>и</sub> значениями приходящей солнечной радиации и подводной освещенности в конце вегетационного сезона, а также низкой ассимиляционной активностью фитопланктона Карского моря в осенний период [27]. Доминирующая роль светового фактора в регулировании уровня первичной продукции Карского моря определяется особенностями оптических свойств вод (высокие концентрации РОВ и ВОВ, малая прозрачность и небольшой слой фотосинтеза) и временем проведения экспедиций. Известно, что в конце вегетационного сезона значение светового фактора в процессах первичного продуцирования возрастает [21, 37, 59, 76]. Тем не менее, из-за простоты использования такого подхода мы сочли возможным протестировать регрессионную модель Хл<sub>0</sub> – ИПП<sub>и</sub> и сравнить результаты ее верификации с эффективностью предсказания ИПП с помощью других алгоритмов расчета.

**Интегрированная по глубине модель первичной продукции Карского моря (Ψ–Мод).** Теоретическая основа Ψ–Мод была заложена в работах Платта с соавторами [57, 60, 62], где описаны отношения между величинами ИПП, Хл<sub>fc</sub> и ФАР. Изначально разработка Ψ–Мод основывалась на данных, собранных в тропических, умеренных и полярных районах Мирового океана. Модель была протестирована в ходе PPARR1 [22]. Адаптированный для Карского моря алгоритм включает средние величины эффективности утилизации солнечной энергии в столбе воды ( $\psi = \text{ДАЧ}_c/I_0$ ) [31] и индекс вертикального распределения хл “а” ( $k = \text{Хл}_{fc}/\text{Хл}_0$ ) [22] в качестве коэффициентов модели. Входящими параметрами являются величины содержания Хл<sub>0</sub> и дневной приходящей ФАР. Эти показатели сравнительно легко определяются в

полевых условиях. При таком подходе ИПП может быть рассчитана, как

$$\text{ИПП}_m = k\psi X_{L_0} I_0. \quad (10)$$

Так как распределение произведения  $k\psi$  носит ярко выраженный логнормальный характер, целесообразно использование средней геометрической величины [9], которая при осреднении для всего моря равняется 8.27, следовательно, уравнение (10) принимает следующий вид

$$\text{ИПП}_m = 8.27 X_{L_0} I_0. \quad (11)$$

Следует отметить, что этот алгоритм расчета применялся нами ранее при исследовании пространственной изменчивости ИПП в проливе Дрейка [5].

**Эмпирическая зависимость между содержанием хлорофилла и первичной продукцией Карского моря ( $X_{L\_рег}$ ).** Уравнение линейной регрессии, описывающей связь между логарифмами величин хл “а” и ПП на всех глубинах имеет следующий вид

$$\lg \text{ПП}_z = 0.43 + 1.13 \lg X_{L_z} \quad (12)$$

$(R^2 = 0.27; N = 355; p < 0.01).$

Полученное уравнение было использовано для расчета  $\text{ПП}_z$  по модельным кривым вертикального распределения хл “а” (см. ниже). Аналогичный подход был использован Хилл с соавторами [39] для расчета величин первичной продукции в Арктике. Следует отметить, что корреляция между  $X_{L_z}$  и  $\text{ПП}_z$  по базе данных ARCSS-PP, использованной этими авторами, была выше ( $R^2 = 0.66$ ).

**Аппроксимация кривых вертикального распределения хлорофилла и модель первичной продукции Карского моря с разрешением по глубине (KSDRM).** Разработка KSDRM основана на использовании  $AЧ_{max}$ , и вертикальных кривых АЧ и хл “а”. Дневная  $\text{ИПП}_n$  рассчитывается путем интегрирования по глубине

$$\text{ИПП}_n = \int_z^0 AЧ_z X_{L_z} DL(dz), \quad (13)$$

где  $AЧ_z$  и  $X_{L_z}$  – ассимиляционное число и концентрация хл “а” на глубине  $Z$ , соответственно, а  $DL$  – длительность светового дня.

Величины  $AЧ_z$  были рассчитаны по степенной зависимости  $AЧ_z$  от ФАР ( $I_z$ ), выраженных в процентах от максимальных величин:  $AЧ_{max}$  и  $I_0$ , соответственно:

$$AЧ_{отн} = 11.65 I_z^{0.49}, \quad (14)$$

следовательно,

$$AЧ_z = AЧ_{max} ((11.65 I_z^{0.49})/100). \quad (15)$$

Значения  $AЧ_{max}$  были получены с использованием эмпирической зависимости этого показателя от  $I_0$  [27], где

$$AЧ_{max} = 10^{-0.71+0.90 \lg I_0}. \quad (16)$$

Путем подстановки  $AЧ_{max}$  из формулы (16) в выражение (15) получаем следующее уравнение:

$$AЧ_z = (10^{-0.71+0.90 \lg I_0}) ((11.65 I_z^{0.49})/100). \quad (17)$$

Параметризация вертикальных профилей хл “а” была проведена в предыдущей работе [4]. Ниже мы приводим формулы аппроксимирующих кривых вертикального распределения хл “а” для вод разных трофических уровней.

I-я трофическая градация ( $X_{L_0} = 0.1 - 0.5 \text{ мг/м}^3$ ): в пределах эвфотического слоя (1% ФАР)

$$X_{L_z} = X_{L_0} ((K_d z) + 68.96)/105.2, \quad (18)$$

ниже эвфотического слоя

$$X_{L_z} = X_{L_0} ((K_d z) - 17.47)/-19.95, \quad (19)$$

II-я трофическая градация ( $X_{L_0} = 0.5 - 1.0 \text{ мг/м}^3$ )

$$X_{L_z} = X_{L_0} \exp(-(K_d z) + 0.08)/8.90, \quad (20)$$

III-я трофическая градация ( $X_{L_0} = 1.0 - 2.0 \text{ мг/м}^3$ )

$$X_{L_z} = X_{L_0} \exp(-(K_d z) - 0.05)/6.52, \quad (21)$$

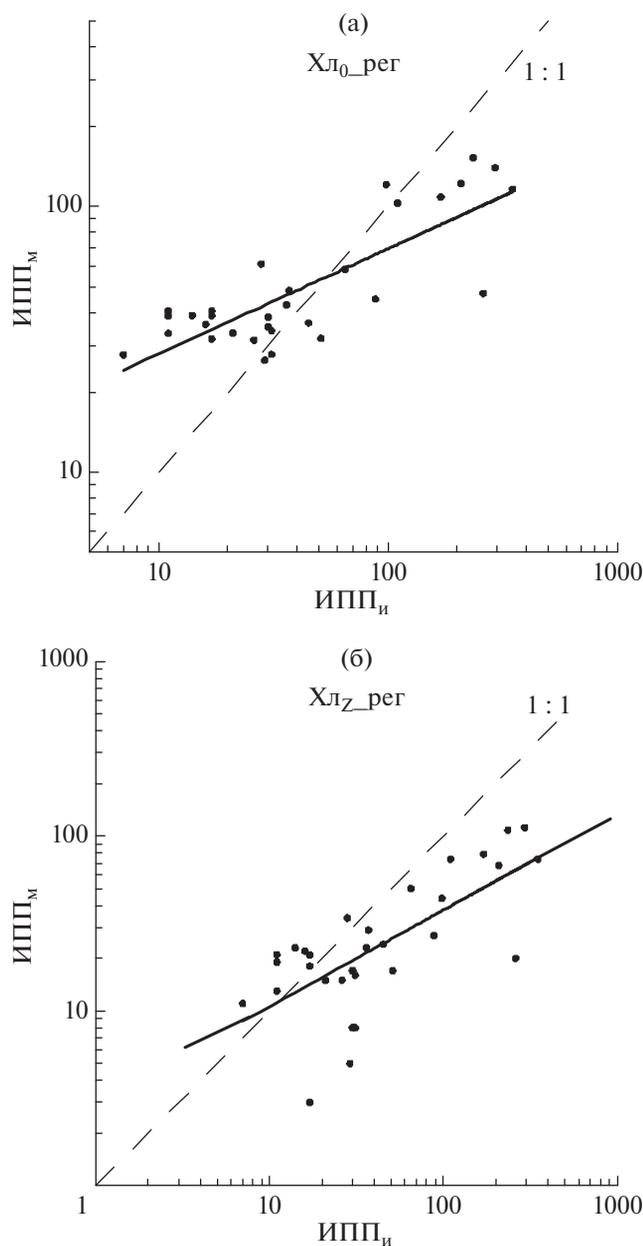
IV-я трофическая градация ( $X_{L_0} > 2.0 \text{ мг/м}^3$ )

$$X_{L_z} = X_{L_0} ((K_d z) - 18.02)/-20.20. \quad (22)$$

Таким образом, становится возможным рассчитывать ИПП в пределах каждой трофической градации вод, используя уравнение (13), подставив вместо  $AЧ_z$  и  $X_{L_z}$  уравнения (17) и (18)–(22), соответственно. При таком подходе входящими в модель параметрами являются  $X_{L_0}$ ,  $I_0$  и  $K_d$ .

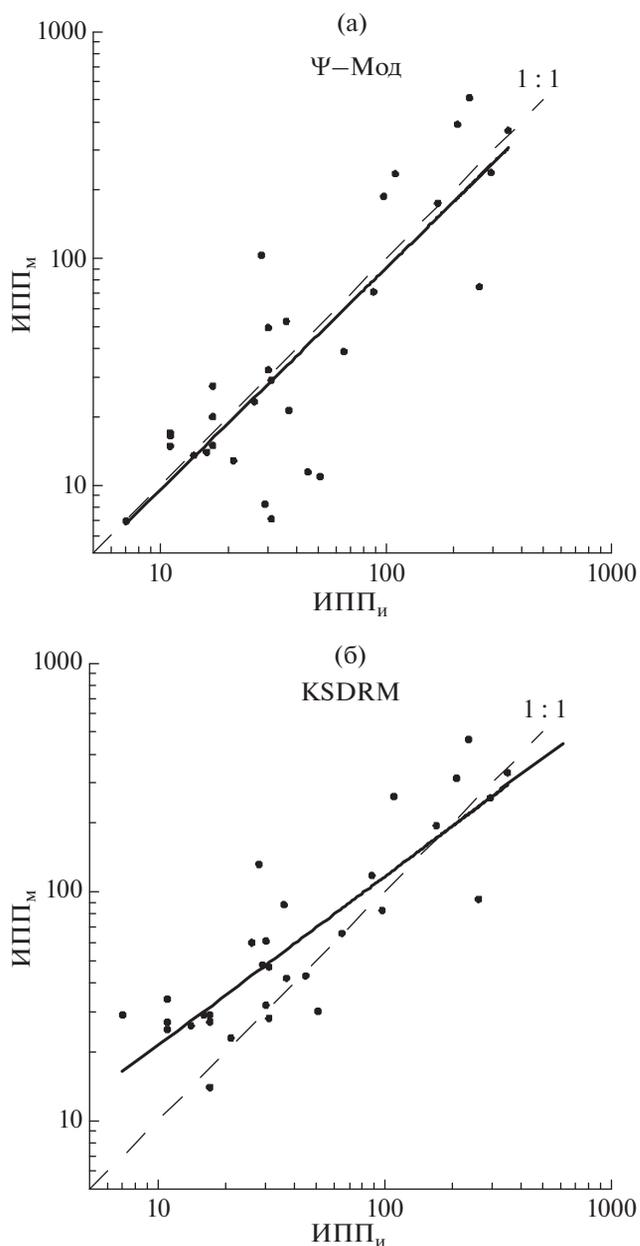
**Оценка адекватности моделей с помощью регрессионного анализа.** Используя экспедиционные данные, полученные в Карском море, в качестве входящих параметров, мы провели верификацию региональных алгоритмов, основанных на величинах концентрации хл “а” (Chl-based). Результаты регрессионного анализа представлены на рис. 2 и 3 и в табл. 3. Модельные расчеты соответствовали измеренным величинам ИПП на 50–74%. Модель, разработанная исключительно на основе распределения хл “а” в столбе воды ( $X_{L\_рег}$ ), имела наименьшую предсказывающую способность ( $R^2 = 0.50$ ) (табл. 3). Алгоритмы  $X_{L\_рег}$  и  $\Psi$ -Мод имели более высокую эффективность ( $R^2 = 0.65$  и  $0.69$ , соответственно), также как и модель с вертикальным разрешением (KSDRM) ( $R^2 = 0.74$ ).

Идеальный алгоритм, результаты верификации которого описываются уравнением линейной регрессии  $y = b + ax$ , имеет отношение 1 : 1 между измеренными и рассчитанными величинами



**Рис. 2.** Сравнение измеренных ( $IПП_{и}$ ,  $mgC/m^2$  в день) и рассчитанных ( $IПП_{м}$ ,  $mgC/m^2$  в день) величин первичной продукции в столбе воды, полученных при помощи  $Хл_{0\_рег}$  (а) и  $Хл_{z\_рег}$  (б) моделей (краткое описание моделей см. в табл. 2).

ми ( $a = 1$ ). Наименьшая величина  $a$ , равная 0.40 была получена для простейшей модели ИПП, опирающейся только на содержание хл “а” на поверхности ( $Хл_{0\_рег}$ ) (рис. 2а). Лучшее отношение между  $IПП_{и}$  и  $IПП_{м}$  было получено для  $\Psi$ -Мод ( $a = 0.98$ ) (рис. 3а). Сравнительно высокое значение коэффициента  $a$  (0.74) было рассчитано при верификации KSDRM (рис. 3б; табл. 3).  $Хл_{0\_рег}$  и KSDRM в среднем завышали ( $B > 0$ ), а  $Хл_{z\_рег}$  и



**Рис. 3.** Сравнение измеренных ( $IПП_{и}$ ,  $mgC/m^2$  в день) и рассчитанных ( $IПП_{м}$ ,  $mgC/m^2$  в день) величин первичной продукции в столбе воды, полученных при помощи  $\Psi$ -Мод (а) и KSDRM (б) (краткое описание моделей см. в табл. 2).

$\Psi$ -Мод, напротив, занижали ИПП ( $B = -0.03$  и  $-0.25$ , соответственно).

**Ошибка регрессии (RMSD) и эффективность моделей (ME).** Величины RMSD и ME представлены в табл. 3. Данные показателей адекватности моделей свидетельствуют о том, что алгоритмы, разработанные с использованием фотоадаптивных параметров ( $\Psi$ -Мод) и учитывающие характер вертикального распределения хл “а” (KSDRM) лучше предсказывают величины *in situ* ИПП

**Таблица 3.** Результаты регрессионного анализа связи логарифмов величин ИПП<sub>и</sub> и ИПП<sub>м</sub> и показатели эффективности различных моделей

Модель	Регрессионная статистика				Показатели эффективности			
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>	<i>p</i>	<i>B</i>	$\sigma$	RMSD	ME
Хл <sub>0</sub> _рег	0.40	1.05	0.65	<0.01	0.07	0.23	0.32	0.53
Ψ–Мод	0.98	0.01	0.69	<0.01	–0.03	0.56	0.31	0.58
Хл <sub>z</sub> _рег	0.55	0.48	0.50	<0.01	–0.25	0.37	0.42	0.21
KSDRM	0.74	0.59	0.74	<0.01	0.17	0.41	0.29	0.62

Примечание. *a* и *b* – коэффициенты в уравнении линейной регрессии; *R*<sup>2</sup> – коэффициент детерминации; *p* – доверительный интервал регрессии; *B* – систематическая ошибка модели;  $\sigma$  – стандартное отклонение; RMSD и ME – средняя квадратическая ошибка регрессии и эффективность модели, соответственно.

(RMSD 0.31 и 0.29, соответственно), чем модели, принимающие во внимание исключительно содержание хл “а” (Хл<sub>0</sub>\_рег и Хл<sub>z</sub>\_рег) (RMSD 0.32 и 0.42, соответственно). Этот результат подтверждается и при рассмотрении ME в качестве показателя воспроизводимости модели (табл. 3).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В настоящей работе нами представлены результаты разработки региональных моделей ИПП Карского моря и сравнение их воспроизводимости. Ниже обсуждается возможность применения и степень адекватности интегрированных и разрешающих по глубине, а также простейших и более сложных моделей для оценки ИПП Карского моря.

**Сравнение интегрированных и разрешающих по глубине моделей.** Результаты наших исследований (табл. 3) не показали существенных различий в точности предсказаний величин ИПП между WIDI и WIDR региональными моделями (Ψ–Мод и KSDRM, соответственно). Тем не менее, следует отметить, что воспроизводимость разрешающей по глубине модели Карского моря была немного выше, чем интегрированной Ψ–Мод (RMSD = 0.29 и 0.31, соответственно). С другой стороны региональная WIDI Ψ–Мод имела минимальную ошибку (*B* = –0.03), а WIDR алгоритм (KSDRM) характеризовался более высокими коэффициентом детерминации и эффективностью, чем Ψ–Мод (табл. 3). Верификация Хл<sub>0</sub>\_рег, Ψ–Мод и KSDRM показала занижение или завышение ИПП в приблизительно 2 раза (RMSD изменялся от 0.29 до 0.32). Исключение составил Хл<sub>z</sub>\_рег алгоритм, характеризовавшийся большей ошибкой регрессии (RMSD = 0.42) (табл. 3).

Саба с соавторами [65] исследовал связь воспроизводимости модели и глубины станции. В результате было показано, что модели обычно занижают истинные значения ИПП на станциях с глубинами более 4000 м, завышают их на глубинах менее 750 м, а погрешность расчетов возрастает с уменьшением глубины места отбора проб.

Наше результаты в целом соответствуют этим данным [65], так как все станции в Карском море, на которых проводились измерения ПП имели глубины < 750 м.

Ранее было показано, что учет вертикального распределения хл “а” в продукционных моделях улучшает результаты расчетов ИПП незначительно [17, 66]. Интегрированные по глубине модели объясняли ~85% ИПП<sub>и</sub>, в то время как вертикальная изменчивость биомассы фитопланктона и интенсивности света в сумме составляли лишь ~15% [17]. Разработка региональных моделей ИПП Карского моря показала, что включение данных по вертикальному распределению хл “а” и АЧ в расчетные формулы повышает точность оценки приблизительно на 7%, если за показатели последней принимаются RMSD и ME (табл. 3). Кроме того, результаты сравнения Ψ–Мод и KSDRM показали, что первая из упомянутых моделей незначительно занижает ИПП<sub>и</sub> (*B* = –0.03), в то время как вторая немного завышает *in situ* ИПП (*B* = 0.17).

Обычно, в моделях ИПП Арктического океана [63] вертикальное распределение хл “а” принимается гомогенным в пределах ВПС и уменьшающимся по экспоненте ниже этого слоя [12]. Похожая картина вертикального хода кривых хл “а” после “цветения” и равномерное его распределение от поверхности до границы слоя фотосинтеза до “цветения” была описана Хилл и Зиммерманном [40] в Чукотском море. Равномерное вертикальное распределение хл “а” в слое фотосинтеза было использовано позже в оценках ИПП Арктики по спутниковым и экспедиционным данным [39]. По-видимому, более точное описание характера вертикального распределения хл “а” является условием повышения эффективности WIDR моделей.

Особенности вертикального распределения хл “а” в Арктическом океане могут существенно

влиять на величину ИПП из-за наличия ГХМ, который часто встречается, как правило, в период после окончания “цветения” и приводит к образованию вторичного максимума ПП или сглаживает ее вертикальную кривую. ГХМ и связанный с ним глубинный максимум ПП оказывают влияние на годовые величины ИПП [10, 11, 48, 49]. Недавними работами было показано, что вклад ГХМ в ИПП Карского моря в водах разного трофического статуса изменяется от 1 до 27% [27]. Особенности вертикального распределения хл “а” в Карском море в конце вегетационного сезона являлись слабое развитие ГХМ и небольшое его влияние на распределение ПП в столбе воды. Осредненная картина свидетельствует о расположении хлорофильного максимума на поверхности, а уменьшение величин концентрации хл “а” с глубиной носит линейный или экспоненциальный характер в зависимости от трофности вод [4].

**Сравнение простых, основанных на концентрации хлорофилла, моделей и алгоритмов, использующих входящую ФАР и фотоадаптивные параметры.** Хл “а” рассматривается в некоторых эмпирических алгоритмах как единственный параметр, позволяющий оценить ИПП Арктического океана, исходя из сильной зависимости последней от биомассы фитопланктона [39, 40, 50]. Отношение между концентрацией хл “а” и  $I_{PP_i}$  рассматривается в этих моделях, как простейший пересчетный коэффициент без привлечения более сложной параметризации, подразумевающей использование показателей ассимиляционной активности, эффективности утилизации солнечной энергии и входящей ФАР. Используя базу данных ARCSS-PP, Хилл с соавторами [39] обнаружили тесную связь между логарифмами величин хл “а” и ПП для всего диапазона глубин ( $R^2 = 0.66$ ), что позволило сделать вывод о возможности предсказывать величину ИПП без учета фотоадаптивных параметров. Это заключение было подтверждено результатами работ в море Бофорта, где не было обнаружено достоверной связи между первичной продукцией и ассимиляционной активностью фитопланктона [38].

Результаты наших исследований показывают менее тесную связь между  $X_{L_z}$  и  $PP_z$  ( $R^2 = 0.27$ ). Вызывает также большое сомнение правомерность использования концентрации поверхностного хл “а” в качестве прямого показателя уровня первичной продукции Карского моря. Проведенный ранее, регрессионный анализ связи  $X_{L_0}$  и  $I_{PP_i}$  свидетельствует, что только 12% изменчивости первичной продукции в столбе воды может быть объяснено вариабельностью поверхностного хл “а” ( $R^2 = 0.12$ ) [27]. Таким образом, в конце вегетационного периода  $X_{L_0}$  не может считаться индексом продуктивности фитопланктона в

столбе воды. Ранее также было показано, что в масштабах Мирового океана содержание  $X_{L_0}$  определяет < 50% интегральной первичной продукции [13, 14, 17]. С другой стороны, исследования отношения между первичной продукцией в столбе воды и максимальным ассимиляционным числом в Карском море показали тесную связь этих параметров ( $R^2 = 0.64$ ). Кроме этого, величины  $I_{PP_i}$  и  $A_{Ch_{max}}$  зависели главным образом от уровня ФАР, которую следует рассматривать в качестве главного фактора, лимитирующего первичную продукцию Карского моря в конце вегетационного сезона [27]. Таким образом, мы ожидали, что включение АЧ,  $\psi$  и  $I_0$  в алгоритмы расчета ИПП должно улучшить их воспроизводимость.

Показатели адекватности моделей, представленные в табл. 3, показывают, что  $\Psi$ -Мод и KSDRM, использующие АЧ и  $\psi$  в качестве коэффициентов и  $I_0$  как один из входящих параметров способны лучше предсказывать ИПП, чем алгоритмы, базирующиеся только на концентрации хл “а”. Интересно отметить, что среди моделей, использующих исключительно хл “а”, предсказывающая способность, разработанного по  $X_{L_0}$  ( $X_{L_0\_reg}$ ) алгоритма выше, учитывающего его вертикальное распределение ( $X_{L_z\_reg}$ ). В среднем модели  $\Psi$ -Мод и KSDRM обладают в 1.5 раза лучшей предсказывающей способностью, чем  $X_{L_z\_reg}$  (RMSD = 0.29, 0.31 и 0.42, соответственно). Величина средней ошибки моделей ( $B$ ) показывает, что  $\Psi$ -Мод и  $X_{L_z\_reg}$  занижают, в то время как KSDRM и  $X_{L_0\_reg}$  завышают натурные величины ИПП (табл. 3). Ранее Хилл и Зиммерман [40] пришли к заключению, что разработанные на основе содержания хл “а” модели занижают ИПП в Арктическом океане. С другой стороны, Карр с соавторами [25] отмечают, что простейшая Chl-based модель [30] завышает величину ПП в высоких широтах в условиях низких значений ФАР и  $T_0$ .

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе были представлены результаты разработки и верификации региональных моделей первичной продукции Карского моря. Результаты наших исследований говорят о том, что повышение эффективности моделей может происходить за счет включения в алгоритмы фотофизиологических параметров, таких как ассимиляционное число и эффективность фотосинтеза, в качестве коэффициентов модели и ФАР в качестве входящего параметра и, в меньшей степени, вертикального разрешения. Таким образом, мы рассматриваем  $\Psi$ -MOD и KSDRM алгоритмы в качестве оптимальных для предсказания *in situ* ИПП. В дальнейших работах необходимо провести сравнение эффективности предсказы-

вания ИПП Карского моря между региональными моделями и алгоритмами, разработанных для других регионов Арктики и Мирового океана. Следующим шагом применения разработанных алгоритмов для оценки годовых величин ИПП и исследования ее долговременной изменчивости является включение спутниковых данных в расчетные формулы моделей. Для разработанных интегрированных по глубине региональных алгоритмов такими параметрами являются  $X_{L_0}$  и суточная величина ФАР, а для разрешающей по глубине модели к этим параметрам добавляется коэффициент диффузного ослабления нисходящего потока ФАР ( $K_d$ ).

Следует отметить, что разработанные региональные алгоритмы для Карского моря имеют сходную эффективность с представленными ранее моделями для других районов Мирового океана [25, 32, 65, 66]. Результаты верификации этих моделей показали завышение или занижение расчетных значений ИПП по сравнению с измеренными величинами приблизительно в 2 раза. Сравнение эффективности региональных моделей с неспецифичными для Карского моря алгоритмами может являться предметом дальнейших исследований.

В заключение следует сказать об ограничениях в использовании представленных выше моделей. Анализируемые алгоритмы были разработаны исключительно на данных, полученных в осенний период, и должны с осторожностью использоваться для оценки ИПП в другие сезоны. Поэтому, пути совершенствования продукционных алгоритмов мы видим в расширении экспериментальной базы данных по продукционным характеристикам фитопланктона и разработке специфичных для разных сезонов моделей.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 13-05-00029). Экспедиционные исследования выполнены при поддержке РНФ (гранты № 14-50-00095, направление “Экосистемы стратегически важных для Российской Федерации морских регионов” и № 14-50-00095, направление: “Взаимодействие физических, биологических и геологических процессов в береговой зоне, прибрежных акваториях и внутренних морях”). Обработка полевого материала произведена при поддержке РНФ (грант № 14-17-00681).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ведерников В.И., Демидов А.Б., Судьбин А.И. Первичная продукция и хлорофилл в Карском море в сентябре 1993 г. // *Океанология*. 1994. Т. 34. № 5. С. 693–703.
2. Ветров А.А., Романкевич Е.А. Первичная продукция и потоки органического углерода на дно в арктических морях, ответ на современное потепление // *Океанология*. 2011. Т. 51. № 2. С. 266–277.
3. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Копелевич О.В., Шеберстов С.В. Фотосинтетическая продукция Мирового океана по спутниковым и экспедиционным данным // *Океанология*. 1996. Т. 36. № 4. С. 566–575.
4. Демидов А.Б., Мошаров С.А. Вертикальная изменчивость первичной продукции и хлорофилла “а” в Карском море // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 577–591.
5. Демидов А.Б., Мошаров С.А., Гагарин В.И., Романова Н.Д. Пространственная изменчивость первичной продукции и хлорофилла “а” в проливе Дрейка в весенний сезон // *Океанология*. 2011. Т. 51. № 2. С. 293–306.
6. Мошаров С.А. Распределение первичной продукции и хлорофилла “а” в Карском море в сентябре 2007 г. // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 6. С. 933–941.
7. Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А., Сергеева В.М. Структура фитопланктонных сообществ и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 785–800.
8. Флинт М.В., Семенова Т.Н., Арашкевич Е.Г. и др. Структура зоопланктонных сообществ в области эстуарной фронтальной зоны реки Обь // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 809–822.
9. Aitchison J., Brown J.A.C. The lognormal distribution // *Economic Journal*. 1957. V. 67. P. 713–715.
10. Ardyna M., Babin M., Gosselin M. et al. Parameterization of vertical chlorophyll a in the Arctic Ocean: impact of the subsurface chlorophyll maximum on regional, seasonal and annual primary production estimates // *Biogeosciences*. 2013. V. 10. P. 1345–1399.
11. Arrigo K.R., Matrai P.A., van Dijken G.L. Primary productivity in the Arctic Ocean: Impact of complex optical properties and subsurface chlorophyll maxima on large-scale estimates // *J. Geophys. Res.* 2011. V. 116. C11022. doi 10.1029/2011JC007273
12. Arrigo K.R., van Dijken G.L., Bushinsky S. Primary production in the Southern Ocean, 1997–2006 // *J. Geophys. Res.* 2008. V. 113. C08004, doi 10.1029/2007JC004551
13. Balch W., Evans R., Brown J. et al. The remote sensing of ocean primary productivity: use of a new data compilation to test satellite algorithms // *J. Geophys. Res.* 1992. V. 97. № C2. P. 2279–2293.
14. Banse K., Yong M. Sources of variability in satellite-derived estimates of phytoplankton production in the Eastern Tropical Pacific // *J. Geophys. Res.* 1990. V. 95. P. 7201–7215.
15. Behrenfeld M.J., Boss E., Siegel D.A., Shea D.M. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space // *Global Biogeochemical Cycles*. 2005. V. 19. GB1006, doi 10.1029/2004GB002299
16. Behrenfeld M.J., Falkowski P.G. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentrations // *Limnol. and Oceanogr.* 1997. V. 42. P. 1–20.
17. Behrenfeld M.J., Falkowski P.G. A consumer’s guide to phytoplankton primary productivity models // *Limnol. and Oceanogr.* 1997. V. 42. № 7. P. 1479–1491.

18. *Behrenfeld M.J., Marañon E., Siegel D.A., Hooker S.B.* A photoacclimation and nutrient based model of light-saturated photosynthesis for quantifying oceanic primary production // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2002. V. 228. P. 103–117.
19. *Berger W.H.* Global maps of primary productivity // *Productivity of the Ocean: Present and Past* / Ed. Berger W.H. et al. Berlin: Wiley, 1989. P. 429–455.
20. *Bidigare R.R., Prezelin B.B., Smith R.C.* Biooptical models and the problems of scaling // *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea* / Eds. Falkowski P.G., Woodhead A.D. New York and London: Plenum Press, 1992. P. 175–212.
21. *Brugel S., Nozais C., Poulin M. et al.* Phytoplankton biomass and production in the southeastern Beaufort Sea in autumn 2002 and 2003 // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2009. V. 377. P. 63–77.
22. *Campbell J., Antoine D., Armstrong R. et al.* Comparison of algorithms for estimating ocean primary production from surface chlorophyll, temperature, and irradiance // *Global Biogeochemical Cycles*. 2002. V. 16. doi 10.1029/2001GB001444
23. *Carder K.L., Chen F.R., Cannizzaro J.P. et al.* Performance of the MODIS semi-analytical ocean color algorithm for chlorophyll-a // *Advances in Space Res.* 2004. V. 33. P. 1152–1159.
24. *Carmack E.C., Barber D., Christensen J. et al.* Climate variability and physical forcing of the food webs and the carbon budget on panarctic shelves // *Progr. in Oceanogr.* 2006. V. 71. P. 145–181.
25. *Carr M.-E., Friedrichs M.A.M., Schmeltz M. et al.* A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color // *Deep-Sea Res. II*. 2006. V. 53. P. 741–770.
26. *Colijn F., Edler L.* Working manual and supporting papers on the use of a standardized incubator-technique in primary production measurements // *Hydro-Bios Apparatebau GmbH*. 2002.
27. *Demidov A.B., Mosharov S.A., Makkaveev P.N.* Patterns of the Kara Sea primary production in autumn: Biotic and abiotic forcing of subsurface layer // *J. Mar. Sys.* 2014. V. 132. P. 130–149.
28. *Doney S.C., Lima I., Moore J.K. et al.* Skill metrics for confronting global upper ocean ecosystem-biogeochemistry models against field and remote sensing data // *J. Mar. Sys.* 2009. V. 76. P. 95–112.
29. *Edler L.* Report of the ICES/HELCOM Workshop on Quality Assurance of pelagic biological measurements in the Baltic Sea. ICES CM. 1997.
30. *Eppley R., Steward E., Abbott E., Heyman U.* Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll: introduction to regional differences and statistics for the Southern California Bight // *J. Plankton Res.* 1985. V. 7. P. 57–70.
31. *Falkowski P.* Light-shade adaptation and assimilation numbers // *J. Plankton Res.* 1981. V. 3. P. 203–216.
32. *Friedrichs M.A.M., Carr M.-E., Barber R. et al.* Assessing the uncertainties of model estimates of primary productivity in the tropical Pacific Ocean // *J. Mar. Sys.* 2009. V. 76. P. 113–133.
33. *Gordeev V.V.* River input of water, sediment, major ions, nutrients and trace metals from Russian territory to the Arctic Ocean // *The Freshwater Budget of the Arctic Ocean* / Eds. Edward L.L. et al. Kluwer Academic Publishers. Netherlands, 1998. P. 297–322.
34. *Gregg W.W., Ginoux P., Schopf P., Casey N.* Phytoplankton and iron: validation of a global three-dimensional ocean biogeochemical model // *Deep-Sea Res. II*. 2003. V. 50. P. 3143–3169.
35. *Guidelines for the measurement of phytoplankton primary production* / Eds. Aertebjerg G., Bresta A.M. Baltic Marine Biologists Publication 1. 2nd edition. Programme of HELCOM. 1984.
36. *Hanzlick D., Aagaard K.* Freshwater and Atlantic water in the Kara Sea // *J. Geophys. Res.* 1980. V. 85. P. 4937–4942.
37. *Hegseth E.N.* Phytoplankton of the Barents Sea—the end of a growth season // *Polar Biology*. 1997. V. 17. P. 235–241.
38. *Hill V.J., Cota G.F.* Spatial patterns of primary production on the shelf, slope and basin of the Western Arctic in 2002 // *Deep-Sea Res. II*. 2005. V. 57. P. 3344–3354.
39. *Hill V.J., Matrai P.A., Olson E. et al.* Synthesis of integrated primary production in the Arctic Ocean: II. *In situ* and remotely sensed estimates // *Progr. in Oceanogr.* 2013. V. 110. P. 107–125.
40. *Hill V.J., Zimmerman R.C.* Estimates of primary production by remote sensing in the Arctic Ocean: Assessment of accuracy with passive and active sensors // *Deep-Sea Res. I*. 2010. V. 57. P. 1243–1254.
41. *Hirche H.J., Kosobokova K.N., Gaye-Haake B. et al.* Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: A panarctic comparison. The pelagic system of the Kara Sea – Communities and components of carbon flow // *Progr. in Oceanogr.* 2006. V. 71. P. 288–313.
42. *Jakobsson M., Grantz A., Kristoffersen Y., Macnab R.* Bathymetry and physiography of the Arctic Ocean and its constituent seas // *The organic carbon cycle in the Arctic ocean* / Eds. Stein R., Macdonald R.W. Berlin: Springer-Verlag, 2004. P. 1–6.
43. *Jeffrey S.W., Humphrey G.F.* New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*<sub>1</sub> and *c*<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*. 1975. V. 167. P. 191–194.
44. *JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study Protocols). Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study Protocols (JGOFS). Core Meas, Manual Guides.* 1994. P. 119–122.
45. *Jin M., Deal C., Lee S.H. et al.* Investigation of Arctic sea and ocean primary production for the period 1992–2007 using a 3-D global ice-ocean ecosystem model // *Deep-Sea Res. II*. 2012. V. 81–84. P. 28–35.
46. *Koblentz-Mishke O.I., Volkovinsky V.V., Kabanova Y.G.* Plankton primary production of the world ocean // *Sci-*

- entific Exploration of the South Pacific / Ed. Wooster W.S. National Academy of Sciences, Washington, D.C., 1970. P. 183–193.
47. *Makarevich P.R., Druzhkov N.V., Larionov V.V., Druzhkova E.I.* The freshwater phytoplankton biomass and its role in the formation of a highly productive zone on the Ob-Yenisei shallows (southern Kara Sea) // Siberian river run-off in the Kara Sea / Eds. Stein R. et al. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 185–193.
  48. *Martin J., Tremblay J.-E., Gagnon J. et al.* Prevalence, structure and properties of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2010. V. 412. P. 69–84.
  49. *Martin J., Tremblay J.-E., Price N.M.* Nutritive and photosynthetic ecology of subsurface chlorophyll maxima in Canadian Arctic waters // Biogeosciences. 2012. V. 9. P. 5353–5371.
  50. *Matrai P.A., Olson E., Suttles S. et al.* Synthesis of primary production in the Arctic Ocean: I. Surface waters, 1954–2007 // Progr. in Oceanogr. 2013. V. 110. P. 93–106.
  51. *McClain C.R., Cleave M.L., Feldman G. et al.* Science quality SeaWiFS data for global biosphere research // Sea Technol. 1998. V. 39. P. 10–16.
  52. *McClain C.R., Feldman G., Hooker S.B.* An overview of the SeaWiFS project and strategies for producing a climate research quality global ocean bio-optical time series // Deep-Sea Res. II. 2004. V. 51. P. 5–42.
  53. *Moore J.K., Doney S.C., Kleypas J.A. et al.* An intermediate complexity marine ecosystem model for the global domain // Deep-Sea Res. II. 2002. V. 49. P. 403–462.
  54. *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 // Limnol. and Oceanogr. 1989. V. 34. P. 1545–1562.
  55. *Nöthig E.M., Okolodkov Y., Larionov V.V., Makarevich P.R.* Phytoplankton distribution in the inner Kara Sea: A comparison of three summer investigations // Siberian river run-off in the Kara Sea / Ed. Stein R. et al. Amsterdam: Elsevier, 2003. P. 163–183.
  56. *O'Reilly J.E., Maritorena S., Mitchell B.G. et al.* Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS // J. Geophys. Res. 1998. V. 103. P. 24937–24953.
  57. *Platt T.* Primary production of the ocean water columns as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing // Deep-Sea Res. 1986. V. 33. P. 149–163.
  58. *Platt T., Gallegos C.L., Harrison W.G.* Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton // J. Mar. Res. 1980. V. 38. P. 687–701.
  59. *Platt T., Harrison W.G., Horne E.P.W., Irwin B.* Carbon fixation and oxygen evolution by phytoplankton in the Canadian High Arctic // Pol. Biol. 1987. V. 8. P. 103–113.
  60. *Platt T., Sathyendranath S.* Oceanic primary production: estimation by remote sensing at local and regional scales // Science. 1988. V. 241. P. 1613–1620.
  61. *Platt T., Sathyendranath S.* Estimators of primary production for interpretation of remotely-sensed data on ocean color // J. Geophys. Res. 1993. V. 98. P. 14561–14576.
  62. *Platt T., Sathyendranath S., Caverhill C.M., Lewis M.R.* Ocean primary production and available light: further algorithms for remote sensing // Deep-Sea Res. 1988. V. 35. P. 855–879.
  63. *Pabi S., van Dijken G.L., Arrigo K.R.* Primary production in the Arctic Ocean, 1998–2006 // J. Geophys. Res. 2008. V. 113. C08005. doi 10.1029/2007/JC004578
  64. *Raymont J.E.G.* Plankton and productivity in the oceans. Pergamon Press, Oxford, 1967.
  65. *Saba V.S., Friedrichs M.A.M., Antoine D. et al.* An evaluation of ocean color model estimates of marine primary productivity in coastal and pelagic regions across the globe // Biogeosciences. 2011. V. 8. P. 489–503.
  66. *Saba V., Marjorie S., Friedrichs M.A.M. et al.* Challenges of modeling depth-integrated marine primary productivity over multiple decades: A case study at BATS and HOT // Global Biogeochem. Cycles. 2010. V. 24. GB3020, doi 10.1029/2009GB003655
  67. SCOR–UNESCO. Report of SCOR–UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments in Sea Water. Monography of Oceanography Methodology. V. 1. UNESCO, Paris, 1966. P. 9–18.
  68. *Siegel D.A., Westberry T.K., O'Brien M.C. et al.* Bio-optical modeling of primary production on regional scales: The Bermuda Bio Optics project // Deep-Sea Res. II. 2001. V. 48. P. 1865–1896.
  69. *Smith R.C., Baker K.S.* The bio-optical state of ocean waters and remote sensing // Limnol. and Oceanogr. 1978. V. 23. P. 247–259.
  70. *Steemann Nielsen E.* The use of radioactive carbon ( $C^{14}$ ) for measuring organic production in the sea // J. du Conseil/ Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer. 1952. V. 18. P. 117–140.
  71. *Stein R.* Circum Arctic river discharge and its geological record // Inter. J. Earth Sci. 2000. V. 89. P. 447–449.
  72. *Stow C.A., Jolliff J., McGillicuddy Jr. et al.* Skill assessment for coupled biological/physical models of marine systems // J. Mar. Sys. 2009. V. 76. P. 4–15.
  73. *Tjiputra J.F., Assmann M., Bentsen M. et al.* Bergen Earth system model (BCM-C): Model description and regional climate-carbon cycle feedbacks assessment // Geoscientific Model Development. 2010. V. 3. P. 123–141.
  74. *Uitz J., Claustre H., Morel A., Hooker S.B.* Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment on surface chlorophyll // J. Geophys. Res. 2006. V. 111. C08005, doi 10.1029/2005JC003207
  75. *Westberry T., Behrenfeld M.J., Siegel D.A., Boss E.* Carbon-based primary productivity modeling with vertically resolved photoacclimation // Global Biogeochem. Cycles. 2008. V. 22. GB2024, doi 10.1029/2007GB003078
  76. *Yun M.S., Chung K.H., Zimmerman S. et al.* Phytoplankton productivity and its response to higher light levels in the Canada Basin // Polar Biology. 2012. V. 35. P. 257–268.

## Depth-Integrated and Depth-Resolved Models of Kara Sea Primary Production

A. B. Demidov, S. A. Mosharov, V. A. Artemyev, A. N. Stupnikova, U. V. Simakova, S. V. Vazyulya

Primary production (PP) models of the Kara Sea were developed on the basis of the data collected in the autumn (September–October 1993, 2007 and 2011). Skill assessment of these models was provided by the dataset collected during September 2013. Algorithms of different model types (depth-integrated and depth-resolved) were developed. Depth-resolved model performed slightly better than depth-integrated one (root mean square differences were equal to 0.29 and 0.31, respectively). In these algorithms we applied daily assimilation number (DAN) and photosynthetic efficiency ( $\psi$ ) as the model coefficients, and surface chlorophyll  $a$  (chl  $a$ ) and photosynthetically available radiation (PAR) as input variables. The developed algorithms performed better than the models that used chl  $a$  solely. Our results suggest that the increase in the performance of the Kara Sea models depends on the input of the photophysiological phytoplankton characteristics (DAN and  $\psi$ ) and PAR. To a lesser extent this statement concerns advantages of the depth-resolved model in comparison with depth-integrated one. Developed regional-specific Kara Sea PP models, combined with the satellite-derived chl  $a$  and PAR, can be used for the estimations of annual values and long-term variability of PP in the hydrologically and hydrochemically similar waters of the Arctic Ocean.