

Inverzno modeliranje primarne proizvodnje

Kovač, Žarko

Doctoral thesis / Disertacija

2016

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:319676>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-01-28**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)





Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Žarko Kovač

INVERZNO MODELIRANJE PRIMARNE
PROIZVODNJE

DOKTORSKI RAD

Mentor:

dr. sc. Mira Morović

Zagreb, 2016.



University of Zagreb

Faculty of Science

Žarko Kovač

INVERSE MODELING OF PRIMARY
PRODUCTION

DOCTORAL THESIS

Supervisor:

Dr. Mira Morović

Zagreb, 2016

MENTOR

dr. sc. Mira Morović

Laboratorij za fiziku mora

Institut za oceanografiju i ribarstvo

Šetalište Ivana Meštrovića 63

21000 Split

ZAHVALE

Veliku zahvalu upućujem mentorici dr. sc. Miri Morović na korisnim savjetima, ukazanoj podršci i povjerenju. Također se zahvaljujem predsjedniku stručnog povjerenstva za ocjenu doktorske disertacije prof. dr. sc. Mirku Orliću na savjetima, primjedbama i idejama, te članovima povjerenstva dr. sc. Živani Ninčević Gladan i dr. sc. Sunčani Geček na iscrpnim komentarima. Posebno se zahvaljujem dr. sc. Trevoru Plattu i dr. sc. Shubhi Sathyendranath na svesrdnoj pomoći pri razvoju teorije i modela, te dr. sc. Davidu Karlu i dr. sc. Thomasu Jacksonu na ustupljenim podacima.

SAŽETAK

Za modeliranje primarne proizvodnje potrebno je poznavanje ovisnosti primarne proizvodnje o svjetlosti, koja se matematički opisuje funkcijama svjetlosnog zasićenja, a čiji parametri određuju brzinu asimilacije ugljika pri fotosintezi. Ovisnost primarne proizvodnje o svjetlosti se eksperimentalno mjeri pri kontroliranim svjetlosnim uvjetima, pomoću *in vitro* implementirane ^{14}C metode, te se na temelju tih mjerenja određuju vrijednosti fotosintetskih parametara koje se kasnije koriste u modelima primarne proizvodnje za izračunavanje trenutne stope asimilacije ugljika pri modeliranim svjetlosnim uvjetima.

Drugi tip implementacije ^{14}C metode je *in situ*, pri čemu se inkubacije obavljaju u moru pod prirodnim svjetlom. Na temelju *in situ* mjerenja ustanovi se ovisnost primarne proizvodnje o dubini, takozvani profil proizvodnje. *In situ* mjerenja primarne proizvodnje se prvenstveno koriste za eksperimentalno određivanje proizvodnje vodenog stupca i nemaju izravnu vezu s određivanjem vrijednosti fotosintetskih parametara.

U ovom radu je razvijen inverzni model koji koristi upravo *in situ* mjerenja za procjenu vrijednosti fotosintetskih parametara, uspoređujući *in situ* profile s rezultatima modela profila proizvodnje. Pri tome se upotrebljava optimizacijski algoritam koji tretira fotosintetske parametre modela profila proizvodnje kao varijable optimizacije i nalazi optimalne vrijednosti parametara za koje model najmanje odstupa od *in situ* mjerenja.

Korištena su dva različita formalizma modela primarne proizvodnje: analitički i matrični. Analitički formalizam je od prije poznat u literaturi, dok je matrični ovdje razvijen. Korištenjem analitičkog formalizma nađeno je rješenje za profil proizvodnje pod idealiziranim svjetlosnim uvjetima, što je iskorišteno za nalaženje analitičkog rješenja za proizvodnju vodenog stupca s biomasom ovisnom o dubini. Matrični model je formuliran s ciljem eksperimentiranja s različitim funkcijama svjetlosnog zasićenja, izmjerenim profilima biomase i izmjerenim intenzitetima svjetlosti, što proširuje primjenu modela u odnosu na analitički model.

U sklopu inverznog modela analiziran je odnos modela i mjerenja, definirana odstupanja i relativne greške modela. Pokazana je jedinstvenost minimuma, napravljena analiza parametarskog prostora i demonstrirana dobra definiranoost inverznog problema. Zbog specifičnosti ovisnosti primarne proizvodnje o dubini posebno su analizirana ograničenja modela kako bi se procijenio raspon primjenjivosti inverznog modela.

Inverzni model je testiran na podacima Hawaii Ocean Time-series programa, na 194 *in situ* profila proizvodnje. Procijenjene su vrijednosti fotosintetskih parametara za tri različite funkcije svjetlosnog zasićenja. Inverzni model se pokazao robustan pronalaženjem optimalnih vrijednosti fotosintetskih parametara za svaki *in situ* profil proizvodnje i za svaku korištenu funkciju svjetlosnog zasićenja. Time je po prvi put uspostavljen arhiv fotosintetskih parametara za postaju Aloha i određene su raspodjele vrijednosti fotosintetskih parametara.

Razmatrane su greške modeliranja profila proizvodnje i raspon preciznosti određivanja fotosintetskih parametara. Određena je razlika koja nastaje procjenom fotosintetskih parametara zbog korištenja različitih funkcija svjetlosnog zasićenja, te je pokazano kako sve odabrane funkcije mogu jednako dobro modelirati primarnu proizvodnju na postaji Aloha. Pokrenuti s optimalnim vrijednostima parametara, oba korištena modela su opisala preko 95% varijabilnosti izmjerene proizvodnje po dubini te također preko 95% varijabilnosti izmjerene proizvodnje vodenog stupca.

Testirana je struktura analitičkog modela zajedničkom usporedbom svih obavljenih mjerenja s analitičkim rješenjima za profil proizvodnje i proizvodnju vodenog stupca. Također je primijenjeno i analitičko rješenje za proizvodnju vodenog stupca u slučaju biomase ovisne o dubini koje se također pokazalo prikladno za modeliranje proizvodnje vodenog stupca na postaji Aloha.

Uspoređeno je modeliranje proizvodnje vodenog stupca matricnim modelom sa spektralnim algoritmom za modeliranje primarne proizvodnje na temelju satelitskih podataka i pokazano je kako taj algoritam daje lošije procjene u odnosu na procjene modela koji koristi vrijednosti parametara procijenjene inverznim modelom. Time je pokazano kako struktura modela manje utječe na točnost procjena proizvodnje vodenog stupca u odnosu na vrijednosti parametara koje u većoj mjeri određuju preciznost procjena.

U diskusiji je dana interpretacija inverznog modela sa stajališta praktične primjene i teoretskog pomaka koji je njime ostvaren. Proučen je utjecaj biomase na proizvodnju vodenog stupca i izveden je opći izraz koji povezuje proizvodnju vodenog stupca s proizvoljnom biomasom i proizvodnju vodenog stupca s uniformnom biomasom. Model primarne proizvodnje je povezan s modelima rasta fitoplanktona, a profil proizvodnje je razmatran kao dinamička struktura. Analizirani su spektralni efekti i njihov utjecaj na profil proizvodnje te posljedično i na definicije fotosintetskih parametara.

Razmatrane su alternative inverznom modelu i pokazana je vrijednost inverznog modela u usporedbi s prijašnjim modelima profila proizvodnje. Na kraju je dana fiziološka interpretacija fotosintetskih parametara i jasna veza ovdje korištenog modela s mehaničkim modelima fotosinteze. Analize izložene u diskusiji mogu poslužiti kao temelj budućih algoritama za procjenu primarne proizvodnje i pri analizi grešaka algoritama za procjenu primarne proizvodnje iz satelitskih podataka, koje nastaju na temelju nedovoljnog poznavanja vrijednosti parametara ili profila biomase.

Kao rezultat ovog rada, inverzni model je postao novi alat za procjenu vrijednosti fotosintetskih parametara iz *in situ* profila proizvodnje. Budućom primjenom povećat će se arhiv fotosintetskih parametara koji će se moći koristiti u ekološkim modelima i algoritmima koji koriste satelitske podatke za procjenu primarne proizvodnje. Izložena analitička rješenja se mogu koristiti u budućim teoretskim razmatranjima i u analitičkim modelima primarne proizvodnje.

EXTENDED ABSTRACT

In the history of measurements of primary production in the ocean, an important milestone was the introduction of the ^{14}C method in 1952, which allowed precise estimates of phytoplankton photosynthetic rate to be made. At the beginning, the typical implementation of the method was to construct profiles of *in situ* production through the photic zone, yielding an estimate of primary production for the entire water column and for the period of incubation with the tracer. Many such experiments were performed, with the result that there is a rich archive of data on water column production by the *in situ* method from stations scattered throughout the world ocean. An alternative implementation of the tracer method is to incubate the samples under controlled light conditions (*in vitro*) so that the photosynthesis light curve (light saturation function) can be established, and the photosynthesis parameters recovered. Although this method has more generality than the *in situ* method, and although it is now usually preferred over the *in situ* method, the world archive on primary production in the ocean still has far more entries of data collected by the *in situ* method than by any other.

In the estimation of primary production, using data on visible radiometry collected by remote sensing instruments (ocean colour), an essential step is the assignment of the photosynthesis parameters. A similar assignment step is required for numerical models of the marine ecosystem. But, at the world scale, there is a lamentable paucity of suitable data, given the historical dominance of the *in situ* method. The question then arises, whether the photosynthesis parameters might be recovered from data collected by the *in situ* method, using an inverse procedure. If that were possible, the more-numerous *in situ* data bases could be exploited to augment the sparse data base on photosynthesis parameters recovered from the *in vitro* determined photosynthesis light curve.

Here, such an inverse procedure is established and it is shown to be possible to recover the photosynthesis parameters from *in situ* profiles of primary production. As a first step in accomplishing this goal it was necessary to develop a mathematical model for the production profile. Such models are reported in the literature, but none use the photosynthesis parameters of the light saturation function, instead using model specific parameters with application limited to individual models.

To develop a model with the production profile expressed as an explicit function of the photosynthesis parameters, an already established primary production model, with the light saturation function as the basis for modelling primary production, was put to use here and extended to provide the necessary ground for modelling the production profile. The model describes the response of phytoplankton to light with the light saturation function which gives the rate of carbon assimilation by phytoplankton per unit biomass as a function of light intensity. That function is integrated over time and depth to provide quantities such as the production profile, or water column production.

Two formalisms of the model were employed here: the analytical and the matrix formalism. The model had originally been cast in the analytical formalism, whereas the matrix formalism is newly developed here. The analytical model uses idealised surface solar forcing and biomass profiles determined by smooth functions and the solutions provided by it are restricted to a single light saturation function. With the use of the analytical formalism the solution for the production profile was derived, a first solution which expresses the production profile as an explicit function of the photosynthesis parameters of the light saturation function. Using it, a solution for water column production with depth dependent biomass was also derived. It, too, is the first solution of its kind reported in the literature.

In the matrix formalism, discrete arbitrary surface solar forcing and discrete biomass profiles were used, either of which can be set directly from measurement, or by discretizing smooth functions. Several light saturation functions were applied and solutions for the production profile and water column production for any of those were provided. In the matrix model, the central element is the production matrix which holds all the information on the rates of carbon assimilation. It is formed by the action of the light saturation function on the irradiance matrix which holds all the information on light conditions in the model. Such constructs are novel in the field of primary production modelling and previous numerical models were all based on discrete versions of analytical models. The matrix models stand half way between the numerical and analytical models.

The second step in the process of recovery of photosynthesis parameters from *in situ* profiles was the development of an inverse model which uses the analytical and the matrix solution for the production profile and compares it with the *in situ* measured production profile in order to estimate the optimal values of the photosynthesis parameters for which

the model results best describe the measurements. The inverse model uses an optimization algorithm which treats the photosynthesis parameters as optimization variables. The optimization algorithm then finds the minimum of the so called optimal function, which quantifies the model error, by locating the values of the parameters for which the error is minimal. The optimal function was formulated by analysing the relation between the model and the measurements and expressing the model error as an explicit function of the photosynthesis parameters.

Parameter space was analysed in order to demonstrate the behaviour of the inverse model and discuss the uniqueness of the minimum. Limitations of the model for the production profile were analysed and it was shown that production in the model has to decline with depth. That limitation sets the range on the type of model profiles that can be modelled and for which the parameters can be estimated. It is important to stress that the model assumes uniform photosynthesis parameters over depth and this limitation is a direct consequence of that assumption. The other limitation discovered comes due to the relation of the photosynthesis parameters and surface solar forcing, determining whether the value of only one, or both, parameters can be estimated from the *in situ* measured production profile.

To facilitate the comparison of modelling production profiles and water column production with different light saturation functions and to compare the retrieved parameters amongst themselves, relative model errors were formulated. Relative errors quantify the effectiveness in parameter retrieval arising from the application of the inverse model to different data sets. Finally, in the implementation phase of the inverse model, the Nelder-Mead method was used as an optimization method to find the minimum of the optimal function and to retrieve the optimal values of the photosynthesis parameters.

The inverse model was tested on a data set from the Hawaii Ocean Time-series program which has a long term record of *in situ* measured primary production profiles. The program started in 1998 with measurements of standard oceanographic parameters carried out on monthly bases at station Aloha. In total, there are 194 *in situ* measured production profiles with the required complementary measurements of surface solar forcing, biomass profile and optical properties of the water column. The inverse model was applied to the entire data set and the optimization algorithm was shown to be robust by unconstrained convergence for all the measured profiles.

The matrix model was applied with three different light saturation functions and resolved surface solar forcing, whereas the analytical model used one light saturation function and an idealized time dependent solar forcing, with noon irradiance determined based on measurement. When ran with the estimated parameters, the models were each shown to account for excess of 95% of variability in production at depth and also above 95% of variability in water column production.

The structure of the analytical model has further been tested by a joint comparison of all the performed measurements with the solutions for the production profile and water column production. The derived analytical solution for water column production with the shifted Gaussian biomass was also tested and for that purpose the biomass profiles were fitted with the shifted Gaussian function, which accounted for over 96% of variability in the measured biomass profiles.

A comparison between water column production calculated using the matrix model with the optimal parameters and a satellite algorithm with spectrally resolved model for calculating water column production was performed. It was demonstrated that the satellite algorithm gave poorer estimates in comparison with a model which uses the parameter values estimated with the inverse model. This demonstrated that the model precision is not determined primarily by model structure but by the correctness of the parameter values.

In the discussion, an interpretation of the inverse model was given from the point of view of application and the theoretical advancement made with it. The influence of biomass on water column production was examined and a general expression, which links watercolumn production with arbitrary biomass and watercolumn production with uniform biomass, was derived. The primary production model was linked to phytoplankton growth models, and the production profile was considered as a dynamical structure. Spectral effects were analysed as was their influence on the production profile and consequently on the photosynthesis parameters. Alternatives to the inverse model were considered and the value of the inverse model was demonstrated in comparison to previous models of the production profile. Finally, a physiological interpretation of the photosynthesis parameters was given and a clear connection of the model used here with the mechanistic models of photosynthesis was presented.

The analysis outlined in the discussion can serve as a basis for future algorithms for estimating primary production and for analysing the errors in satellite estimates caused by insufficient knowledge of the parameter values or the biomass profile. It also provides the groundwork necessary for examining the effects that time and depth dependent biomass has on primary production, and for this analysis the analytical solutions are complementary.

As a most important result of this work, the developed inverse model is now a new tool for estimating the values of the photosynthesis parameters from *in situ* profiles. The inverse model can be applied to recover the values of photosynthesis parameters whenever the analysed limitations are not violated. The recovered parameters can be further used in a remote sensing context as inputs to algorithms for calculating primary production. In a modelling context the parameters can be used in equations describing the spatial and temporal evolution of phytoplankton biomass.

The existence of an archive of photosynthesis parameters, such as the one established here, might help to further elucidate the relation between *in situ* primary production and environmental controls. As the data from Hawaii Ocean Time-series accumulate with time, the parameter distributions will be better constrained and relations to other environmental factors, such as temperature and nutrients, could be analysed. The inverse model can be applied to other time series such as Bermuda Atlantic Times Series, Cariaco Ocean Time Series, Monterey Bay Time Series and, finally, to Stončica and Kaštela Bay Stations Time Series, originating from the Adriatic Sea.

KLJUČNE RIJEČI

modeliranje primarne proizvodnje

analitička rješenja

mjerenje primarne proizvodnje

fotosintetski parametri

optimizacija modela

procjena optimalnih parametara

KEYWORDS

primary production modeling

analytical solutions

primary production measurement

photosynthesis parameters

model optimization

optimal parameters estimation

SADRŽAJ

| | |
|--|-----|
| Temeljna dokumentacijska kartica | xiv |
| Basic documentation card | xv |
| 1 Uvod | 1 |
| 2 Analitički model primarne proizvodnje | 12 |
| 2.1 Funkcija svjetlosnog zasićenja | 12 |
| 2.2 Analitički formalizam | 16 |
| 2.3 Podvodno polje iradijance | 19 |
| 2.4 Primarna proizvodnja vodenog stupca | 21 |
| 2.5 Vertikalni profil primarne proizvodnje | 24 |
| 2.6 Alternativni izvod profila proizvodnje | 28 |
| 2.7 Proizvodnja vodenog stupca neuniformne biomase | 30 |
| 3 Matrični model primarne proizvodnje | 35 |
| 3.1 Diskretizacija analitičkog modela | 35 |
| 3.2 Matrični formalizam | 37 |
| 3.3 Funkcije svjetlosnog zasićenja iz literature | 38 |
| 3.4 Izvod matričnog modela | 41 |
| 4 Inverzni model | 44 |
| 4.1 Odnos modela i mjerenja | 45 |
| 4.2 Optimalna funkcija | 47 |
| 4.3 Jedinstvenost minimuma | 50 |
| 4.4 Analiza parametarskog prostora | 51 |
| 4.5 Ograničenja inverznog modela | 54 |
| 4.6 Optimizacija | 63 |
| 4.7 Relativne greške modela | 66 |

| | | |
|-----|--|-----|
| 5 | Primjena inverznog modela | 68 |
| 5.1 | Hawaii Ocean Time-series | 68 |
| 5.2 | Podatci za testiranje inverznog modela | 71 |
| 5.3 | Primjena analitičkog modela | 74 |
| 5.4 | Primjena matričnog modela | 76 |
| 5.5 | Preciznost inverznog modela | 84 |
| 5.6 | Preciznost procijenjenih parametara | 86 |
| 5.7 | Struktura analitičkog modela | 88 |
| 5.8 | Računanje proizvodnje s Gausovim profilom biomase | 91 |
| 5.9 | Satelitski algoritmi i fotosintetski parametri | 95 |
| 6 | Diskusija | 98 |
| 6.1 | Interpretacija inverznog modela | 100 |
| 6.2 | Utjecaj biomase na proizvodnju vodenog stupca | 105 |
| 6.3 | Modeli rasta fitoplanktona i primarna proizvodnja | 109 |
| 6.4 | Profil proizvodnje kao dinamička struktura | 113 |
| 6.5 | Spektralni efekti | 116 |
| 6.6 | Alternative inverznom modelu | 119 |
| 6.7 | Fiziološka intepretacija fotosintetskih parametara | 123 |
| 7 | Zaključak | 128 |
| 8 | Notacija | 133 |
| 9 | Literatura | 136 |
| 10 | Životopis | 150 |
| 11 | Popis objavljenih radova | 151 |

INVERZNO MODELIRANJE PRIMARNE PROIZVODNJE

Žarko Kovač

Institut za oceanografiju i ribarstvo, Šetalište Ivana Meštrovića 63, 21000 Split, Hrvatska

Dva tipa implementacije ^{14}C metode za mjerenje asimilacije ugljika pri fotosintezi se razlikuju s obzirom na svjetlosne uvjete pri kojima se vrše eksperimenti: *in vitro* i *in situ*. *In vitro* inkubacije se vrše u laboratoriju pod kontroliranim svjetlosnim uvjetima, dok se *in situ* inkubacije vrše u moru pod prirodnim svjetlosnim uvjetima. Ovisnost primarne proizvodnje o svjetlosti se matematički opisuje funkcijama svjetlosnog zasićenja čiji parametri određuju brzinu asimilacije ugljika pri fotosintezi. Vrijednosti fotosintetskih parametara se određuju na temelju rezultata *in vitro* mjerenja i poslije se koriste u modelima primarne proizvodnje. U ovom radu je razvijen inverzni model koji koristi *in situ* mjerenja za procjenu vrijednosti fotosintetskih parametara. Pritom upotrebljava optimizacijski algoritam koji tretira fotosintetske parametre modela proizvodnje kao varijable optimizacije i nalazi optimalne vrijednosti parametara za koje model najmanje odstupa od *in situ* mjerenja. Inverzni model koristi model primarne proizvodnje formuliran pomoću dva različita formalizma, od prije poznatog analitičkog formalizma i ovdje razvijenog matricnog formalizma. Korištenjem analitičkog formalizma, uz pretpostavku idealiziranih svjetlosnih uvjeta, nađeno je analitičko rješenje za profil proizvodnje i analitičko rješenje za proizvodnju vodenog stupca s biomasom ovisnom o dubini. Inverzni model je testiran na 194 *in situ* profila primarne proizvodnje s Hawaii Ocean Time-series i procijenjene su vrijednosti parametara za različite funkcije svjetlosnog zasićenja. Korištenjem optimalnih vrijednosti parametara modeli su opisali preko 95% varijabilnosti izmjerene proizvodnje po dubini i preko 95% varijabilnosti izmjerene proizvodnje vodenog stupca. Kao rezultat ovog rada, inverzni model je postao novi alat za procjenu vrijednosti fotosintetskih parametara iz *in situ* profila primarne proizvodnje.

RAD SADRŽI: 151 stranicu; 47 slika; 171 literarni navod

JEZIK IZVORNIKA: hrvatski

RAD JE POHRANJEN U: Središnjoj knjižnici Geološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, Horvatovac 102a, 10 000 Zagreb, Hrvatska

KLJUČNE RIJEČI: modeliranje primarne proizvodnje; analitička rješenja; mjerenje primarne proizvodnje; fotosintetski parametri; optimizacija modela; procjena optimalnih parametara

MENTOR: dr. sc. Mira Morović, viši znanstveni suradnik

OCJENJIVAČI: dr. sc. Mirko Orlić, redoviti profesor; dr. sc. Živana Ninčević Gladan, znanstveni savjetnik; dr. sc. Sunčana Geček, znanstveni suradnik

RAD PRIHVAĆEN: 7. listopada 2016. na sjednici Geološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu

INVERSE MODELING OF PRIMARY PRODUCTION

Žarko Kovač

Institute of Oceanography and Fisheries, Šetalište Ivana Meštrovića 63, 21000 Split, Croatia

Two types of implementation of the ^{14}C method for measuring carbon assimilation in photosynthesis are differentiated with respect to light conditions under which the experiments are performed: *in vitro* and *in situ*. *In vitro* incubations are performed in the laboratory under controlled light conditions, whereas *in situ* incubations are performed at sea under natural light conditions. The dependence of primary production on light is mathematically described with light saturation functions, whose parameters determine the rate of carbon assimilation in photosynthesis. The values of photosynthesis parameters are determined based on the results of *in vitro* measurements and are afterwards used in models of primary production. In this work an inverse model is developed which uses *in situ* measurements to estimate the values of the photosynthesis parameters. It employs an optimization algorithm which treats the photosynthesis parameters of the production model as optimization variables and estimates optimal parameter values for which the model deviates the least from the *in situ* measurements. The inverse model uses the primary production model formulated with two different formalisms, an already established analytical formalism and here developed matrix formalism. Using the analytical formalism, under the assumption of idealized light conditions, an analytical solution for the production profile and the analytical solution for water column production with depth dependent biomass were derived. The inverse model was tested on 194 *in situ* primary production profiles from the Hawaii Ocean Time-series and the parameters of different light saturation functions were estimated. When using optimal parameter values the models explained over 95% of variability in measured production at depth and over 95% of variability in the measured water column production. As a result of this work, the inverse model became a new tool for estimating the values of the photosynthesis parameters from *in situ* primary production profiles.

THESIS CONTAINS: 151 pages; 47 figures; 171 references

ORIGINAL IN: Croatian

THESIS DEPOSITED IN: Central Geological Library of the Faculty of Science, University of Zagreb, Horvatovac 102a, 10 000 Zagreb, Croatia

KEYWORDS: primary production modeling; analytical solutions; primary production measurement; photosynthesis parameters; model optimization; optimal parameters estimation

SUPERVISOR: Dr. Mira Morović, Senior Scientific Associate

REVIEWERS: Dr. Mirko Orlić, Professor; Dr. Živana Ninčević Gladan, Scientific Adviser; Dr. Sunčana Geček, Research Associate

THESIS ACCEPTED: on 7th October 2016 by the Geological Council of the Department of Geology, Faculty of Science, University of Zagreb

1 UVOD

Fitoplankton je naziv za slobodno plutajuće mikroskopske autotrofne organizme koji danas nastanjuju ocean, tj. tri četvrtine površine našeg planeta. Riječ fitoplankton prvi upotrebljava njemački znanstvenik Victor Heusen davne 1887. godine (Thurman, 1997). Dolazi od grčkih riječi „phyton”, što znači biljka, i „planktos”, što znači skitnica ili lualica (Ghosal i sur., 2000). Fitoplanktonski organizmi se prvi put javljaju prije dvije milijarde godina, a iz njih se razvijaju kopnene biljke prije nekih pet stotina milijuna godina (Falkowski i Raven, 2007). Tada, a i danas, fitoplankton obitava u površinski osvjetljenom sloju oceana gdje je dostupna sunčeva svjetlost potrebna za fotosintezu (Falkowski i Raven, 2007). Pošto pri fotosintezi asimilira ugljik prisutan u morskoj vodi, fitoplankton aktivno sudjeluje u kruženju ugljika. Tehnički izraz za asimilaciju ugljika u procesu fotosinteze se naziva primarna proizvodnja (Williams, 1993).

Fitoplanktonska primarna proizvodnja je temelj pelagičkog ekosustava i regulira energiju raspoloživu višim trofičkim razinama (Mann i Lazier, 2006). Zdravlje morskog ekosustava je usko povezano s primarnom proizvodnjom i najbogatija ribarstvena područja su koncentrirana na šelfu u područjima visoke primarne proizvodnje. Po količini asimiliranog ugljika na godišnjoj skali fitoplanktonska primarna proizvodnja je usporediva s primarnom proizvodnjom kopnenih biljaka (Field, 1998; Prentice i sur., 2001). Ta činjenica je zapanjujuća ako se uzme u obzir da fitoplanktonska biomasa sadrži samo jedan posto ugljika cjelokupne biosfere (Falkowski, 2002; Le Quere i sur., 2005). Za razliku od kopnenih biljaka, životni ciklus fitoplanktona je mnogo brži, s vremenom pretvorbe biomase od tjedan dana (Vernet i Smith, 2007; Behrenfeld i sur., 2008). Tako brza dinamika čini fitoplankton ekstremno osjetljivim na fizikalni okoliš. Visoki protok ugljika kroz fitoplanktonske populacije čini fitoplankton regulatorom tog istog okoliša na duljim vremenskim skalama.

Regulacija okoliša je i pod antropogenim utjecajem. Globalne klimatske promjene uzrokovane su upravo spaljivanjem ostataka drevnog planktona. Naime, prema nekim teorijama nafta nastaje nakon što mrtvi organizmi, tipično plankton, ostanu zarobljeni ispod sedimentarnih stijena i bivaju izloženi visokom tlaku i temperaturi (Mann i sur., 2001). U modernim vremenima ugljik pohranjen u tim naslagama se koristi kao gorivo i oslobađa u atmosferu (Falkowski i sur., 2000). Pošto se procesom primarne proizvodnje

uklanja ugljikov dioksid i oslobađa kisik, fitoplankton koji potone na morsko dno doprinosi smanjenju koncentracije ugljika u atmosferi (Sarmiento i Gruber, 2006; Williams i Follows, 2011). Ovaj proces, nazvan „biološka pumpa”, se danas razmatra kao jedan od uzroka glacijalne/interglacijalne dinamike ugljikovog dioksida u atmosferi (Sigman i Boyle, 2000; Honjo i sur., 2008). Zanimljivo je primijetiti da upravo fitoplankton modernog oceana djeluje tako da smanjuje štetne učinke koji su vjerojatno nastali kao posljedica spaljivanja ostataka njegovih predaka. Prema svemu navedenom istraživanje primarne proizvodnje, ne samo za globalni ocean već i za rubna mora, je od određenog interesa i za ribarstvo i za proučavanje klimatskog sustava (Behrenfeld i sur., 2001; Gregg i sur., 2003). Globalna primarna proizvodnja oceana se procjenjuje na oko 50 Pg C godišnje (Field, 1998), od čega je oko 8% potrebno za održavanje ukupnog godišnjeg svjetskog ulova ribe (Pauly i Christensen, 1995). S obzirom na golemu površinu oceana, istraživanje primarne proizvodnje nužno uključuje mjerenje i modeliranje samog procesa (Doney i sur., 2001), za što su se tijekom vremena razvili različiti pristupi (Barber i Hilting, 2002).

PRISTUPI ISTRAŽIVANJU PRIMARNE PROIZVODNJE

Istraživanje fitoplanktonske primarne proizvodnje se tradicionalno odvijalo kroz dva znanstvena pristupa: *in situ* i *in vitro*. Oba pristupa se temelje na ^{14}C metodi, uvedenoj 1952. godine, koja omogućuje precizna mjerenja fotosintetske stope u moru (Stemann Nielsen, 1952). U početku, procjena primarne proizvodnje vodenog stupca u intervalu inkubacije sastojala se u mjerenju profila primarne proizvodnje kroz fotičku zonu *in situ* (Barber i Hilting, 2002). Provedeni su mnogi takvi eksperimenti, rezultirajući postojanjem bogatog arhiva podataka o primarnoj proizvodnji vodenog stupca s postaja raspoređenih širom svjetskih mora (Buitenhuis i sur., 2013).

Alternativna primjena ^{14}C metode ostvaruje se inkubacijom uzoraka u kontroliranim svjetlosnim uvjetima (*in vitro*), čime se može konstruirati krivulja fotosintetskog odziva, tj. $P - I$ krivulja (Platt i Gallegos, 1980; Aalderink i Jovin, 1997). Iako je ova metoda općenitija od *in situ* metode i iako se danas više preferira, svjetski arhiv podataka primarne proizvodnje u moru još uvijek ima više mjerenja prikupljenih *in situ* metodom (Marra, 2002). Premda bi najbolji pristup mjerenju primarne proizvodnje bio u istodobnom mjerenju *in situ* i *in vitro*, to bi značajno povećalo troškove samih eksperimenata, što je glavni razlog za odabir samo jedne od metoda.

Postoji, međutim, i treći pristup za istraživanje fitoplanktonske dinamike: matematički modeli. Računalna primjena tih modela tvori takozvani *in-silico* pristup (Gentleman, 2002), koji se razvijao paralelno s navedenim eksperimentalnim pristupima. Razvojem računala i povećanjem dostupnosti računalne opreme, krajem prošlog stoljeća *in-silico* pristup postaje sve zastupljeniji. Modeliranje primarne proizvodnje prelazi iz egzotične discipline u matematički formuliranu i dobro definiranu cjelinu jasno povezanu s eksperimentalnim pristupom. Kao važan rezultat, danas su globalne mape primarne proizvodnje i klorofila uobičajene i javno dostupne, dok su prije nepuna dva desetljeća postojale tek kao ideja (Platt i sur., 1995).

MJERENJE PRIMARNE PROIZVODNJE

Kao što je već rečeno, tipična implementacija ^{14}C metode je *in situ*. Kroz niz odabranih dubina u fotičkoj zoni uzimaju se uzorci morske vode, obogate poznatim iznosom radioaktivnog ugljika, te vrata natrag na dubinu s koje su uzorkovani u staklenoj boci. Ostave se određeni vremenski interval na fiksnoj dubini, tipično od zore do sumraka, te se nakon toga intervala filtriraju. Filter zadržava fitoplankton pa se mjerenjem zračenja filtera odredi količina asimiliranog radioaktivnog ugljika (Scott, 2002; Rai, 2002). Iz omjera izmjerene i dodane količine radioaktivnog ugljika, te uz poznavanje početne koncentracije anorganskog ugljika određene iz istog uzorka, određuje se ukupna količina asimiliranog anorganskog ugljika (Vernet i Smith, 2007). Vertikalnim integriranjem tih vrijednosti kroz fotičku zonu dobiva se procjena proizvodnje vodenog stupca. Glavna značajka ove implementacije je odvijanje inkubacija pod prirodnim svjetlom.

Upravo je ova implementacija ^{14}C metode doživjela najveću primjenu. Pomoću nje se dobije procjena proizvodnje vodenog stupca, veličine koja stavlja gornju granicu na cjelokupnu proizvodnju pelagičkog ekosustava. Najveća svjetska kolekcija takvih podataka broji nekih 50 000 inkubacija raspoređenih širom svjetskih mora (Buitenhuis i sur., 2013). Usporedbe radi, prema „World Ocean Atlas” svjetski arhiv mjerenja saliniteta broji nekih šest milijuna, a temperature nekih trinaest milijuna mjerenja (www.nodc.noaa.gov). Dakle, u usporedbi s mjerenjima fizikalnih parametara, primarna proizvodnja je znatno manje uzorkovana. Zbog važnosti primarne proizvodnje za ekosustav mora i potrebe proučavanja dugoročnih nizova u kontekstu klimatskih promjena povijesni arhivi *in situ* mjerenja dobivaju na vrijednosti.

U prošlom stoljeću su uspostavljeni programi redovnog mjerenja *in situ* s ciljem kvantifikacije vremenske ovisnosti primarne proizvodnje. Danas su ti programi rezultirali dugoročnim vremenskim nizovima mjerenja primarne proizvodnje. Dva izuzetno duga vremenska niza su upravo iz Jadranskog mora. Naime, prva mjerenja primarne proizvodnje sa postaje Stončica kod Visa i postaje u Kaštelanskom zaljevu datiraju u 1962. godinu (Marasović i sur., 2005). Mjerenja na tim postajama se još uvijek odvijaju. Nešto mlađi vremenski nizovi su „Bermuda Atlantic Time Series Study” u Atlantskom oceanu (Michaels i Knap, 1996) i „Hawaii Ocean Time-series” u Pacifiku (Karl i Lukas, 1996), oba započeta 1988. godine (Karl i sur., 2001). Kalifornijski vremenski niz „Monterey Bay” datira u 1988. godinu, a španjoski niz „La Coruña” u 1992. godinu (Chavez i sur., 2011). Jedan od mlađih vremenskih nizova je „Cariaco” iz Venezuele, započeo 1996. godine (Chavez i sur., 2011). Uz ove, postoje i brojni kraći vremenski nizovi primarne proizvodnje raspoređeni širom svijeta (Winder i Cloern, 2010).

Rjeđe korištena implementacija ^{14}C metode je već spomenuta *in vitro* metoda. Glavna razlika ove i *in situ* metode je obavljanje inkubacija pri kontroliranim svjetlosnim uvjetima. Uzorak se obogati radioaktivnim ugljikom nakon čega se izloži poznatom intenzitetu svjetlosti. Ove inkubacije su tipično kraće, u trajanju do par sati (Milligan i sur., 2015). Različiti uzorci se inkubiraju pri različitim intenzitetima svjetlosti. Time se kvantificira ovisnost primarne proizvodnje o svjetlosti koja se kasnije opisuje matematički. Metoda je doživjela najveću primjenu u Atlantskom oceanu gdje je prema Saux Picart i sur. (2013) obavljeno oko sedam stotina eksperimenata. U usporedbi s *in situ* implementacijom primjenjivana je znatno slabije te, koliko je poznato, vremenski nizovi primarne proizvodnje mjerene *in vitro* dulji od svega par godina su rijetkost (Platt i Jassby, 1976).

Dakle, s obzirom na svjetlosne uvjete osmišljena su dva tipa eksperimenata za mjerenje primarne proizvodnje. Prvi tip se provodi pod kontroliranim svjetlosnim uvjetima (*in vitro*) dok se drugi provodi pod realnim svjetlosnim uvjetima (*in situ*). Iako su pristupi istovjetni u principu i iako se temelje na istoj metodi, razvijenoj davne 1952. godine (Steemann Nielsen, 1952), ipak se međusobno razlikuju. *In situ* metodom se mjeri ukupni asimilirani ugljik tijekom trajanja inkubacije dok se *in vitro* metodom mjeri i trenutna stopa asimilacije i ukupni asimilirani ugljik tijekom trajanja inkubacije. Prava snaga *in vitro* pristupa leži upravo u tome da se matematički opis izmjerene ovisnosti primarne proizvodnje o svjetlosti može iskoristiti za modeliranje primarne proizvodnje.

MODELIRANJE PRIMARNE PROIZVODNJE

Danas je modeliranje primarne proizvodnje disciplina s više od pola stoljeća tradicije. Strogo govoreći, modeliranje primarne proizvodnje se odnosi na bio-optičke modele asimilacije ugljika od strane fitoplanktona. U modelima primarne proizvodnje nije fokus na modeliranju prostorno-vremenske distribucije biomase, što je slučaj u većini ekoloških modela, već na modeliranju samog procesa primarne proizvodnje. S obzirom da je primarna proizvodnja temelj morskih ekosustava teško je zamisliti model morskog ekosustava bez podmodela za primarnu proizvodnju.

U pionirskim danima modeliranja primarne proizvodnje fokus je bio usmjeren na procjenu ukupne proizvodnje fotičke zone (Platt i Sathyendranath, 1993a). Osim svjetlosnog ograničenja, proces koji je privukao pažnju istraživača bio je utjecaj miješanja na primarnu proizvodnju. Sverdrupova teorija kritične dubine (Sverdrup, 1953) je prvi matematički pokušaj objašnjenja utjecaja miješanja na primarnu proizvodnju. Sverdrupov rad je do danas citiran 1082 puta, od toga čak 62 puta u 2014. godini (Sathyendranath i sur., 2015), što je iznimno visoki broj citata za bilo koju granu znanosti (Aksnes, 2003). Prema Sverdrupu, ukupna populacija može rasti jedino kada je kritična dubina, pri kojoj su gubitci populacije jednaki proizvodnji, manja od dubine miješanja i za taj uvjet daje eksplicitni matematički izraz. Kako bi došao do njega linearizira ovisnost fotosinteze o svjetlosti, pretpostavlja površinski konstantno Sunčevo zračenje i vertikalno uniformnu biomasu. Sverdrupov izraz za kritičnu dubinu je prvi pokušaj preciznog definiranja biološko-fizikalne interakcije u moru. Sverdrupov pristup je važan jer je pokazao da matematičkom formalizmu ima mjesta uz eksperimentalni pristup te je time otvoren novi pravac u istraživanju primarne proizvodnje.

Danas, nakog 63 godine, Sverdrupova teorija je još uvijek plodno tlo za istraživanje (Fischer i sur., 2014). Privlačnost Sverdrupove teorije ne leži u njenoj besprijekornoj točnosti, već u jednostavnosti. Premda je konceptualno privlačna i analitički relativno jednostavna, teorija nije bez mana. Glavna mana je u nedostatku mogućnosti predviđanja. Teorija kritične dubine daje samo nužan, ali ne i dovoljan uvjet za preživljavanje populacije (Platt i sur., 1991a). Pomoću nje se može odrediti kritična dubina miješanja do koje ukupna populacija preživljava, ali ništa dalje od toga. Kako bi objasnili širi spektar prirodnih pojava modeli se odmiču od jednostavnih zasada Sverdrupove teorije i modificiraju matematički formalizam (Levy, 2015). Konkretno, za opis fitoplanktonske dinamike

mnogi autori koriste adveksijsko-difuzijsko-reakcijske parcijalne diferencijalne jednadžbe (Franks, 2002; Ryabov i Blasius, 2008). Advekcija i difuzija su procesi u moru dijelom odgovorni za fitoplanktonsku dinamiku. Članovi koji su specifični za modeliranje fitoplanktonske dinamike su upravo reakcijski članovi i oni čine razliku između ove i drugih disciplina. Reakcijski članovi, između ostalog, ovise i o intenzitetu svjetlosti (Huisman i Weissing, 1994). Pošto fitoplankton raspršuje i apsorbira svjetlost, intenzitet svjetlosti ovisi i o raspodjeli fitoplanktonske biomase (Kirk, 2011). Kada se matematički formuliра ovisnost intenziteta svjetlosti o biomasi problem prelazi iz parcijalne diferencijalne jednadžbe u sustav integralnih i diferencijalnih jednadžbi pa analiza modela u tom slučaju postaje kompleksna. Dakle, upravo član koji pogoni cijelu dinamiku u modelima je ujedno i uzrok matematičkih komplikacija.

ULOGA SVJETLOSTI U MODELIMA

Mnogi autori proučavaju dinamiku uzrokovanu interakcijom fitoplanktona i svjetlosti. Pionirski rad s ovom tematikom datira iz 1949. godine, još prije Sverdrupove teorije, i bavi se proučavanjem postojanja stacionarnih profila biomase (Riley i sur., 1949). Riley i suradnici prvi tretiraju interakciju svjetlosti i fitoplanktona kao jedan dinamički sustav, ali zanemaruju vertikalnu ovisnost stope rasta te time gube kontrolu nad maksimalnom biomasom koja može opstati u vodenom stupcu. Steele i Yentsch (1960) proširuju Rileyjev model tako što uključuju tonjenje fitoplanktona za koje smatraju da uzrokuje potpovršinski maksimum biomase. Formulacija njihovog modela je bila potaknuta nedovoljnim slaganjem mjerenja i predviđanja Rileyjevog modela. Dakle, formuliraju svoju hipotezu na temelju postojećih podataka. Shigesada i Okubo (1981) daju prvu sistematsku analizu povratne veze biomase i svjetlosti, no zanemaruju efekt prigušenja svjetlosti od strane medija, u ovom slučaju morske vode. Zaključuju da stacionarna distribucija biomase postoji, da je jedinstvena i neovisna o početnim uvjetima. Njihov rad je također značajan po tome što koriste teoriju dinamičkih sustava za opisivanje distribucije fitoplanktona. Ishii i Takagi (1982) generaliziraju prethodne rezultate za slučaj prigušenja svjetlosti od strane medija, a Kolokolnikov i sur. (2009) razmatraju vodeni stupac konačne dubine. Mnogi drugi autori proučavaju slične formulacije modela i literatura ovoga tipa je opsežna (Gentleman, 2002).

Jak naglasak na matematički aspekt u navedenim radovima ostavlja ih izvan sfere interesa većine oceanografa i ekologa. U tom kontekstu potrebno je naglasiti rad Husmana i sur. (2002) u kojem autori daju živu interpretaciju matematičkog formalizma i sintezu prethodnih spoznaja o interakciji fitoplanktona s fizikalnim okolišem. Vjerojatno najvažnija spoznaja koju predstavljaju u svom radu je otkriće postojanja prozora vrijednosti brzine tonjenja i intenziteta miješanja unutar kojeg populacija preživljava (Huisman i sur., 1999). Glavni fokus u svim radovima ove kategorije je na interakciji tonjenja i miješanja s rastom fitoplanktona te na dinamici uzrokovanoj primarnom proizvodnjom, koja je nehomogena kao posljedica opadanja intenziteta svjetlosti u vodenom stupcu. Upravo je vertikalna raspodjela svjetlosti ključan faktor koji određuje dinamiku i vertikalnu strukturu fitoplanktonske biomase.

Vertikalna struktura primarne proizvodnje je privukla pažnju mnogih istraživača i većina prethodno navedenih modela ima samo jednu dimenziju, vertikalnu (Gentleman, 2002). To ne znači da horizontalna advekcija i miješanje u moru nemaju snažan utjecaj na primarnu proizvodnju. Proučavanje vertikalne strukture reflektira preferenciju modelara, a ne prirodno odvajanje horizontalne od vertikalne dinamike. Pošto su u moru horizontalne strukture nekoliko redova veličine veće od vertikalnih, donekle je opravdano razdvajanje njihove dinamike (Cushman-Roisin i Beckers, 2011). Primjer područja gdje je vertikalna dinamika sumjerljiva s horizontalnom su estuariji, mjesta gdje je biološka dinamika isprepletena s dinamikom sedimenata (May i sur., 2003). Sediment utječe na horizontalnu distribuciju svjetlosti koja posljedično utječe na primarnu proizvodnju. Modeliranje primarne proizvodnje u ovakvim okolnostima je proučavao mali broj autora (Cloern, 1996; de Swart i sur., 2009; Cloern i sur., 2014). Razmatranje horizontalne dinamike može biti plodno tlo za otkrivanje novih dinamičkih procesa koji mogu imati utjecaja na primarnu proizvodnju.

U svim prethodno spomenutim modelima rast fitoplanktona je predstavljen reakcijskim članom koji između ostalog ovisi i o intenzitetu svjetlosti. Od reakcijskih članova koji opisuju biološke procese, rast fitoplanktona je eksperimentalno najistraženiji. Pošto fitoplankton pretvara ugljikov dioksid u organsku tvar korištenjem Sunčeve svjetlosti, stopa rasta fitoplanktona ovisi izravno o fotosintezi koja dalje ovisi o intenzitetu svjetlosti (Falkowski, 1981). Fotosintetska stopa se povećava linearno s intenzitetom svjetlosti, porast se postepeno smanjuje i na kraju dolazi do zasićenja, ako se ne razmatraju previsoki inten-

ziteti svjetlosti (Platt i Jassby, 1976). Upravo taj odnos se opisuje funkcijama svjetlosnog zasićenja. Moderni temelj *in vitro* postupka za mjerenje funkcije svjetlosnog zasićenja su postavili Platt i Jassby kroz dva poticajna rada (Jassby i Platt, 1976; Platt i Jassby, 1976). U sklopu diferencijalnih jednadžbi funkcije svjetlosnog zasićenja dolaze na mjestu reakcijskih članova. Time svjetlost ulazi izravno u model za distribuciju biomase. Bez toga člana cijela biološka dinamika prestaje. To je posljedica činjenice da je svjetlost izvor energije za fotosintezu, a fitoplankton izvor ugljika za ostatak ekosustava (Kirk, 2011).

U upotrebi su različite funkcije svjetlosnog zasićenja, neke s jasnim fiziološkim interpretacijama, a neke se pak koriste isključivo iz empirijskih razloga (Jassby i Platt, 1976). Prvu funkciju daje Blackman još davne 1905. pretpostavljajući linearnu ovisnost primarne proizvodnje o svjetlosti i nagli skok na konstantnu vrijednost pri zasićenju (Blackman, 1905). Baly (1935) uvodi takozvanu pravokutnu hiperbolu, a Smith (1936) modificiranu pravokutnu hiperbolu. Webb i sur. (1974) uvode eksponencijalnu funkciju koju Platt i sur. (1980) koriste za opis fitoplanktonske primarne proizvodnje. Jassby i Platt uvode hiperbolnu tangentu i prvi sistematski uspoređuju različite funkcije te ih testiraju na *in vitro* mjerenjima (Platt i Jassby, 1976). Jones i sur. (2014) u nedavnoj publikaciji uvode nove funkcije, daju pregled njihovih fizioloških interpretacija i također ih testiraju na *in vitro* mjerenjima. Tipične funkcije imaju dva parametra (fotosintetski parametri): asimilacijski broj i početni nagib, čije vrijednosti se procjenjuju *in vitro* metodom i dobro su definirane za bilo koju fitoplanktonsku populaciju (Kirk, 2011).

MODELIRANJE PROIZVODNJE VODENOG STUPCA

Uz fotosintetske parametere, kompleksniji modeli morskih ekosustava tipično uključuju velik broj slabo poznatih parametara čije su vrijednosti teško mjerljive ili pak nemoguće za izmjeriti, ali su važne pri implementaciji modela (Glover i sur., 2011). Broj parametara čije se vrijednosti moraju zadati raste s brojem varijabli i procesa uključenih u model (Hannah i sur., 2010). Povećanjem kompleksnosti modeli često postanu nestabilni s obzirom na male promjene u vrijednostima parametara, a povećana kompleksnost ne mora voditi poboljšanju slaganja modela i mjerenja (Denman, 2003). Unatoč tome, ekološki važna veličina koja se može izračunati uz relativno maleni broj parametara, a ujedno je i najviše mjerena *in situ*, je proizvodnja vodenog stupca. Postoji širok spektar modela i pristupa za računanje proizvodnje vodenog stupca (Platt i Sathyendranath, 1993a).

Modeli primarne proizvodnje vodenog stupca predviđaju količinu ugljika asimiliranog od strane fitoplanktona po jediničnoj površini tijekom dana (Kirk, 2011). Izvode se iz temeljnih diferencijalnih jednadžbi fitoplanktonske dinamike. Tipični modeli zahtijevaju koncentraciju klorofila kao početni uvjet i vrijednosti fotosintetskih parametara. Također zahtijevaju koeficijent atenuacije svjetlosti, koji određuje dubinu do koje se odvija fotosinteza, i duljinu dana koja određuje vremenski interval unutar kojeg se odvija fotosinteza. Površinsko fotosintetski aktivno zračenje u modelima ovoga tipa služi kao forsiranje koje integrirano tijekom dana daje ukupnu dozračenu energiju raspoloživu za fotosintezu. Ukupna dozračena energija tijekom dana je uvijek konačna veličina tako da je i ukupna primarna proizvodnja vodenog stupca konačna veličina (Baumert i Uhlmann, 1983). Pošto voda i fitoplankton apsorbiraju i raspršuju svjetlost, intenzitet svjetlosti opada s dubinom.

Tijekom vremena razvijeni su razni matematički modeli primarne proizvodnje vodenog stupca. Modeli različite kompleksnosti su predloženi i izvedeni su izrazi za predviđanje primarne proizvodnje po jediničnoj površini mora (Kirk, 2011). Ovi izrazi se u literaturi često nazivaju procjenitelji primarne proizvodnje (Platt i Sathyendranath, 1993a). Izravna primjena takvih procjenitelja je u preračunavanju satelitskih mapa klorofila u mape primarne proizvodnje (Platt i Sathyendranath, 1993a). Na primjer, pomoću takvih procjenitelja globalna godišnja primarna proizvodnja se procjenjuje na 45 – 50 Pg C prema Longhurstu i sur. (1995), oko 52 Pg C prema Westberryu i sur. (2008) i 58 ± 7 Pg C prema Buitenhuisu i sur. (2013). Primjena procjenitelja proizvodnje vodenog stupca nije ograničena samo na satelitsku oceanografiju, već se oni mogu implementirati i u globalne cirkulacijske modele (Platt i Sathyendranath, 1991).

Neki od najranijih procjenitelja primarne proizvodnje vodenog stupca datiraju iz 1956. godine, kada Ryther (1956) objavljuje svoj prvi poluempirijski model, koji godinu dana kasnije nadopunjuje (Ryther i Yentsch, 1957). Iste godine Talling (1957) razvija svoj model, također poluempirijski. Osam godina poslije, Rodhe (1965) objavljuje svoj model kojeg koriste Bannister (1974) i drugi (Smith i Baker, 1978; Eppley i sur., 1985). Platt (1986) razvija linearni model i konačno 1990. objavljuje prvo, do danas i jedino, analitičko rješenje nelinearnog modela primarne proizvodnje vodenog stupca (Platt i sur., 1990). Povijesno temeljit pregled razvoja modela primarne proizvodnje vodenog stupca se može naći u Platt i Sathyendranath (1993b). Zajedničko obilježje svih ovih modela je pretpostavka vertikalno uniformne vremenski neovisne biomase. Dakle, strogo gledajući,

oni vrijede samo za proračun proizvodnje izmješanog sloja u razdobljima kada biomasa ne varira značajno. Navedeni uvjeti prevladavaju širom oceana i tijekom većeg dijela godine, ali u razdobljima visoke primarne proizvodnje su rijetko ispunjeni. Zbog toga je njihova implementacija često realizirana numerički, gdje je uvjet vertikalno neovisne biomase relaksiran.

POTREBA ZA NOVIM PRISTUPOM

Pri implementacijama modela potrebno je specificirati vrijednosti fotosintetskih parametara. Ne postoji ni jedna formulacija modela primarne proizvodnje koja ne zahtijeva bar jedan fotosintetski parametar. To je dodirna točka modela i mjerenja: upotreba procijenjenih vrijednosti fotosintetskih parametara *in vitro* metodom za izračun stope rasta fitoplanktona. Upravo ovdje leži najveći problem. S obzirom na povijesnu dominaciju *in situ* metode, vrijednosti fotosintetskih parametara često nisu dostupne dok su *in situ* profili na raspolaganju. Ako su parametri i procijenjeni *in vitro* metodom, česta je situacija da su procijenjeni iz uzoraka prikupljenih sa samo jedne dubine te stoga ne predstavljaju cijelu populaciju prisutnu u fotičkoj zoni. S druge strane, mjerenja profila se tipično protežu kroz cijelu fotičku zonu i parametri procijenjeni iz tih podataka bi predstavljali neku vrstu optimalnih vrijednosti parametara za cijelu populaciju. U modeliranju primarne proizvodnje suočeni smo sa situacijom gdje je procjenjivanje vrijednosti fotosintetskih parametara u skladu samo s *in vitro* mjerenjima dok se *in situ* mjerenja nisu koristila za procjenu parametara.

Postojeći matematički formalizmi tretiraju profile kao rezultate modela, a parametre kao ulaze u model (Zonneveld, 1998). Nedostatak informacija o vrijednostima parametara otežava primjenu modela primarne proizvodnje u realnim situacijama (Doney i sur., 2001). Upravo zbog toga i postojanja sve više mjerenja profila primarne proizvodnje (uz profile biomase) postavlja se pitanje je li iz njih samih moguće dobiti informacije o vrijednostima fotosintetskih parametara. Mogu li se modeli iskoristiti u tu svrhu? Modeli toga tipa bi tretirali izmjerene profile primarne proizvodnje kao ulaze, a fotosintetske parametre kao izlaze. Poboljšanje usklađenosti između mjerenja i simulacija modela može se postići promjenom vrijednosti fotosintetskih parametara. Pri tom se može koristiti asimilacija podataka koja se pokazala uspješnom u meteorologiji i fizičkoj oceanografiji (Doney i sur., 2001). Pod određenim uvjetima asimilacija podataka daje optimalne vrijednosti

parametara koje su u skladu i s mjerenjima i s modelom. Prema literaturi prikladni naziv za takve modele je inverzni modeli, i koliko je poznato, do danas ne postoje inverzni modeli primarne proizvodnje.

U ovom radu je razvijen inverzni model koji na temelju *in situ* profila primarne proizvodnje i fitoplanktonske biomase procijenjuje fotosintetske parametre. Komplementarne varijable u modelu su površinska iradijanca i koeficijent atenuacije svjetlosti, koji zajedno određuju podvodno polje svjetlosti. U moru svjetlost opada s porastom dubine pa je fitoplankton pri većim dubinama izložen svjetlosti slabijeg intenziteta u usporedbi sa fitoplanktonom koji se nalazi bliže površini. Time dobiva manje energije potrebne za fotosintezu što uzrokuje smanjenje primarne proizvodnje s porastom dubine. Drugim riječima, u moru je primarna proizvodnja vertikalno raslojena. Zbog vertikalne raslojenosti primarne proizvodnje i uz pretpostavku da je ta raslojenost prvenstveno uzrokovana odzivom fitoplanktona na svjetlost, nameće se ideja određivanja ovisnosti primarne proizvodnje o svjetlosti na temelju *in situ* profila primarne proizvodnje.

Hipoteza je da postojeći modeli primarne proizvodnje dobro opisuju vertikalnu ovisnost primarne proizvodnje te da su parametri i varijable koje se koriste u modelima zaista relevantni za modeliranje primarne proizvodnje. Posljedično, prilagodbom vrijednosti fotosintetskih parametara može se smanjiti odstupanje modela od mjerenja i dati procjena optimalnih vrijednosti parametara za koje model najmanje odstupa od mjerenja. Time model postaje fleksibilan i prilagođava se mjerenjima, svojstvo koje ne posjeduje ni jedan od prethodno navedenih modela. Takvim inverznim modelom vrijednosti fotosintetskih parametara će po prvi puta biti procijenjene na temelju *in situ* profila primarne proizvodnje. Budućom primjenom inverznog modela povećat će se dosadašnji arhiv vrijednosti fotosintetskih parametara. Vrijednosti parametara nalaze primjenu u implementaciji modela morskih ekosustava i za procjenu primarne proizvodnje putem satelita.

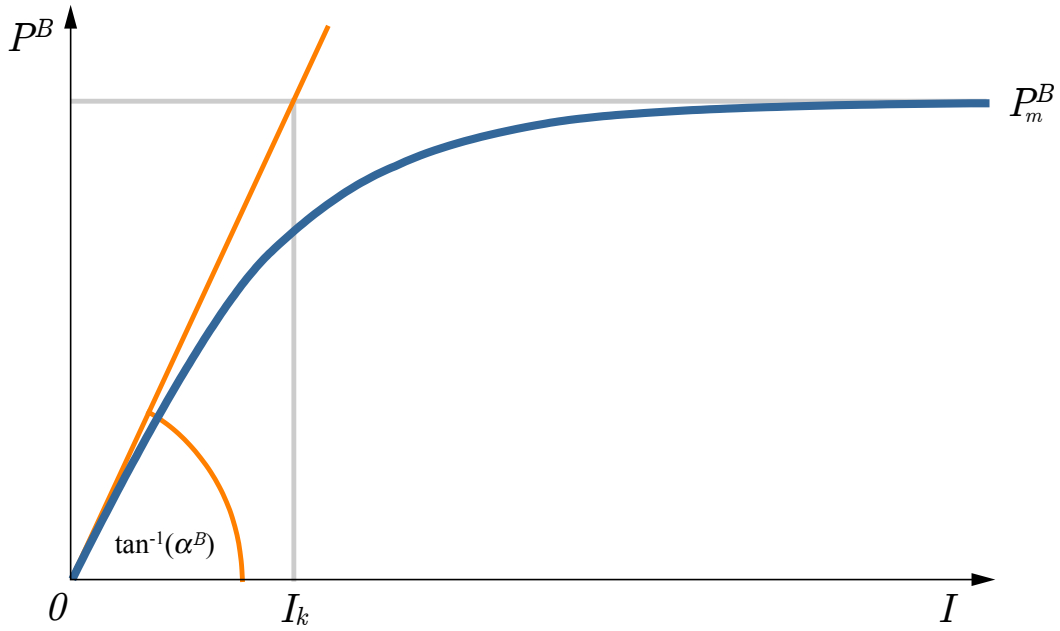
2 ANALITIČKI MODEL PRIMARNE PROIZVODNJE

U ovom poglavlju opisani su temelji modela dnevne primarne proizvodnje. Definirane su osnovne veličine i relacije koje tvore potpuni i konzistentni model. Pod svojstvom potpunosti smatra se da izloženi matematički formalizam sadrži opis svih relevantnih procesa koji utječu na dnevnu primarnu proizvodnju. Konkretno, kao faktori prvog reda u modelima dnevne primarne proizvodnje uzimaju se fitoplanktonska biomasa i raspoloživa svjetlost. Pod svojstvom konzistentnosti smatra se da su relacije u modelu dobro definirane te da konzistentna upotreba modela vodi prema dobro definiranim rješenjima. Time model čini suvislu cjelinu. Opis je lišen suvišnih detalja i fokus je stavljen na matematički formalizam te na uzročno posljedične veze opisane njime.

2.1 FUNKCIJA SVJETLOSNOG ZASIĆENJA

Fitoplanktonska primarna proizvodnja (skraćeno: proizvodnja) se definira kao stopa asimilacije anorganskog ugljika od strane fitoplanktona i označava s P ($\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$) (Platt i sur., 1977). Koncentracija klorofila a se koristi kao mjera fitoplanktonske biomase B (mg Chl m^{-3}). Primarna proizvodnja normalizirana biomasom (skraćeno: normalizirana proizvodnja) se označava P^B ($\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{h}^{-1}$) i u prvom redu ovisi o raspoloživoj svjetlosti (Platt i Gallegos, 1980). Kao mjera raspoložive svjetlosti uzima se iradijanca I (W m^{-2}). Iradijanca se definira kao svjetlosna energija koja u jedinici vremena prođe kroz jediničnu površinu okomitu na smjer širenja svjetlosti (Kirk, 2011). Normalizirana proizvodnja se tretira kao funkcija iradijance i piše se $P^B = p^B(I)$.

Tipično se normalizirana proizvodnja povećava linearno s intenzitetom svjetlosti, a porast se postupno smanjuje i na kraju dolazi do zasićenja ako se ne razmatraju visoki intenziteti svjetlosti (Falkowski i Raven, 2007; Kirk, 2011). U slučaju da se razmatraju visoki intenziteti svjetlosti može doći do fotoinhibicije, tj. pojave smanjena proizvodnje (Platt i sur., 1980), no to se ovdje neće razmatrati. Ovisnost normalizirane proizvodnje o iradijanci se izražava pomoću funkcije svjetlosnog zasićenja $p^B(I)$ (Jassby i Platt, 1976). Graf jedne takve funkcije je dan na slici 1. Oblik funkcije svjetlosnog zasićenja odražava biofizičke, biokemijske i metaboličke procese koji reguliraju fotosintezu (Falkowski, 1992; Falkowski i Raven, 2007).



Slika 1. Funkcija svjetlosnog zasićenja koja opisuje ovisnost normalizirane proizvodnje (ordinata) o iradijanci (apscisa). Početni nagib krivulje je α^B , a asimptotska vrijednost normalizirane proizvodnje pri visokim vrijednostima iradijance je P_m^B . Fotoadaptacijski parametar I_k odgovara vrijednosti iradijance za koju se sijeku pravci $P^B = \alpha^B I$ i $P^B = P_m^B$.

Dva parametra jedinstveno određuju funkciju svjetlosnog zasićenja: početni nagib α^B ($\text{mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{h}^{-1}$) i asimilacijski broj P_m^B ($\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{h}^{-1}$) (Platt i sur., 1977; Behrenfeld i sur., 2004). Početni nagib se ujedno naziva i fotosintetska efikasnost, a asimilacijski broj fotosintetski kapacitet (Peterson i sur., 1987). Bez zadavanja vrijednosti parametra, funkcija svjetlosnog zasićenja se može pisati kao funkcija iradijance, određena parametrima, u sljedećem obliku (Platt i Sathyendranath, 1988):

$$p^B(I) = p^B(I | \alpha^B, P_m^B). \quad (1)$$

Definiranjem funkcije svjetlosnog zasićenja pomoću dvaju parametara, α^B i P_m^B , zadaje se cijela familija funkcija svjetlosnog zasićenja. Inkubacijama uzoraka u kontroliranim svjetlosnim uvjetima (*in vitro*) može se konstruirati $P^B - I$ krivulja te se mogu procijeniti parametri (Platt i Gallegos, 1980). Te vrijednosti parametara se mogu koristiti u praktičnim primjenama modela primarne proizvodnje (Platt i Sathyendranath, 1993b). Oba parametra poprimaju isključivo pozitivne vrijednosti. Prema Plattu i Sathyendranath (2007), raspon vrijednosti početnog nagiba α^B iznosi od 0.05 do 0.5 $\text{mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{h}^{-1}$, dok raspon vrijednosti asimilacijskog broja P_m^B iznosi od 1 do 25 $\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{h}^{-1}$.

Funkcija svjetlosnog zasićenja je isključivo definirana za vrijednosti iradijance $I \geq 0$ (Platt i sur., 1977). Pri niskim iznosima iradijance vrijedi:

$$\lim_{I \rightarrow 0} p^B(I) = \alpha^B I, \quad (2)$$

i normalizirana proizvodnja je proporcionalna iradijanci s koeficijentom proporcionalnosti α^B . Rastom iradijance nagib krivulje pada. Konačno, za vrlo visoke vrijednosti iradijance, vrijedi:

$$\lim_{I \rightarrow \infty} p^B(I) = P_m^B. \quad (3)$$

U tom slučaju dolazi do zasićenja i normalizirana proizvodnja je neovisna o iradijanci. Za $I > 0$ funkcija svjetlosnog zasićenja je strogo rastuća:

$$\frac{dp^B(I)}{dI} > 0, \quad (4)$$

i ima negativnu zakrivljenost:

$$\frac{d^2 p^B(I)}{dI^2} < 0. \quad (5)$$

Omjer fotosintetskih parametara je jednak fotoadaptacijskom parametru $I_k = P_m^B/\alpha^B$, koji ima istu mjernu jedinicu kao iradijanca. U okolini I_k normalizirana proizvodnja ovisi o oba parametra: α^B i P_m^B . Pri vrijednostima iradijance manjim od I_k dominira utjecaj α^B dok pri vrijednostima većim od I_k dominira utjecaj P_m^B .

Funkcija svjetlosnog zasićenja u ovom obliku zanemaruje dva procesa. Prvi je fotoinhibicija proizvodnje pri visokim intenzitetima svjetlosti (Steele, 1962; Platt i sur., 1980). U tom slučaju, $p^B(I)$ funkcija nema konstantnu vrijednost za visoke vrijednosti iradijance P_m^B , već počinje opadati i asimptotski doseže nulu (Ryther i Menzel, 1959; Platt i sur., 1980). Argument za zanemarivanje fotoinhibicije se temelji na činjenici da je u moru intenzitet svjetlosti već pri dubini od nekih deset metara toliko smanjen da ne uzrokuje fotoinhibiciju (Kirk, 2011). Pri dubinama na kojim se nalazi većina biomase u moru intenzitet svjetlosti je dovoljno nizak da ne uzrokuje fotoinhibiciju (Zonneveld, 1997). Drugi zanemareni proces je respiracija (Marra i Barber, 2004) koja se modelira dodavanjem negativnog člana postojećoj $p^B(I)$ funkciji (Zonneveld, 1998). Taj član je neovisan o iradijanci i predstavlja još jedan dodatni parametar.

U modelima primarne proizvodnje, funkcija svjetlosnog zasićenja čini centralni element koji povezuje optičke s biološkim procesima (Franks, 2002). U suštini služi za parametrizaciju fotosinteze, točnije, parametrizaciju svjetlosne ovisnosti stope asimilacije anorganskog ugljika od strane fitoplanktona. Sami modeli se mogu formulirati bez korištenja eksplicitnog izraza za funkciju svjetlosnog zasićenja. Prethodno navedene definicije i relacije vrijede za sve $p^B(I)$ funkcije koje ne opisuju fotoinhibiciju i respiraciju.

Početni nagib funkcije svjetlosnog zasićenja opisuju kvantni odziv fotosinteze pri niskim iznosima iradijance i vezan je s učinkovitošću kemijskih reakcija za čije odvijanje je potrebna svjetlost (Rabinowitch, 1945; Kirk, 2011), dok asimilacijski broj opisuje fotosintetsku dinamiku pri svjetlosnom zasićenju i vezan je uz enzimsku kinematiku (Rabinowitch i Govindjee, 1969; Falkowski, 1981). U ovom poglavlju će biti korišten sljedeći eksplicitni oblik funkcije svjetlosnog zasićenja (Platt i sur., 1980):

$$p^B(I) = P_m^B \left(1 - \exp \left(-\alpha^B I / P_m^B \right) \right), \quad (6)$$

dok će u sljedećim poglavljima biti uvedene i druge funkcije. Navedena funkcija se u literaturi naziva eksponencijalnom funkcijom svjetlosnog zasićenja. Prvi put se pojavljuje 1974. godine kada je Webb i sur. koriste za opis primarne proizvodnje viših biljaka (Webb i sur., 1974). U oceanografskom kontekstu prvi je koriste Platt i sur. (1980) kao specijalni slučaj općenitije funkcije koja opisuje i fotoinhibiciju. Peterson i sur. (1987) daju izvod za navedenu funkciju korištenjem jednostavnog modela fotosintetskog aparata. Prepostavljaju da se fotosintetski aparat sastoji od reakcijskog centra i antene. Fotoni padaju na antenu u nejednakim vremenskim intervalima (kao diskretne jedinice) i njihova energija se prenosi u reakcijski centar. Ako je reakcijski centar slobodan, može iskoristiti primljenu energiju za fotosintezu, no, ako je zauzet, energija se rasipa drugim putevima (fluorescencija, toplinski procesi). Reakcijskom centru treba određeno vrijeme za obradu fotona što stvara takozvani sustav sa čekanjem (eng. „queuing system”). Korištenjem teorije vjerojatnosti Peterson i sur. (1987) pokazuju da je u stacionarnom stanju takvog sustava stopa asimilacije ugljika dana izrazom (6). Cullen (1990) stavlja izvedenu funkciju u kontekst modela rasta, a Dubinsky i sur. (1986) proširuju formulaciju na slučaj vremenski kontinuirane iradijance. Platt i sur. (1990) je koriste za formiranje analitičkog modela fitoplanktonske primarne proizvodnje. Upravo taj model postaje standard za modeliranje dnevne primarne proizvodnje i njegove postavke su izložene u sljedećem potpoglavlju.

2.2 ANALITIČKI FORMALIZAM

U moru, fitoplanktonska biomasa i dnevna proizvodnja imaju određenu tipičnu vertikalnu strukturu (Longhurst i Harrison, 1989). Struktura biomase je uzrokovana kombiniranim djelovanjem bioloških i fizikalnih procesa na vremenskim skalama duljim od dana (Gargett i Marra, 2002) dok je struktura normalizirane proizvodnje prvenstveno uzrokovana raspoloživom svjetlošću (Talling, 1957; Platt i Sathyendranath, 1988). Raspoloživa svjetlost je, dakako, određena optičkim svojstvima vodenog stupca i površinskom svjetlošću, koja je pak prvenstveno određena naoblakom (Kirk, 2011). Gledano prostorno, u otvorenom moru vertikalna dinamika dominantno određuje profil biomase (Mann i Lazier, 2006), dok je na kontinentalnom šelfu i u priobalnom području utjecaj horizontalne dinamike na profil biomase značajan (miješanje, plimne struje, rijeke).

Neka z os, orijentirana prema dolje s ishodištem na površini, označava dubinu i neka t označava vrijeme pri čemu $t = 0$ odgovara trenutku izlaska Sunca. Pošto iradijanca u moru ima vertikalnu i vremensku ovisnost $I = I(z, t)$, isto vrijedi i za normaliziranu proizvodnju $P^B = P^B(z, t)$. Ovisnost normalizirane proizvodnje o iradijanci se izražava pomoću funkcije svjetlosnog zasićenja $p^B(I)$ što se piše kao:

$$P^B(z, t) = p^B(I(z, t)). \quad (7)$$

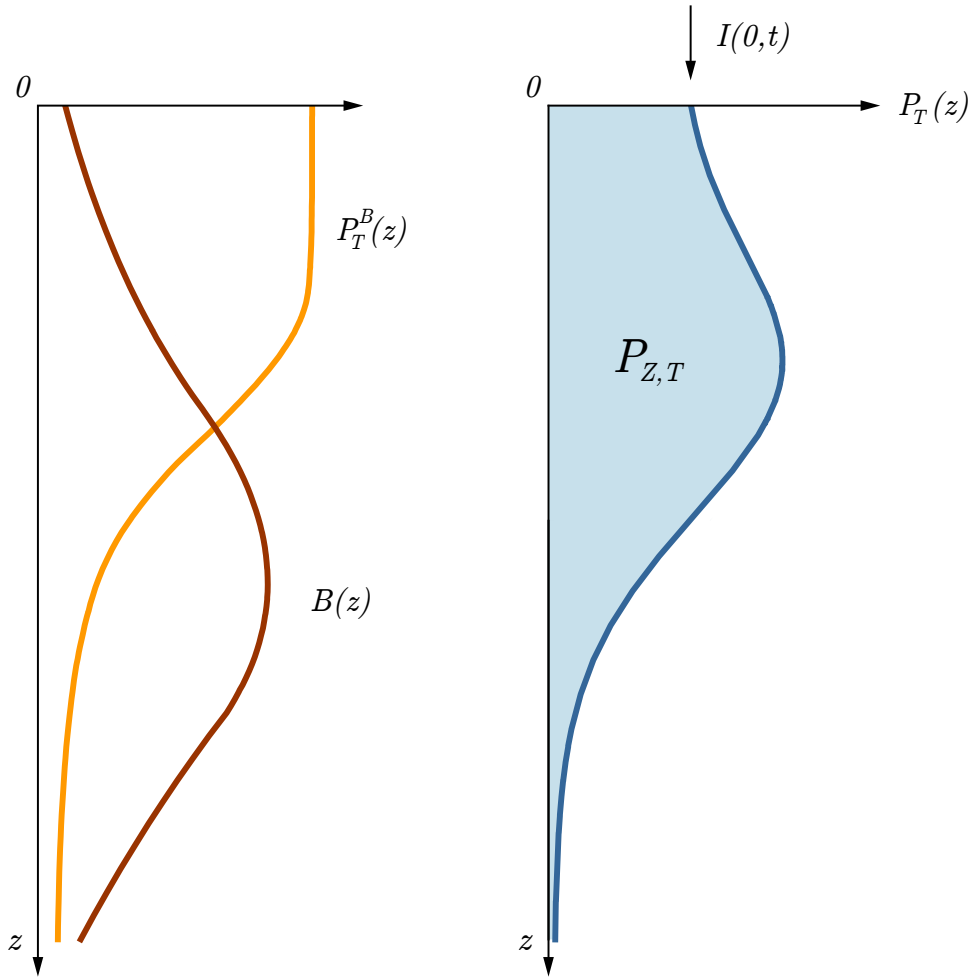
Zbog općenitosti, eksplicitni oblik funkcije svjetlosnog zasićenja i ovisnosti iradijance o dubini i vremenu će za sada ostati nedefinirani. Za izračunavanje primarne proizvodnje na dubini z u trenutku t potrebno je znati vrijednost biomase $B(z, t)$, iradijancu $I(z, t)$ i funkciju svjetlosnog zasićenja $p^B(I)$. Primarna proizvodnja na dubini z u trenutku t slijedi kao:

$$P(z, t) = B(z, t) p^B(I(z, t)). \quad (8)$$

Za izračunavanje dnevne primarne proizvodnje $P_T(z)$ (skraćeno: dnevna proizvodnja, mg C m^{-3}) izraz (8) se integrira po vremenu:

$$P_T(z) = \int_0^D B(z, t) p^B(I(z, t)) dt, \quad (9)$$

gdje je D vrijeme od izlaska do zalaska Sunca. $P_T(z)$ gledano kao funkcija dubine je profil



Slika 2. Profil biomase $B(z)$ (crvena krivulja) i profil dnevne normalizirane proizvodnje $P_T^B(z)$ (narančasta krivulja). Profil dnevne proizvodnje se dobiva kao produkt $B(z)$ i $P_T^B(z)$ (plava krivulja na desnoj slici). Na slici ukupna proizvodnja vodenog stupca $P_{Z,T}$ odgovara površini ispod $P_T(z)$ krivulje (svijetlo plava površina). Proizvodnja je forsirana površinskom iradijancijom $I(0, t)$.

dnevne proizvodnje (skraćeno: profil proizvodnje, slika 2). Za rješavanje prethodnog integrala često korištena pretpostavka je zanemarivanje vremenske ovisnosti biomase:

$$P_T(z) = B(z) \int_0^D p^B(I(z, t)) dt, \quad (10)$$

što značajno pojednostavnjuje problem. U ostatku poglavlja biomasa se smatra neovisnom o vremenu $B(z, t) = B(z)$. Profil normalizirane dnevne primarne proizvodnje (skraćeno: profil normalizirane proizvodnje, $\text{mg C} (\text{mg Chl})^{-1}$, slika 2) se dobiva iz (10)

dijeljenjem s biomasom:

$$P_T^B(z) = \int_0^D p^B(I(z, t)) dt, \quad (11)$$

što se također moglo dobiti izravnom integracijom izraza (7). Za izračunavanje dnevne primarne proizvodnje vodenog stupca $P_{Z,T}$ (skraćeno: proizvodnja vodenog stupca, mg C m^{-2}) izraz (10) se vertikalno integrira:

$$P_{Z,T} = \int_0^\infty B(z) \left(\int_0^D p^B(I(z, t)) dt \right) dz. \quad (12)$$

Oznaka $P_{Z,T}$ se koristi i kada gornja granica nije beskonačnost, već i kada je vodeni stupac konačne dubine. Ovako formulirana proizvodnja vodenog stupca je jednaka vertikalnom integralu dnevne proizvodnje $P_T(z)$ (slika 2), odnosno vertikalnom integralu produkta biomase $B(z)$ i normalizirane proizvodnje $P_T^B(z)$:

$$P_{Z,T} = \int_0^\infty P_T(z) dz = \int_0^\infty B(z) P_T^B(z) dz. \quad (13)$$

Integracija $P(z, t)$ se, naravno, mogla prvo napraviti po vertikali pa onda po vremenu, postupak koji će se iskoristiti u sljedećem potpoglavlju za pronalaženje analitičkog rješenja proizvodnje vodenog stupca. U tom slučaju, vertikalni integral $P(z, t)$ je jednak trenutnoj proizvodnji vodenog stupca $P_Z(t)$ ($\text{mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$):

$$P_Z(t) = \int_0^\infty B(z, t) p^B(I(z, t)) dz. \quad (14)$$

S ovom definicijom dnevna proizvodnja vodenog stupca postaje jednaka vremenskom integralu trenutne proizvodnje vodenog stupca:

$$P_{Z,T} = \int_0^D P_Z(t) dt. \quad (15)$$

Dani izraz je ekvivalentan izrazu (12). U ovom radu naglasak će biti stavljen na formulaciju (12) dok će prethodni izraz biti korišten samo u specijalnim slučajevima.

2.3 PODVODNO POLJE IRADIJANCE

U svim prethodno navedenim integralima nužno je poznavanje iradijance. U moru iradijanca ima izraženu vertikalnu ovisnost koja je određena optičkim svojstvima morske vode i površinskom iradijancom. Površinska iradijanca se jednostavno zadaje kao rubni uvjet:

$$I(0, t) = I_0(t), \quad (16)$$

dok se optička svojstva morske vode opisuju pomoću koeficijenta atenuacije dolje usmjerene iradijance (skraćeno: koeficijent atenuacije) koji se označava sa K (m^{-1}). Definira se kao stopa smanjenja iradijance u infinitezimalno tankom sloju morske vode po jediničnoj dubini, po jediničnoj iradijanci (Kirk, 2011):

$$K = -\frac{1}{I} \frac{dI}{dz}, \quad (17)$$

gdje negativni predznak dolazi zbog orijentacije z osi (slika 3). Morska voda kao optički medij raspršuje i apsorbira svjetlost, a koeficijent atenuacije je posljedica bilo koje kombinacije tih dvaju optičkih procesa.

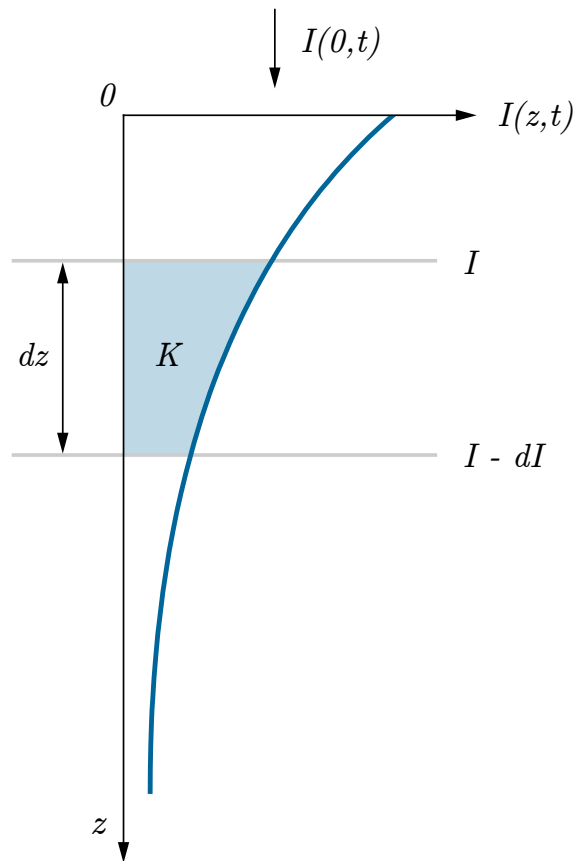
U slučaju optički nehomogenog vodenog stupca $K = K(z)$, vertikalnom integracijom (17) uz rubni uvjet (16) dobiva se:

$$I(z, t) = I_0(t) \exp\left(-\int_0^z K(z') dz'\right), \quad (18)$$

gdje je z' pomoćna varijabla za integraciju. Prema rješenju (18) iradijanca na dubini z je posljedica optičkih svojstava vodenog stupca od površine do te dubine i površinske iradijance $I_0(t)$. U slučaju optički homogenog vodenog stupca $K \neq K(z)$, vertikalnom integracijom (17) uz rubni uvjet (16) dobiva se:

$$I(z, t) = I_0(t) \exp(-Kz). \quad (19)$$

Iako jednostavan, navedeni model iradijance je najčešće korišten model podvodnog polja svjetlosti pri modeliranju primarne proizvodnje. Centralni element modela čini koeficijent atenuacije koji u modelu određuje dubinu prodiranja iradijance.



Slika 3. Vodeni stupac forsiran površinskom iradijancijom $I(0, t)$ i profil iradijance $I(z, t)$ (plava krivulja). Sloj debljine dz prigušuje iradijancu I za iznos dI . Koeficijent atenuacije K je mjera smanjenja iradijance po jediničnoj dubini po jediničnoj iradijanci.

Iznos koeficijenta atenuacije ovisi, između ostalog, i o koncentraciji biomase. Najjednostavnija i često korištena ovisnost koeficijenta atenuacije o biomasi glasi:

$$K = K_w + k_b B, \quad (20)$$

gdje je K_w koeficijent atenuacije morske vode koji predstavlja procese atenuacije svjetlosti zbog raspršenja i apsorpcije od strane čiste morske vode, čestica i otopljene organske tvari (Kirk, 2011). Specifični atenuacijski koeficijent fitoplanktona k_b predstavlja procese atenuacije svjetlosti zbog apsorpcije i raspršenja uzrokovane fitoplanktonom (Sathyendranath i sur., 2001). Navedeni model je jednostavan jer opisuje samo vertikalnu ovisnost iradijance te pri tome reducira sva optička svojstva mora na koeficijent atenuacije. Kompleksniji modeli koji uvažavaju prostornu, vremensku, kutnu i spektralnu ovisnost svjetlosti su uspostavljeni (Sathyendranath i Platt, 1989), no rijetko se koriste upravo zbog svoje kompleksnosti.

2.4 PRIMARNA PROIZVODNJA VODENOG STUPCA

Proizvodnja vodenog stupca je jednaka ukupnom asimiliranom ugljiku od strane fitoplanktona kroz cijeli vodeni stupac tijekom jednog dana po metru kvadratnom (Platt i sur., 1990; Kirk, 2011). U modelu je dana izrazima (12) ili (15) i ovisi o profilu biomase $B(z)$, funkciji svjetlosnog zasićenja $p^B(I)$ i iradijanci $I(z, t)$. Do sada je poznato samo analitičko rješenje za slučaj optički uniformnog vodenog stupca s idealiziranim dnevnim hodom iradijance i vertikalno uniformnim profilom biomase ($B(z) = B$). Rješenje su dali Platt i sur. (1990) koristeći eksponencijalnu funkciju svjetlosnog zasićenja (6):

$$p^B(I) = P_m^B \left(1 - \exp \left(-\alpha^B I / P_m^B \right) \right), \quad (21)$$

i do danas nije nađeno rješenje za ijednu drugu funkciju. Izvod rješenja će biti predstavljen u kratkim crtama dok se detalji mogu naći u radu Platta i sur. (1990) pod „Basic Theory”. Rješenje će biti iskorišteno u sljedećem potpoglavlju pri izvodu analitičkog izraza za profil proizvodnje.

Za provesti dvostruku integraciju u izrazu (12) treba napraviti određene pretpostavke o ovisnosti iradijance o dubini. Vodeni stupac s vertikalno uniformnim profilom biomase je prema (20) optički homogen te vrijedi rješenje (19) za profil iradijance. Za vremensku ovisnost površinske iradijance pretpostavlja se često korištena sinusoidalna ovisnost:

$$I(0, t) = I_0^m \sin(\pi t / D), \quad (22)$$

gdje je I_0^m iradijanca u podne (Iqbal, 1984; Monteith i Unsworth, 2008; Kirk, 2011).

Vertikalna uniformnost biomase olakšava integraciju jer $B(z)$ postaje B i izlazi ispred integrala. Zbog razmatranja beskonačno dubokog vodenog stupca gornja granica integrala po z je beskonačnost. U skladu s navedenim pretpostavkama i korištenjem (21) na mjestu $p^B(I)$ integral (12) postaje:

$$P_{Z,T} = \int_0^\infty \int_0^D B P_m^B \left[1 - \exp \left(-\alpha^B I_0^m \sin(\pi t / D) e^{-Kz} / P_m^B \right) \right] dt dz. \quad (23)$$

Prema McBrideu (1992), analitičko rješenje za vremenski integral ne postoji te za provesti

dvostruku integraciju Platt i sur. (1990) prvo integriraju po vertikali. Time $P_{Z,T}$ postaje:

$$P_{Z,T} = BP_m^B \int_0^D \int_0^\infty \left(1 - \exp \left(-\alpha^B I_0^m \sin(\pi t/D) e^{-Kz}/P_m^B \right) \right) dz dt. \quad (24)$$

Definiranjem $I_*^m = \alpha^B I_0^m / P_m^B$ i zamjenom varijabli $x = I_*^m \sin(\pi t/D) e^{-Kz}$ vertikalni integral u izrazu (24) postaje tablični integral (Grandstheyn and Ryzhik, 1979) i njegovo rješenje glasi:

$$\int_0^\infty \left[1 - \exp \left(-I_*^m \sin(\pi t/D) e^{-Kz} \right) \right] dz = \frac{1}{K} \sum_{n=1}^\infty \frac{(-1)^{n+1}}{n \cdot n!} \left(I_*^m \sin(\pi t/D) \right)^n. \quad (25)$$

I_*^m se naziva skalirana podnevna iradijanca i bezdimenzionalna je veličina. Dobiveni izraz pomnožen s BP_m^B daje trenutnu proizvodnju vodenog stupca $P_Z(t)$:

$$P_Z(t) = \frac{BP_m^B}{K} \sum_{n=1}^\infty \frac{(-1)^{n+1}}{n \cdot n!} \left(I_*^m \sin(\pi t/D) \right)^n. \quad (26)$$

Uvrštavanjem (25) u (24) slijedi:

$$P_{Z,T} = \int_0^D \frac{BP_m^B}{K} \sum_{n=1}^\infty \frac{(-1)^{n+1}}{n \cdot n!} \left(I_*^m \sin(\pi t/D) \right)^n dt. \quad (27)$$

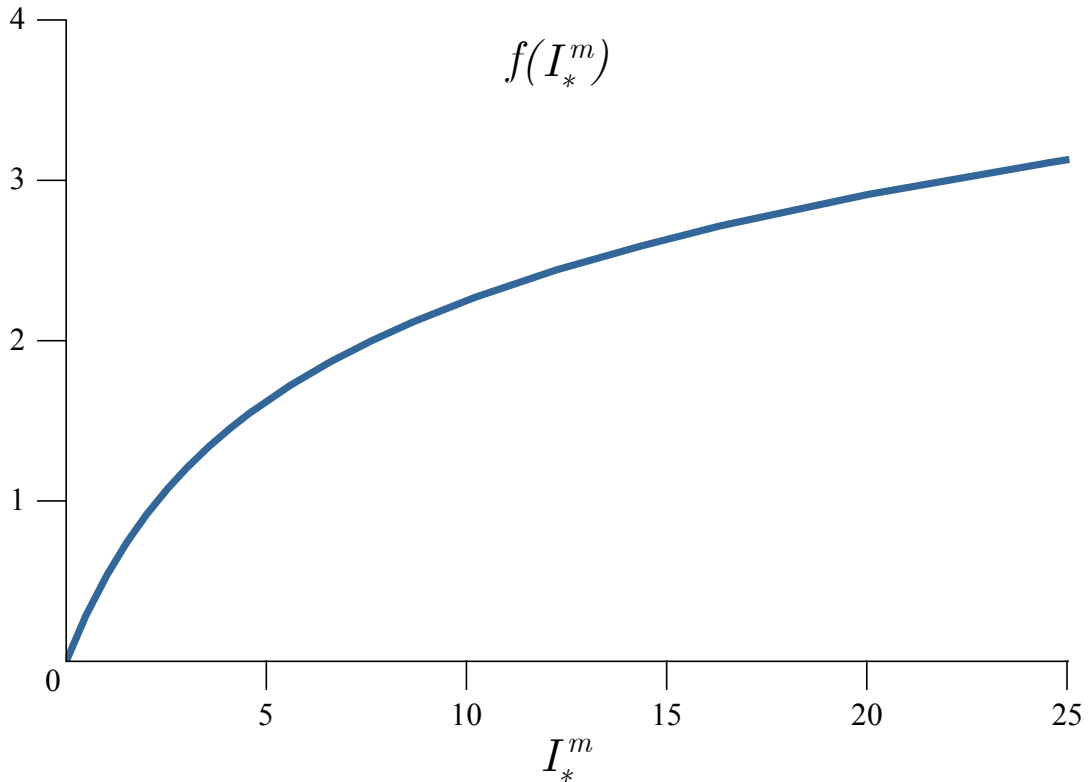
Integral (27) se rješava supstitucijom $x = \pi t/D$ te rekurzivnom primjenom sljedećeg izraza:

$$\int_0^\pi \sin^n x dx = \frac{n-1}{n} \int_0^\pi \sin^{n-2} x dx, \quad (28)$$

te se konačno dobiva:

$$P_{Z,T} = \frac{BP_m^B D}{K} \left[\sum_{n=1}^\infty \frac{2 (I_*^m)^{2n-1}}{\pi (2n-1) (2n-1)! (2n-1)!!} - \sum_{n=1}^\infty \frac{(I_*^m)^{2n}}{2n (2n)! (2n)!!} \right]. \quad (29)$$

Izneseno rješenje je jedino analitičko rješenje za dnevnu proizvodnju vodenog stupca, te se danas uzima kao kanonski oblik. Iz danog rješenja se zorno vidi linearna ovisnost proizvodnje vodenog stupca o biomasi B i duljini dana D . Nelinearne ovisnosti se javljaju o fotosintetskim parametrima α^B i P_m^B , te iradijanci I_0^m . Potrebno je naglasiti obrnutu



Slika 4. Bezdimenzionalna funkcija $f(I_*^m)$ koja se javlja u rješenju (29).

proporcionalnost proizvodnje vodenog stupca i koeficijenta atenuacije K .

Izraz u zagradama u (29) je ovisan isključivo o I_*^m i može se označiti kao funkcija $f(I_*^m)$. Graf $f(I_*^m)$ je dan na slici 4. S tom notacijom prethodni izraz glasi:

$$P_{Z,T} = \frac{BP_m^B D}{K} f(I_*^m). \quad (30)$$

Za jediničnu biomasu ovo rješenje je ujedno i rješenje za normaliziranu proizvodnju vodenog stupca $P_{Z,T}^B$. Od kada je objavljeno (Platt i sur., 1990) pa do danas doživjelo je mnoge primjene: pri proučavanju interakcije dubine miješanja i primarne proizvodnje (Platt i sur., 1994), u kontekstu Sverdrupove teorije kritične dubine (Platt i sur., 1991a), pri procjeni primarne proizvodnje putem satelita (Platt i Sathyendranath, 1993a), u uparenim globalnim hidrodinamičko-ekološkim modelima (Platt i Sathyendranath, 1991) i za objašnjenje dinamike područja niskog klorofila i visoke koncentracije nutrijenata („high nutrient low chlorophyll zones”) (Platt i sur., 2003a,b).

2.5 VERTIKALNI PROFIL PRIMARNE PROIZVODNJE

Prethodno rješenje se može iskoristiti za pronalaženje rješenja integrala (11) te time dobiti analitički izraz za profil proizvodnje u slučaju funkcije svjetlosnog zasićenja (6).

Cilj je riješiti sljedeći integral:

$$P_T^B(z) = \int_0^D P_m^B \left[1 - \exp \left(-\alpha^B I_0^m \sin(\pi t/D) e^{-Kz} / P_m^B \right) \right] dt. \quad (31)$$

Prema iznesenoj formulaciji proizvodnja proizvoljnog sloja koji se proteže između dubina Z_1 i Z_2 je jednaka:

$$P_{Z_1, Z_2, T} = \int_{Z_1}^{Z_2} P_T(z) dz = \int_{Z_1}^{\infty} P_T(z) dz - \int_{Z_2}^{\infty} P_T(z) dz. \quad (32)$$

gdje je $Z_1 < Z_2$ (slika 5). Prvi član s desne strane je jednak proizvodnji vodenog stupca ispod dubine Z_1 , a drugi proizvodnji ispod dubine Z_2 . U slučaju biomase neovisne o dubini ukupna proizvodnja ispod proizvoljne dubine Z_i može se promatrati kao proizvodnja beskonačno dubokog vodenog stupca forsiranog površinskom iradijancijom $I_0^m e^{-KZ_i} \sin(\pi t/D)$ (slika 5).

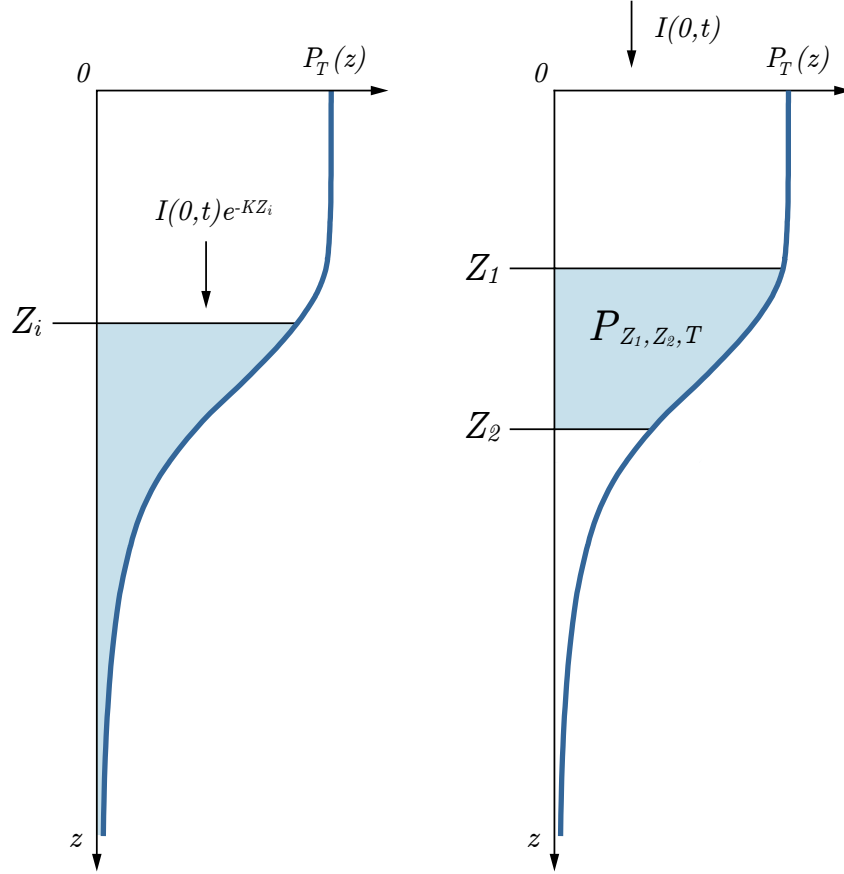
Iradijanca na dubini Z_i je dana s $I(Z_i, t) = I_0^m e^{-KZ_i} \sin(\pi t/D)$. Član $I_0^m e^{-KZ_i}$ odgovara iradijanci u podne na dubini Z_i . Ako se u izrazu (22) umjesto I_0^m uvrsti $I_0^m e^{-KZ_i}$, rješenje (30) daje ukupnu proizvodnju ispod dubine Z_i (slika 5) i umjesto I_*^m sada se javlja skalirana iradijanca $I_*^m e^{-KZ_i}$:

$$\int_{Z_i}^{\infty} P_T(z) dz = \frac{BP_m^B D}{K} f(I_*^m e^{-KZ_i}). \quad (33)$$

Alternativno, može se smatrati da se ishodište z osi premjestilo s površine na dubinu Z_i .

Uvrštavanjem (33) u (32) dobije se:

$$P_{Z_1, Z_2, T} = \frac{BP_m^B D}{K} \left[f(I_*^m e^{-KZ_1}) - f(I_*^m e^{-KZ_2}) \right], \quad (34)$$



Slika 5. Proizvodnja vodenog stupca uniformne biomase $B(z) = B$ ispod dubine Z_i (svijetlo plava površina na lijevoj slici) je forsirana iradijancijom $I(0,t)e^{-KZ_i}$. Proizvodnja sloja između dubina Z_1 i Z_2 (svijetlo plava površina na desnoj slici) odgovara proizvodnji vodenog stupca ispod dubine Z_1 umanjenoj za proizvodnju ispod dubine Z_2 . Oznaka za proizvodnju sloja je $P_{Z_1, Z_2, T}$ dana izrazom (32).

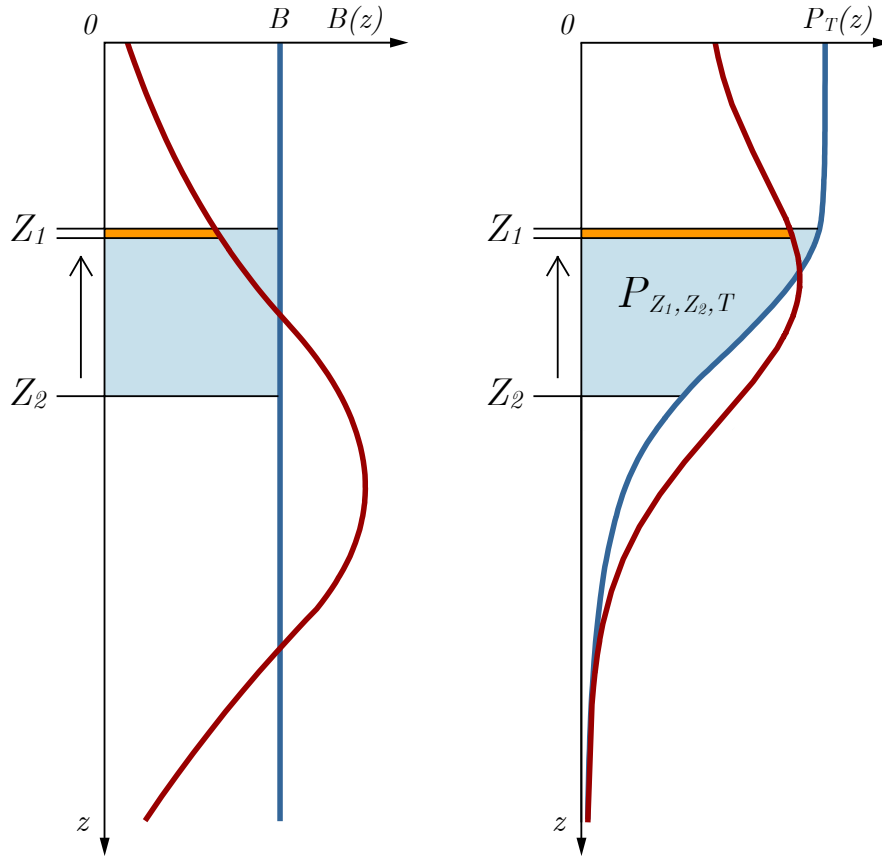
gdje je:

$$f(I_*^m e^{-Kz}) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{2 (I_*^m e^{-Kz})^{2n-1} (2n-2)!!}{\pi (2n-1) (2n-1)! (2n-1)!!} - \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(I_*^m e^{-Kz})^{2n} (2n-1)!!}{2n (2n)! (2n)!!}. \quad (35)$$

Prema izrazu (34), rješenje za proizvodnju proizvoljnog sloja je jednako proizvodnji ispod dubine Z_1 umanjenoj za proizvodnju ispod dubine Z_2 . Lako se provjeri da se u slučaju $Z_1 = 0$ i $Z_2 = \infty$ iz (34) dobije (30). Dalje, označavanjem $\Delta Z = Z_2 - Z_1$ i $z = Z_1$ slijedi:

$$P_{z, z+\Delta Z, T} = \frac{BP_m^B D}{K} \left[f(I_*^m e^{-Kz}) - f(I_*^m e^{-K(z+\Delta Z)}) \right]. \quad (36)$$

Ovaj izraz daje ukupnu proizvodnju u sloju koji se proteže od z do $z + \Delta Z$ (slika 6). Dije-



Slika 6. Prikaz glavne ideje u izvodu rješenja za profil proizvodnje. Lijeva slika prikazuje profile biomase: uniformni (plava linija) i neuniformni (crvena krivulja). Desna slika prikazuje profile proizvodnje: profil proizvodnje za uniformni profil biomase (plava krivulja) i profil proizvodnje za neuniformni profil biomase (crvena krivulja). Svijetlo plava površina na desnoj slici označava proizvodnju $P_{Z_1, Z_2, T}$. Proizvodnja na dubini Z_1 je dobivena kao granična vrijednost proizvodnje sloja (označena strelicom iz Z_2 prema Z_1).

ljenjem s debljinom sloja dobiva se prosječna proizvodnja sloja po jediničnom volumenu:

$$\langle P_T \rangle = \frac{BP_m^B D}{K} \left[\frac{f(I_*^m e^{-Kz}) - f(I_*^m e^{-K(z+\Delta Z)})}{\Delta Z} \right], \quad (37)$$

gdje je B uniformna biomasa u sloju. Pošto je biomasa uniformna, cijeli izraz se može podijeliti s B i time dobiti prosječna normalizirana proizvodnja po jediničnom volumenu:

$$\langle P_T^B \rangle = \frac{P_m^B D}{K} \left[\frac{f(I_*^m e^{-Kz}) - f(I_*^m e^{-K(z+\Delta Z)})}{\Delta Z} \right]. \quad (38)$$

Proizvodnja svakog sloja može se računati odvojeno i biomasa može varirati među slojevima. Za točnost ovog rješenja nije nužno da biomasa bude jednaka u svakom sloju. U limesu $\Delta Z \rightarrow 0$ prosječna normalizirana proizvodnja $\langle P_T^B \rangle$ postaje $P_T^B(z)$ (slika 6) i

prethodni izraz postaje:

$$P_T^B(z) = -\frac{P_m^B D}{K} \lim_{\Delta Z \rightarrow 0} \frac{f(I_*^m e^{-K(z+\Delta Z)}) - f(I_*^m e^{-Kz})}{\Delta Z}, \quad (39)$$

gdje je negativni predznak jednostavno izlučen iz izraza pod limesom. Limes u prethodnom izrazu odgovara derivaciji po z funkcije $f(I_*^m e^{-Kz})$:

$$P_T^B(z) = -\frac{P_m^B D}{K} \frac{d}{dz} f(I_*^m e^{-Kz}), \quad (40)$$

Množenjem $1/K$ s df/dz definira se $f_z(I_*^m e^{-Kz})$ kao:

$$f_z(I_*^m e^{-Kz}) = -\frac{1}{K} \frac{d}{dz} f(I_*^m e^{-Kz}). \quad (41)$$

S ovom definicijom izraz (40) postaje:

$$P_T^B(z) = P_m^B D f_z(I_*^m e^{-Kz}), \quad (42)$$

gdje se $f_z(I_*^m e^{-Kz})$ dobije deriviranjem (35) po z i dijeljenjem s K :

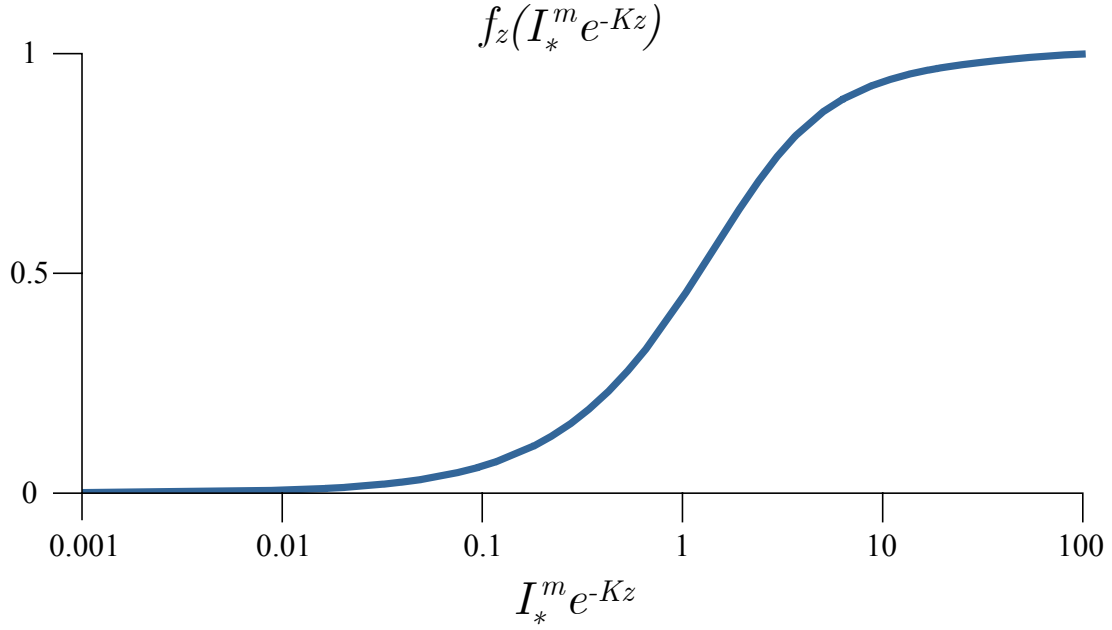
$$f_z(I_*^m e^{-Kz}) = \sum_{n=1}^{\infty} \frac{2(I_*^m e^{-Kz})^{2n-1} (2n-2)!!}{\pi (2n-1)! (2n-1)!!} - \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(I_*^m e^{-Kz})^{2n} (2n-1)!!}{(2n)! (2n)!!}. \quad (43)$$

Graf funkcije $f_z(I_*^m e^{-Kz})$ je dan na slici 7. Izloženo rješenje je novi analitički rezultat (Kovač i sur., 2016b).

Dobiveni izraz je analitičko rješenje za profil dnevne normalizirane proizvodnje. Privatljivi rezultati se dobivaju za pozitivne vrijednosti parametara α^B , P_m^B , D , I_0^m i K . U skladu s (10), (11) i (42) profil proizvodnje je jednak:

$$P_T(z) = B(z) P_m^B D f_z(I_*^m e^{-Kz}). \quad (44)$$

Potrebno je naglasiti da nije nužno zadavanje vertikalne ovisnosti iradijance optičkim modelom (19) da bi rješenje (44) vrijedilo, već se može koristiti i kompleksniji model. Jedino ograničenje nametnuto na iradijancu je u obliku dnevnog hoda koji treba biti sinusoidalno da bi rješenje vrijedilo.



Slika 7. Bezdimenzionalna funkcija $f_z(I_*^m e^{-Kz})$ koja se javlja u analitičkom rješenju (44). Pri određenoj dubini z poznavanjem I_0^m , K , α^B i P_m^B izračuna se vrijednost $I_*^m e^{-Kz}$. Tada produkt $P_m^B D f_z(I_*^m e^{-Kz})$ prema (42) daje vrijednost dnevne normalizirane proizvodnje na dubini z .

2.6 ALTERNATIVNI IZVOD PROFILA PROIZVODNJE

Prethodno dobiveni analitički izraz za profil dnevne normalizirane proizvodnje se temelji na rješenju (30) te na interpretaciji matematičkih izraza i odnosa predstavljenih tim izrazima. Izvod rješenja se donekle može smatrati intuitivnim postupkom. Alternativno tom postupku, integral (11) se može riješiti i na drugi, nešto manje intuitivan način. Postupak je matematički izravan i u potpunosti lišen interpretacije naslonjene na izloženu teoriju modeliranja primarne proizvodnje.

Za rješavanje (31) u prvom koraku se koristi zapis eksponencijalne funkcije kao beskonačne sume:

$$\exp x = \sum_{n=0}^{\infty} \frac{x^n}{n!}. \quad (45)$$

Nakon uvrštavanja u (31) dobiva se:

$$P_T^B(z) = \int_0^D P_m^B \left[1 - \sum_{n=0}^{\infty} \frac{(-I_*^m e^{-Kz} \sin(\pi t/D))^n}{n!} \right] dt, \quad (46)$$

gdje izraz e^{-Kz} nije raspisan pomoću sume (45). Zamjenom mjesta sume i integrala, te

nakon algebarskih operacija slijedi:

$$P_T^B(z) = -P_m^B \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(-I_*^m e^{-Kz})^n}{n!} \int_0^D \sin^n(\pi t/D) dt. \quad (47)$$

Supstitucijom $x = \pi t/D$ integral u prethodnom izrazu postaje:

$$\int_0^D \sin^n(\pi t/D) dt = \frac{D}{\pi} \int_0^{\pi} \sin^n x dx. \quad (48)$$

Normalizirana dnevna proizvodnja je sada:

$$P_T^B(z) = -P_m^B D \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(-I_*^m e^{-Kz})^n}{\pi \cdot n!} \int_0^{\pi} \sin^n x dx. \quad (49)$$

Dobiveni integral se rješava rekurzivnom primjenom već upotrebljenog izraza (28):

$$\int_0^{\pi} \sin^n x dx = \frac{n-1}{n} \int_0^{\pi} \sin^{n-2} x dx. \quad (50)$$

Za primjenu tog izraza u ovom slučaju prethodna suma se razbije na dvije sume, prvu preko neparnih, a drugu preko parnih n -ova:

$$P_T^B(z) = -P_m^B D \left[\sum_{n=1}^{\infty} \frac{(-I_*^m e^{-Kz})^{2n-1}}{\pi(2n-1)!} \int_0^{\pi} \sin^{2n-1} x dx + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(-I_*^m e^{-Kz})^{2n}}{\pi(2n)!} \int_0^{\pi} \sin^{2n} x dx \right]. \quad (51)$$

Za neparne n -ove $(2n-1)$ rješenje (50) se može izraziti kao :

$$\int_0^{\pi} \sin^{2n-1} x dx = 2 \frac{(2n-2)!!}{(2n-1)!!}, \quad (52)$$

a za parne n -ove $(2n)$ kao:

$$\int_0^{\pi} \sin^{2n} x dx = \pi \frac{(2n-1)!!}{(2n)!!}. \quad (53)$$

Uvrštavanjem ovih izraza u (51) dobije se:

$$P_T^B(z) = -P_m^B D \left[\sum_{n=1}^{\infty} \frac{2 (-I_*^m e^{-Kz})^{2n-1} (2n-2)!!}{\pi(2n-1)! (2n-1)!!} + \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(-I_*^m e^{-Kz})^{2n} (2n-1)!!}{(2n)! (2n)!!} \right]. \quad (54)$$

Vraćanjem negativnog predznaka unutar zagrada konačno se dobiva:

$$P_T^B(z) = P_m^B D \left[\sum_{n=1}^{\infty} \frac{2 (I_*^m e^{-Kz})^{2n-1} (2n-2)!!}{\pi(2n-1)! (2n-1)!!} - \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(I_*^m e^{-Kz})^{2n} (2n-1)!!}{(2n)! (2n)!!} \right]. \quad (55)$$

Kao što je i očekivano, ovaj izraz je identičan prethodno dobivenom rješenju za profil dnevne normalizirane proizvodnje (42). Izraz unutar zagrada odgovara funkciji (43).

Predstavljeni postupak je lišen interpretacije i tretira integral (31) isključivo kao matematički problem. Zbog izostajanja interpretacije postupak ne daje vezu između funkcija $f(I_*^m e^{-Kz})$ i $f_z(I_*^m e^{-Kz})$, koja je otkrivena u prethodnom potpoglavlju. Ta veza se sama vidi kroz izvod u prethodnom potpoglavlju te se stoga može smatratiti da takav pristup nadopunjuje ovdje izložen izvod. Činjenica da se na oba načina dolazi do istoga rješenja samo potvrđuje komplementarnost izravnog matematičkog pristupa i pristupa temeljenog na interpretaciji.

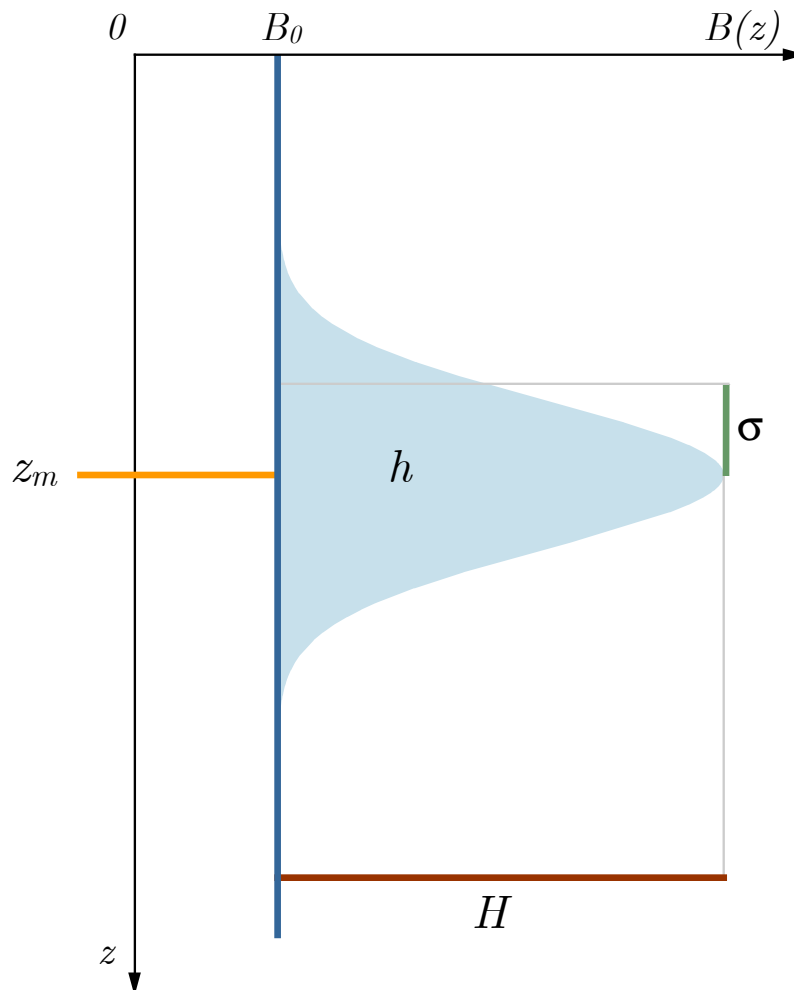
2.7 PROIZVODNJA VODENOG STUPCA NEUNIFORMNE BIOMASE

Prethodno izloženo rješenje za profil normalizirane proizvodnje (42) se može iskoristiti za riješiti integral (12) u općenitijem slučaju kada biomasa ovisi o dubini. Od posebnog značenja je slučaj kada je profil biomase opisan Gaussovom funkcijom. Gaussova funkcija je prikladna za opis vertikalne strukture biomase i već dulje vrijeme je prihvaćena kao standardni profil (Platt i Sathyendranath, 1988). To je jednostavna funkcija koja dopušta opis vertikalne strukture fitoplanktonske biomase za različita geografska područja i sezone (Platt i sur., 1991b). Korištena je u mnogim modelima kao početni uvjet za biomasu, a oblici koje opisuje su često dobiveni kao rezultati numeričkih modela (Hodges i Rudnick, 2004) i eksperimenata (Platt i sur., 1988). Prikladna je za opisivanje strukture dubokog maksimuma klorofila koji je sveprisutna pojava širom svjetskih oceana (Cullen, 1982; Beckman i Hense, 2007).

U ovom slučaju profil biomase je zadan kao superpozicija Gaussove funkcije na vertikalno uniformnu biomasu B_0 :

$$B(z) = B_0 + \frac{h}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(z - z_m)^2}{2\sigma^2}\right), \quad (56)$$

gdje h integral biomase pod Gaussovom krivuljom (plava površina na slici 8), z_m dubina maksimuma biomase, a σ određuje širinu maksimuma (ekvivalent standardne devijacije u normalnoj razdiobi). Pri dubini z_m maksimum biomase je jednak $H = h/(\sigma\sqrt{2\pi})$ (slika 8). B_0 se u ovom kontekstu naziva pozadinskom biomasom. Svaki od parametara h , z_m i σ se može mijenjati odvojeno, generirajući široki spektar profila navedenom funkcijom.



Slika 8. Profil biomase zadan Gaussovom funkcijom superponiranom na vertikalno uniformnu biomasu B_0 (plava linija). Plava površina odgovara integralu pod Gaussovom krivuljom i označava se s h . Dubina maksimuma biomase je određena s z_m (narančasta linija), σ definira širinu biomase oko maksimuma (zeleni linija) dok H odgovara maksimumu biomase (crvena linija).

Prema (13), dnevna proizvodnja vodenog stupca je jednaka integralu po dubini produkta biomase i profila normalizirane proizvodnje. Uvrštavanjem u (13) izraza za biomasu (56) dobije se:

$$P_{Z,T} = \int_0^{\infty} \left[B_0 + \frac{h}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2}\right) \right] P_T^B(z) dz. \quad (57)$$

Neka je iradijanca na dubini zadana s (19), a površinska iradijanca s (22). Tada je normalizirani profil proizvodnje dan s (42). Doprinos proizvodnji od vertikalno uniformnog člana B_0 je poznat i dan je izrazom (30). Uvrštavajući (30) i (42) u prethodni izraz slijedi:

$$P_{Z,T} = \frac{B_0 P_m^B D}{K} f(I_*^m) + \int_0^{\infty} \frac{h}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2}\right) P_m^B D f_z(I_*^m e^{-Kz}) dz. \quad (58)$$

Integral s desne strane će se označiti $\Delta P_{Z,T}$:

$$\Delta P_{Z,T} = \frac{P_m^B D h}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int_0^{\infty} \exp\left(-\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2}\right) f_z(I_*^m e^{-Kz}) dz, \quad (59)$$

i on odgovara doprinosu proizvodnji zbog neuniformnosti Gaussovog profila. Zbog notacijske jednostavnosti izraz (43) će se zapisati na sljedeći način:

$$f_z(I_*^m e^{-Kz}) = \sum_{n=1}^{\infty} M(n) e^{-(2n-1)Kz} - \sum_{n=1}^{\infty} N(n) e^{-2nKz}, \quad (60)$$

gdje $M(n)$ i $N(n)$ sadrže sve članove koji ne ovise o z . S tom notacijom prethodni integral postaje:

$$\Delta P_{Z,T} = \frac{P_m^B D h}{\sigma\sqrt{2\pi}} \int_0^{\infty} \exp\left(-\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2}\right) \left[\sum_{n=1}^{\infty} M(n) e^{-(2n-1)Kz} - \sum_{n=1}^{\infty} N(n) e^{-2nKz} \right] dz. \quad (61)$$

U danom izrazu sume i integral mogu zamijeniti mjesta:

$$\Delta P_{Z,T} = \frac{P_m^B Dh}{\sigma \sqrt{2\pi}} \left[\sum_{n=1}^{\infty} M(n) \int_0^{\infty} \exp\left(-\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2} - (2n-1)Kz\right) dz - \sum_{n=1}^{\infty} N(n) \int_0^{\infty} \exp\left(-\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2} - 2nKz\right) dz \right]. \quad (62)$$

U obje sume se javljaju integrali istog oblika, s jedinom razlikom da se u drugoj sumi u integralu na mjestu $2n-1$ javlja $2n$. Prvo će se riješiti sljedeći integral:

$$\int_0^{\infty} \exp\left(-\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2} - (2n-1)Kz\right) dz. \quad (63)$$

Za riješiti navedeni integral argument eksponencijalne funkcije se zapiše kao:

$$-\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2} - (2n-1)Kz = -\frac{1}{2\sigma^2}(z^2 - 2(z_m - (2n-1)\sigma^2 K)z + z_m^2). \quad (64)$$

Uvođenjem oznake $z_{2n-1} = z_m - (2n-1)\sigma^2 K$ i raspisivanjem dobije se:

$$\begin{aligned} -\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2} - (2n-1)Kz &= -\frac{1}{2\sigma^2}(z^2 - 2z_{2n-1}z + z_m^2) \\ &= -\frac{1}{2\sigma^2}(z^2 - 2z_{2n-1}z + z_{2n-1}^2 - z_{2n-1}^2 + z_m^2) \\ &= -\frac{1}{2\sigma^2}(z^2 - 2z_{2n-1}z + z_{2n-1}^2) + \frac{1}{2\sigma^2}(z_{2n-1}^2 - z_m^2) \\ &= -\frac{1}{2\sigma^2}(z - z_{2n-1})^2 + \frac{1}{2\sigma^2}(z_{2n-1}^2 - z_m^2). \end{aligned} \quad (65)$$

Vraćanjem dobivenog izraza u integral (63) slijedi:

$$\int_0^{\infty} \exp\left(-\frac{(z-z_m)^2}{2\sigma^2} - (2n-1)Kz\right) dz = \exp\left(\frac{z_{2n-1}^2 - z_m^2}{2\sigma^2}\right) \int_0^{\infty} \exp\left(-\frac{(z-z_{2n-1})^2}{2\sigma^2}\right) dz. \quad (66)$$

Intregal s desne strane je tablični integral i njegovo rješenje glasi:

$$\int_0^{\infty} \exp\left(-\frac{(z-z_{2n-1})^2}{2\sigma^2}\right) dz = \sigma \sqrt{\frac{\pi}{2}} \left(1 + \Phi\left(\frac{z_{2n-1}}{\sqrt{2}\sigma}\right)\right), \quad (67)$$

gdje je $\Phi(x)$ funkcija greške. Rješenje integrala koji sadrži $2n$ je istovjetno, s razlikom da

se na mjestu z_{2n-1} javlja $z_{2n} = z_m - 2n\sigma^2 K$. Konačno, rješenje (62) glasi:

$$\Delta P_{Z,T} = P_m^B D \frac{h}{2} \left[\sum_{n=1}^{\infty} \exp\left(\frac{z_{2n-1}^2 - z_m^2}{2\sigma^2}\right) \frac{2(I_*^m)^{2n-1}}{\pi(2n-1)!} \frac{(2n-2)!!}{(2n-1)!!} \left(1 + \Phi\left(\frac{z_{2n-1}}{\sqrt{2}\sigma}\right)\right) - \sum_{n=1}^{\infty} \exp\left(\frac{z_{2n}^2 - z_m^2}{2\sigma^2}\right) \frac{(I_*^m)^{2n}}{(2n)!} \frac{(2n-1)!!}{(2n)!!} \left(1 + \Phi\left(\frac{z_{2n}}{\sqrt{2}\sigma}\right)\right) \right]. \quad (68)$$

Izloženo rješenje je novi analitički rezultat. Ukupno rješenje za proizvodnju vodenog stupca u slučaju Gaussovog profila biomase superponiranog na konstantnu biomasu (56) glasi:

$$P_{Z,T} = \frac{B_0 P_m^B D}{K} f(I_*^m) + \Delta P_{Z,T}. \quad (69)$$

Ako je profil biomase dobro opisan Gaussovom funkcijom, a profil normalizirane proizvodnje rješenjem (42), tada je opravdano korištenje rješenja (69) pri računanju proizvodnje vodenog stupca.

U realnim situacijama vodeni stupac je konačne dubine, profil biomase je neuniforman, a idealni dnevni hod površinske iradijance uglavnom nije ostvaren. Proračun $P_T(z)$ i $P_{Z,T}$ za realne uvjete se prvenstveno ostvaruje numeričkom integracijom. Integrali (10) i (12) se aproksimiraju sumama, a izraz (19) se diskretizira. U sljedećem poglavlju predstavljen je matični formalizam koji značajno pojednostavljuje diskretnu verziju analitičkog modela primarne proizvodnje. Matični model može poslužiti za modeliranje primarne proizvodnje kada pretpostavke analitičkog modela nisu ispunjene.

3 MATRIČNI MODEL PRIMARNE PROIZVODNJE

Prethodno izložen model primarne proizvodnje i analitička rješenja čine zatvorenu cjelinu. Uz poznavanje vrijednosti parametara koji se javljaju može se izračunati dnevna proizvodnja vodenog stupca i profil proizvodnje. Zajedničko ograničenje prethodnim rješenjima je jednostavno tretiranje površinske iradijance i vertikalna uniformnost fotosintetskih parametara. Također, rješenja vrijede samo za Plattovu funkciju svjetlosnog zasićenja (6). U praksi se koriste i druge, no za njih nisu poznata analitička rješenja. Primjena modela u kompleksnijim situacijama i s drugim funkcijama svjetlosnog zasićenja se ostvaruje numeričkim metodama. U ovom poglavlju opisana je diskretizacija analitičkog modela i razvoj matričnog formalizma za taj model.

3.1 DISKRETIZACIJA ANALITIČKOG MODELA

Neka model ima N vertikalnih razina na dubinama z_n , indeksiranih s n , te J vremenskih intervala indeksiranih s j . Dubina z je pozitivna prema dolje i n se povećava s dubinom tako da vrijedi $z_n < z_{n+1}$ (slika 9). Vodeni stupac je dubine Z , gdje je $Z = z_N + (z_N - z_{N-1})/2$. Svaki vremenski interval je jednak $\Delta T = D/J$. Diskretizacija izraza (10) pri dubini z_n glasi:

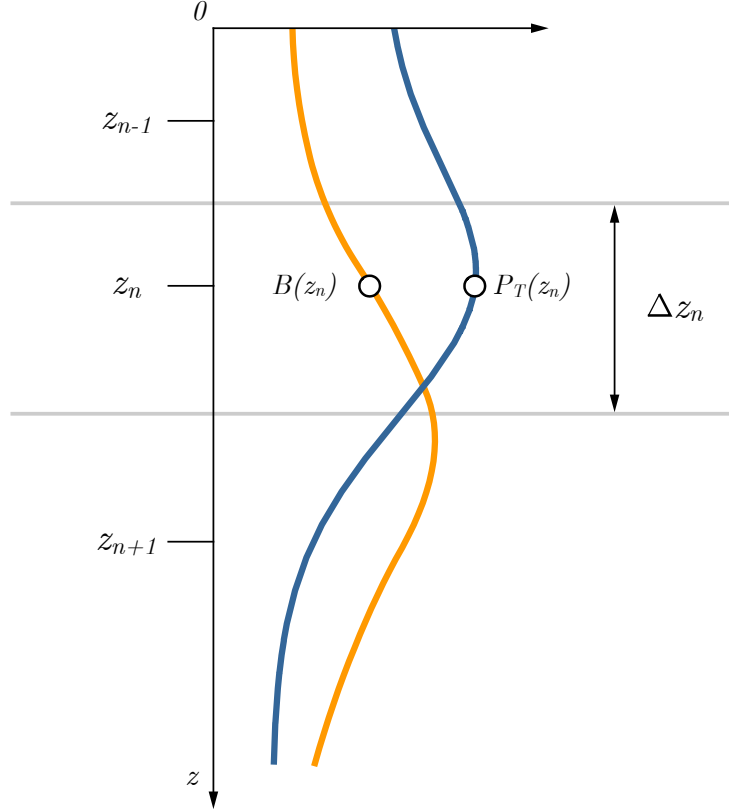
$$P_T(z_n) \approx B(z_n) \sum_{j=1}^J p^B(I(z_n, j\Delta T)) \Delta T. \quad (70)$$

Desni dio izraza aproksimira dnevnu proizvodnju n -te vertikalne razine i može se označiti s $P_{n,T}$. U limesu kada ΔT teži nuli vrijedi:

$$\lim_{\Delta T \rightarrow 0} P_{n,T} = P_T(z_n). \quad (71)$$

Suma na desnoj strani izraza (70) aproksimira dnevnu normaliziranu proizvodnju n -te vertikalne razine $P_T^B(z_n)$ i označava se $P_{n,T}^B$:

$$P_{n,T}^B = \sum_{j=1}^J p^B(I(z_n, j\Delta T)) \Delta T. \quad (72)$$



Slika 9. Vertikalna diskretizacija profila biomase i profila proizvodnje u okolini dubine z_n . Udaljenosti između dvaju proizvoljnih vertikalnih razina Δz_n nisu nužno jednake. Biomasa $B(z_n)$ predstavlja biomasu za cijeli Δz_n sloj. Dnevna primarna proizvodnja $P_T(z_n)$ se aproksimira sumom (70).

Dalje, za računanje $P_{Z,T}$ treba diskretizirati izraz (12). Njegova diskretizacija glasi:

$$P_{Z,T} \approx \sum_{n=1}^N B(z_n) \left[\sum_{j=1}^J p^B(I(z_n, j\Delta T)) \Delta T \right] \Delta z_n, \quad (73)$$

gdje je Δz_n vertikalni inkrement oko n -te vertikalne razine:

$$\Delta z_n = (z_{n+1} - z_{n-1})/2, \quad (74)$$

za $n = 2, 3, \dots, N-1$. Za prvi vertikalni inkrement je zadano $\Delta z_1 = (z_1 + z_2)/2$, a za zadnji $\Delta z_N = z_N - z_{N-1}$. Vertikalni inkrementi mogu, ali i ne moraju biti jednaki, što ovisi o dubinama z_n . Razlog tome je činjenica da u praksi mjerenja često nisu raspoređena na jednakim međusobnim udaljenostima. Dvostruka suma s desne strane izraza (73) aproksimira dnevnu proizvodnju $P_{Z,T}$ i u limesu, kada ΔT i Δz_n teže nuli, ona teži u $P_{Z,T}$.

3.2 MATRIČNI FORMALIZAM

Uz nekoliko dodatnih definicija prethodne sume se mogu sažeto napisati koristeći matrični formalizam. Iradijanca na dubini z_n u trenutku $j\Delta T$ se može označiti $I_{nj} = I(z_n, j\Delta T)$. Matrica iradijance \mathbf{I} (dimenzija $N \times J$) se definira kao matrica čiji elementi su I_{nj} . Svjetlosni uvjeti cijelog modela su sadržani u matrici iradijance. Pojedini element matrice iradijance I_{nj} se uzima kao argument funkcije svjetlosnog zasićenja i time se dobivaju vrijednosti normalizirane proizvodnje $p_{nj}^B = p^B(I_{nj})$. Matrica normalizirane proizvodnje \mathbf{P}^B (dimenzija $N \times J$) se definira kao matrica čiji elementi su p_{nj}^B . Svaki redak ove matrice je jednak vremenskom nizu normalizirane proizvodnje na dubini z_n , dok je svaki stupac jednak vertikalnom profilu normalizirane proizvodnje u trenutku $j\Delta T$. Za izračunavanje vrijednosti proizvodnje:

$$P(z_n, j\Delta T) = B(z_n)p^B(I_{nj}), \quad (75)$$

svaki redak matrice normalizirane proizvodnje treba pomnožiti s pripadnom vrijednošću biomase. Izraz (75) je diskretna verzija izraza (8) s vremenski neovisnom biomasom. Matrica biomase \mathbf{B} (dimenzija $N \times N$) se definira kao dijagonalna matrica čiji su elementi jednaki $b_{nm} = \delta_{nm}B(z_n)$, gdje je δ_{nm} Kroneckerov delta simbol. Matričnim produktom matrice biomase s matricom normalizirane proizvodnje, dobije se matrica proizvodnje:

$$\mathbf{P} = \mathbf{B}\mathbf{P}^B, \quad (76)$$

čiji su elementi $p_{nj} = B(z_n)p^B(I_{nj})$. Matrica proizvodnje sadrži sve informacije koje su potrebne za izračunavanje proizvodnje vodenog stupca $P_{Z,T}$ i diskretnog profila primarne proizvodnje \mathbf{p}_T (dimenzija $N \times 1$). Definiranjem vremenske matrice $\boldsymbol{\tau}$ (dimenzija $T \times 1$), čiji su svi elementi jednaki i iznose $\tau_j = \Delta T$, jednostavno se postiže vremenska integracija:

$$\mathbf{p}_T = \mathbf{P}\boldsymbol{\tau}, \quad (77)$$

i time se dobiva diskretni profil proizvodnje. Dani izraz je analogan izrazu (10). Diskretni profil normalizirane proizvodnje \mathbf{p}_T^B (dimenzija $N \times 1$) se dobiva jednostavno kao:

$$\mathbf{p}_T^B = \mathbf{P}^B\boldsymbol{\tau}. \quad (78)$$

Za izračunavanje $P_{Z,T}$ potrebna je vertikalna integracija \mathbf{p}_T . Matrica vertikalnih inkremenata ζ (dimenzija $1 \times N$) se definira kao matrica čiji su elementi jednaki vertikalnim inkrementima Δz_n oko vertikalnih razina z_n . Za ζ vrijedi $\sum_{n=1}^N \zeta_n = Z$, gdje je Z dubina vodenog stupca. Dnevna proizvodnja vodenog stupca je jednaka:

$$P_{Z,T} = \zeta \mathbf{P} \boldsymbol{\tau}. \quad (79)$$

Dani izraz je analogan izrazu (12). Normalizirana proizvodnja vodenog stupca je sada jednaka:

$$P_{Z,T}^B = \zeta \mathbf{P}^B \boldsymbol{\tau}. \quad (80)$$

Izrazi (77) i (79) su dvije temeljne relacije matičnog modela dnevne primarne proizvodnje. Za izračunavanje matrice iradijance potreban je optički model. Ovdje je korištena diskretna verzija modela (19):

$$I_{nj} = I_{0j} \exp(-K z_n), \quad (81)$$

gdje je $I_{0j} = I(0, j\Delta T)$.

3.3 FUNKCIJE SVJETLOSNOG ZASIĆENJA IZ LITERATURE

U matičnom modelu dnevne proizvodnje ključni element je matrica proizvodnje \mathbf{P} , koja se dobiva kao produkt matrice biomase \mathbf{B} i matrice normalizirane proizvodnje \mathbf{P}^B . Matrica normalizirane proizvodnje se pak dobiva djelovanjem $p^B(I)$ nad elementima matrice iradijance. Tretiranjem $p^B[\cdot]$ kao operatora koji djeluje pojedinačno na svaki element matrice iradijance, može se pisati:

$$\mathbf{P}^B = p^B[\mathbf{I} \mid \alpha^B, P_m^B], \quad (82)$$

naglašavajući ulogu iradijance i fotosintetskih parametara u modelu dnevne primarne proizvodnje. Korištenjem funkcije svjetlosnog zasićenja elementi matrice normalizirane proizvodnje su jednaki $p_{nj}^B = p^B(I_{nj})$. Na mjestu funkcije svjetlosnog zasićenja na raspolaganju su razne funkcije iz literature. Njihova primjena u matičnom modelu je izravna, za razliku od analitičkog modela, jer nije potrebna analitička integracija za dolaženje do

rješenja za profil proizvodnje ili do rješenja za proizvodnju vodenog stupca. Neke od često korištenih funkcija svjetlosnog zasićenja su:

$$p^B(I) = \frac{I + P_m^B/\alpha^B - |I - P_m^B/\alpha^B|}{2/\alpha^B}, \quad (83)$$

$$p^B(I) = P_m^B \frac{I}{P_m^B/\alpha^B + I}, \quad (84)$$

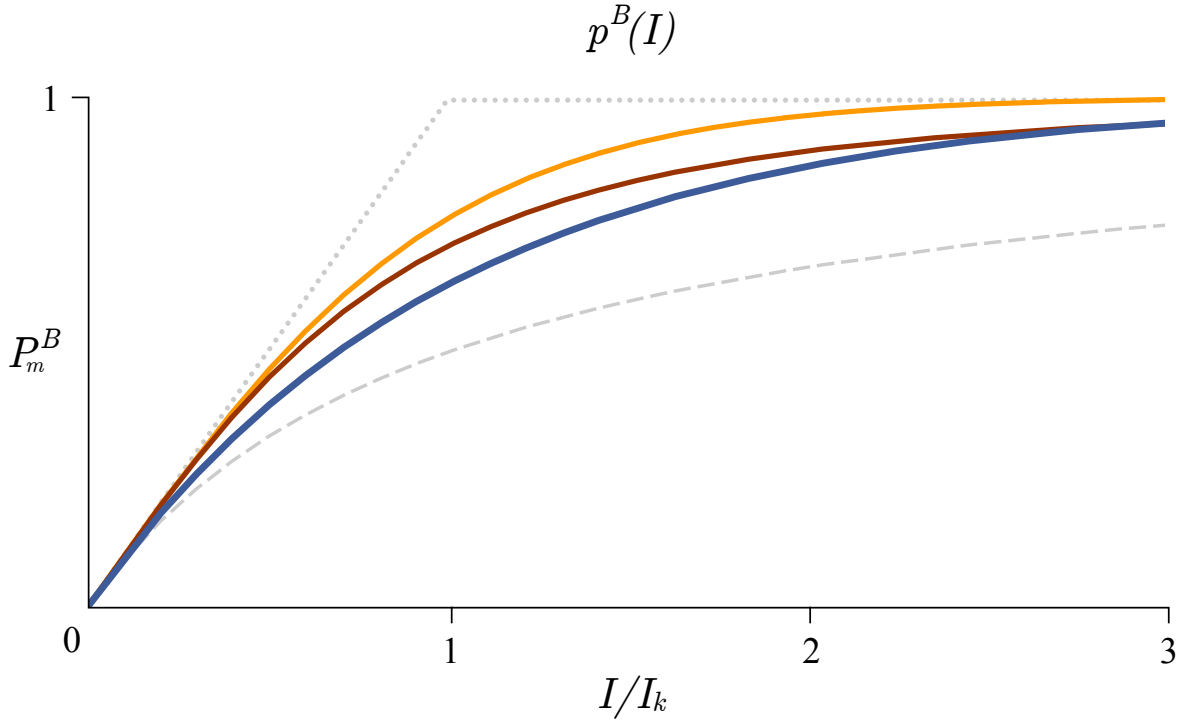
$$p^B(I) = P_m^B \frac{I}{\sqrt{I^2 + (P_m^B/\alpha^B)^2}}, \quad (85)$$

$$p^B(I) = P_m^B \tanh(\alpha^B I/P_m^B), \quad (86)$$

$$p^B(I) = P_m^B (1 - \exp(-\alpha^B I/P_m^B)). \quad (87)$$

Redosljedom od prve prema zadnjoj funkciji autori su: Blackman (1905), Baly (1935), Smith (1936), Jassby i Platt (1976), te konačno Platt i sur. (1980). Grafovi navedenih funkcija su dani na slici 10. Pregledni radovi o funkcijama svjetlosnog zasićenja su na primjer: Jassby i Platt (1976), Platt i sur. (1977), Frenette i sur. (1993), Jones i sur. (2014). Jassbyjeva i Plattova funkcija će ovdje biti zvana Jassbyjeva funkcija. Balyjeva funkcija se u literaturi često naziva i Michaelis–Menten funkcija.

Pri niskim vrijednostima iradijance proizvodnja je linearno ovisna o iradijanci i sve funkcije su jednake $p^B(I) = \alpha^B I$. Povećanjem iradijance raste i razlika među funkcijama koja je najveća u intervalu iradijance oko I_k . U limesu visoke iradijance sve funkcije imaju vrijednost proizvodnje jednaku P_m^B . Balyjeva funkcija je najsporije rastuća, a Blackmanova najbrže rastuća. Ostale tri funkcije se slično ponašaju. Sve funkcije su neprekidne osim Blackmanove koja ima prekid u točki $I = I_k$. Ta funkcija je gruba aproksimacija blagog prijelaza proizvodnje iz linearnog u zasićeno područje, koji počinje oko I_k . Ujedno predstavlja i gornju granicu trenutne proizvodnje za proizvoljnu iradijancu I , s fiksnim α^B i P_m^B . Donja granica proizvodnje je dana sa Balyjevom funkcijom. Obje funkcije značajno odstupaju od ostale tri i danas se rijetko koriste za modeliranje primarne proizvodnje. Uz ove funkcije javljaju se još i funkcije s više od dva parametra. Takve funkcije se koriste za opisati fotoinhibiciju (Platt i sur., 1980) koja u ovom radu nije modelirana pa se ovdje ne upotrebljavaju.



Slika 10. Često korištene funkcije svjetlosnog zasićenja i nazivi prema prvom pojavljivanju u literaturi vezano za modeliranje primarne proizvodnje. Krivulje su redom: točkasta prema Blackmanu (1905), isprekidana prema Balyju (1935), narančasta prema Jassbyju i Plattu (1976), crvena prema Smithu (1936) i plava prema Plattu i sur. (1980). Apscisa odgovara omjeru iradijance i fotoadaptacijskog parametra, dok ordinata odgovara asimilacijskom broju.

U kontekstu matričnog modela, pri računanju matrice normalizirane proizvodnje može se primijeniti bilo koja od navedenih funkcija. Elementi matrice normalizirane proizvodnje izračunati Smithovom, Jassbyjevom i Plattovom funkcijom glase redom:

$$p_{nj}^B = P_m^B \frac{I_{nj}}{\sqrt{I_{nj}^2 + (P_m^B/\alpha^B)^2}}, \quad (88)$$

$$p_{nj}^B = P_m^B \tanh(\alpha^B I_{nj}/P_m^B), \quad (89)$$

$$p_{nj}^B = P_m^B (1 - \exp(-\alpha^B I_{nj}/P_m^B)). \quad (90)$$

U matričnom modelu iradijanca $I(z, t)$ je zamijenjena matricom iradijance \mathbf{I} , proizvodnja $P(z, t)$ matricom proizvodnje \mathbf{P} , a integrali (10) i (12) matričnim produktima. Matrični formalizam slijedi izravno iz analitičkog i njegov izvod je dan u sljedećem potpoglavlju.

3.4 IZVOD MATRIČNOG MODELA

Izraz za $P_{n,T}^B$ (72) se može zapisati kao skalarni produkt dvaju vektora:

$$P_{n,T}^B = \begin{bmatrix} p_{n1}^B & p_{n2}^B & \dots & p_{nT}^B \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \Delta T & \Delta T & \dots & \Delta T \end{bmatrix}^T, \quad (91)$$

gdje je:

$$p_{nj}^B = p^B \left(I(z_n, j\Delta T) \right). \quad (92)$$

Dani izraz vrijedi za svaku vertikalnu razinu z_n . Sakupljanjem p_{nj}^B elemenata u matricu dobije se:

$$\begin{bmatrix} P_{1,T}^B \\ P_{2,T}^B \\ \vdots \\ P_{n,T}^B \\ \vdots \\ P_{N,T}^B \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} p_{11}^B & p_{12}^B & \dots & p_{1j}^B & \dots & p_{1T}^B \\ p_{21}^B & p_{22}^B & \dots & p_{2j}^B & \dots & p_{2T}^B \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n1}^B & p_{n2}^B & \dots & p_{nj}^B & \dots & p_{nT}^B \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{N1}^B & p_{N2}^B & \dots & p_{Nj}^B & \dots & p_{NT}^B \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \Delta T \\ \Delta T \\ \vdots \\ \Delta T \\ \vdots \\ \Delta T \end{bmatrix}. \quad (93)$$

Dani izraz se može skraćeno pisati kao:

$$\mathbf{p}_T^B = \mathbf{P}^B \boldsymbol{\tau}, \quad (94)$$

gdje je \mathbf{p}_T^B normalizirani diskretni profil proizvodnje, $\boldsymbol{\tau}$ vremenska matrica, a \mathbf{P}^B matrica normalizirane proizvodnje.

Dalje, koristeći (72), izraz (73) se može pisati kao:

$$P_{Z,T} \approx \sum_{n=1}^N B(z_n) P_{n,T}^B \Delta z_n, \quad (95)$$

što je jednako skalarnom produktu:

$$P_{Z,T} = \begin{bmatrix} \Delta z_1 & \Delta z_2 & \dots & \Delta z_N \end{bmatrix} \begin{bmatrix} B(z_1)P_{n,T}^B & B(z_2)P_{n,T}^B & \dots & B(z_N)P_{N,T}^B \end{bmatrix}^T. \quad (96)$$

Elementi desnog vektora danog izraza odgovaraju dnevnoj proizvodnji n -te vertikalne

razine:

$$P_{n,T} = B(z_n)P_{n,T}^B. \quad (97)$$

Korištenjem matrice biomase \mathbf{B} , definirane u prethodnom potpoglavlju kao dijagonalne matrice s vrijednostima biomase na dijagonali, prethodni izraz se može napisati za svaku vertikalnu razinu i sažeti kao:

$$\mathbf{p}_T = \mathbf{B}\mathbf{p}_T^B, \quad (98)$$

gdje je \mathbf{p}_T diskretni profil proizvodnje. Uvrštavanjem (94) za \mathbf{p}_T^B dobije se:

$$\mathbf{p}_T = \mathbf{B}\mathbf{P}^B\boldsymbol{\tau}. \quad (99)$$

Dani izraz odgovara desnom vektoru izraza (96), dok lijevi vektor izraza (96) odgovara retčanoj matrici vertikalnih inkremenata $\boldsymbol{\zeta}$. Sada se (96) može pisati kao:

$$P_{Z,T} = \boldsymbol{\zeta}\mathbf{B}\mathbf{P}^B\boldsymbol{\tau}. \quad (100)$$

Raspisan, matrični produkt $\mathbf{B}\mathbf{P}^B$ glasi:

$$\begin{bmatrix} B(z_1) & 0 & \dots & 0 \\ 0 & B(z_2) & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & B(z_N) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} p_{11}^B & p_{12}^B & \dots & p_{1T}^B \\ p_{21}^B & p_{22}^B & \dots & p_{2T}^B \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{N1}^B & p_{N2}^B & \dots & p_{NT}^B \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} p_{11} & p_{12} & \dots & p_{1T} \\ p_{21} & p_{22} & \dots & p_{2T} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{N1} & p_{N2} & \dots & p_{NT} \end{bmatrix}. \quad (101)$$

Dalje se $\mathbf{B}\mathbf{P}^B$ označi s \mathbf{P} (matrica proizvodnje):

$$\mathbf{B}\mathbf{P}^B = \mathbf{P}, \quad (102)$$

i za dnevnu proizvodnju vodenog stupca se dobije sljedeći izraz:

$$P_{Z,T} = \boldsymbol{\zeta}\mathbf{P}\boldsymbol{\tau}. \quad (103)$$

Pošto se prema (92) svaki element matrice normalizirane proizvodnje dobiva pomoću $p^B(I)$ potrebno je poznavanje iradijance na n -toj vertikalnoj razini u j -tom vremenskom trenutku $I(z_n, j\Delta T)$. Označavanjem $I(z_n, j\Delta T)$ s I_{nj} i sakupljanjem svih elemenata u matricu iste velične kao i \mathbf{P}^B , dobije se matrica iradijance \mathbf{I} .

Potrebno je napomenuti da je korištena ista oznaka $P_{Z,T}$ za proizvodnju vodenog stupca u analitičkom i u matičnom modelu. Proizvodnja vodenog stupca matičnog modela dana izrazom (79) ne odgovara proizvodnji vodenog stupca analitičkog modela definiranoj s (12), već diskretnoj verziji tog izraza (73). Općenito se oznaka $P_{Z,T}$ u modelima primarne proizvodnje odnosi na proizvodnju vodenog stupca koja se dobije vertikalnom integracijom profila proizvodnje (Platt i Sathyendranath, 1993a). Obavlja li se ta integracija analitički ili numerički, kroz cijeli vodeni stupac ili samo njegov dio, nije važno. Dnevna proizvodnja označena $P_{Z,T}$ podrazumijeva izražavanje primarne proizvodnje po metru kvadratnom površine i u tome leži opravdanost korištenja iste oznake za (12) i (79). Za dovoljno malene Δz_n i ΔT izraz (79) konvergira ka (12).

Počevši od analitičkog formalizma i diskretizacijom izraza za profil proizvodnje i proizvodnju vodenog stupca došlo se do matičnog modela. Matični model je u suštini drugi zapis diskretiziranih izraza. Njegova prednost se očituje pri računalnoj implementaciji i prikladan je za korištenje različitih funkcija svjetlosnog zasićenja. Od analitičkog modela se razlikuje po tretiranju površinske iradijance, koja je u analitičkim rješenjima pretpostavljena kao sinusoidalna tijekom dana, dok je u matičnom modelu ostavljena nedefinirana. Time se prirodno nameće uvrštavanje izmjerene dnevne površinske iradijance I_{0j} u matični model.

4 INVERZNI MODEL

Pri uobičajenim primjenama modela uz poznavanje početnih uvjeta (profil biomase), polja iradijance (dobivenog optičkim modelom uz poznavanje površinske iradijance i koeficijenta atenuacije) te uz poznavanje vrijednosti fotosintetskih parametara, model se koristi za izračun profila proizvodnje ili pak za izračun proizvodnje vodenog stupca (Platt i Sathyendranath, 1991; Gentleman, 2002). Takva primjena modela se naziva izravnim modeliranjem.

U slučaju kada su profili proizvodnje izmjereni, a fotosintetski parametri nisu poznati, postavlja se pitanje je li moguće procijeniti vrijednosti fotosintetskih parametara. Postupak procjene vrijednosti fotosintetskih parametara uz postojanje mjerenja površinske iradijance, koeficijenta atenuacije, profila biomase i profila primarne proizvodnje se naziva inverznim modeliranjem primarne proizvodnje.

Analitički ili matični model se upotrebljava u optimizacijskom postupku u kojemu se rezultati modela (simulacije) uspoređuju s rezultatima mjerenja (podacima), s ciljem nalaženja optimalnih vrijednosti parametara za dani skup podataka. Pretpostavka je da prethodno izneseni modeli primarne proizvodnje dobro opisuju sam proces te da su parametri i varijable koje se koriste u njima zaista relevantni za modeliranje primarne proizvodnje. Posljedično, prilagodbom vrijednosti fotosintetskih parametara može se smanjiti odstupanje rezultata modela od podataka i dati procjena optimalnih vrijednosti parametara (Friedland, 2005). Izravnim postupkom se uz poznavanje vrijednosti fotosintetskih parametara dobiju rezultati modela dok se inverznim postupkom kombinacijom rezultata modela s podacima dobivaju vrijednosti parametara.

Kako bi se povezala mjerenja s modelom treba konstruirati mjeru točnosti modela odnosno kvantificirati grešku modela. U tu svrhu se koristi takozvana optimalna funkcija (funkcija cilja ili funkcija greške) koja uspoređuje rezultate modela s podacima i kao rezultat daje broj koji je mjera točnosti modela (Stengel, 1994). Cilj je naći vrijednosti fotosintetskih parametara za koje optimalna funkcija ima minimum, čija vrijednost naravno ovisi o definiciji greške. Optimizacijski postupak treba dati procjenu vrijednosti parametara za koje rezultati modela najmanje odstupaju od podataka. No, prvo treba precizno definirati odnos modela i mjerenja što je napravljeno u sljedećem potpoglavlju.

4.1 ODNOS MODELA I MJERENJA

Prema iznesenim modelima primarne proizvodnje očito je da profil proizvodnje ovisi o vrijednostima fotosintetskih parametara. U analitičkom modelu izraz za profil proizvodnje (44) eksplicitno sadrži ovisnost o fotosintetskim parametrima α^B i P_m^B . Prema tome, profil proizvodnje se može pisati kao:

$$P_T(z | \alpha^B, P_m^B) = B(z)P_m^B Df_z(z | \alpha^B, P_m^B), \quad (104)$$

naglašavajući ovisnost o fotosintetskim parametrima. U matričnom modelu izraz za profil proizvodnje (77) također sadrži ovisnost o fotosintetskim parametrima α^B i P_m^B . Koristeći (76) i (82) za diskretni profil proizvodnje \mathbf{p}_T dobiva se:

$$\mathbf{p}_T(\alpha^B, P_m^B) = \mathbf{B}\mathbf{P}^B [\mathbf{I} | \alpha^B, P_m^B] \boldsymbol{\tau}. \quad (105)$$

Ova dva izraza su na raspolaganju za proračun profila dnevne proizvodnje.

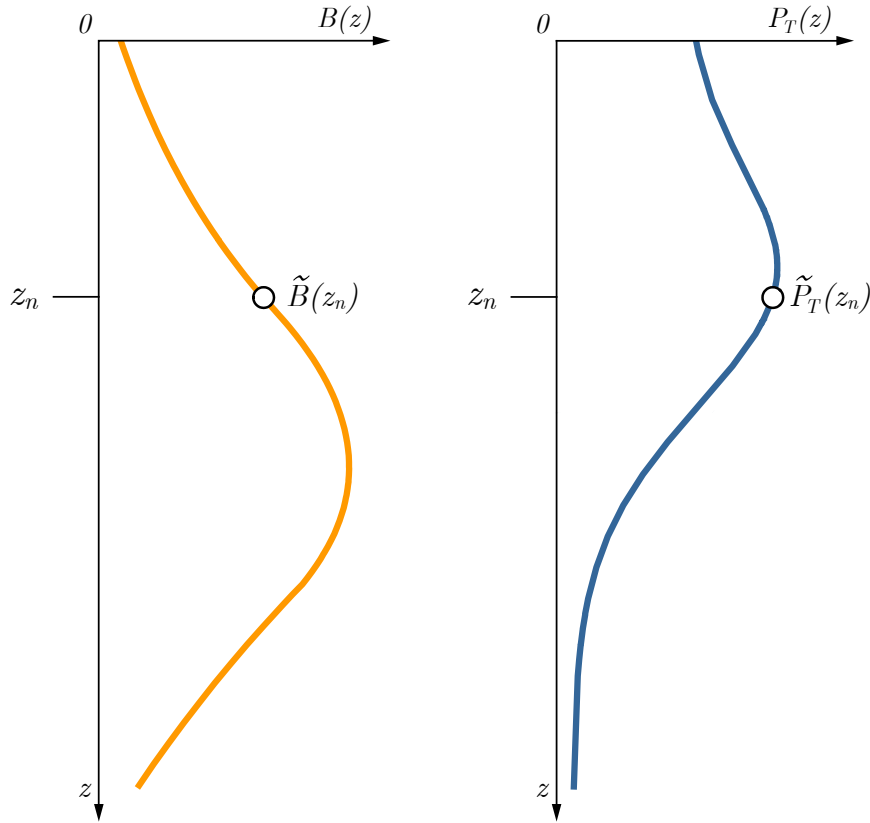
Nasuprot tome, mjerenjem primarne proizvodnje *in situ* može se dobiti procjena dnevne proizvodnje za niz dubina z_n . Tipično se uz dnevnu proizvodnju mjeri i biomasa. Kao konačni rezultat mjerenja pri dubini z_n dobije se par podataka $B(z_n)$ i $P_T(z_n)$ (slika 11). Biomasa je uzorkovana u jednom trenutku i u modelu je neovisna o vremenu. Ta vrijednost se uzima kao reprezentativa za cijeli interval inkubacije D . Dnevna proizvodnja je integralno mjerenje i rezultat je inkubacije anorganskog ugljika kroz interval inkubacije (Peterson, 1980; Platt i Sathyendranath, 1993b). Dnevna normalizirana proizvodnja je također integralna veličina, ali, za razliku od proizvodnje, ne ovisi o biomasi. Stoga biomasa može biti i vremenski ovisna, a ista definicija dnevne normalizirane proizvodnje će i dalje vrijediti:

$$P_T^B(z_n) = \int_0^D p^B(I(z_n, t)) dt. \quad (106)$$

Iz mjerenja, dnevna normalizirana proizvodnja je jednaka:

$$\tilde{P}_T^B(z_n) = \tilde{P}_T(z_n) / \tilde{B}(z_n). \quad (107)$$

Kako bi se razlikovala izmjerena veličina od modelirane koristit će se oznaka $\tilde{}$, dok će



Slika 11. Profil biomase i profil proizvodnje izmjereni na dubini z_n : lijevo za izmjerenu biomasu $\tilde{B}(z_n)$ i desno za izmjerenu proizvodnju $\tilde{P}_T(z_n)$. Biomasa se uzorkuje u jednom trenutku i u modelu ne ovisi o vremenu. Dnevna primarna proizvodnja na dubini z_n se uzorkuje kroz interval inkubacije i u modelu je dana kao vremenski integral trenutne proizvodnje.

veličina bez oznake podrazumijevati modeliranu veličinu. Na primjer, \tilde{x} je vrijednost varijable ili parametra x dobivena mjerenjem dok je samo x varijabla ili parametar vezan za model. Prema (107), mjerenjem se može dobiti procjena vrijednosti normalizirane proizvodnje (106). Pri određivanju normalizirane proizvodnje ovim putem ključna pretpostavka je da je biomasa vremenski neovisna za vrijeme trajanja inkubacija, točnije da je prirast klorofila zanemariv.

Za analitički model je nađeno egzaktno rješenje integrala (106), no ono vrijedi samo u slučaju idealiziranog dnevnog hoda površinske iradijance. U slučaju da taj uvjet nije zadovoljen prikladniji je matrični model. Matrični model rješava aproksimaciju prethodnog integrala danu izrazom (72). U oba slučaja od varijabli i parametara koji se javljaju na desnoj strani izraza (106) najlakše se određuje interval inkubacije D . Tipično se inkubacije obavljaju od zore do sumraka. Ako je pak interval inkubacije proizvoljan, tada se ne može primijeniti analitičko rješenje, ali može matrični model. Iradijanca na dubini

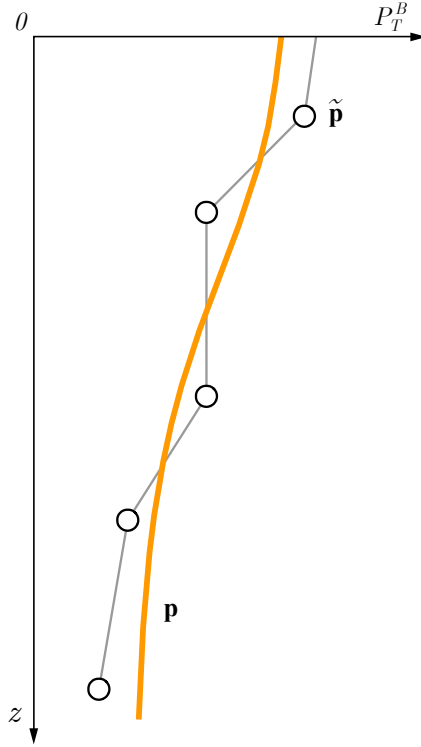
z_n se računa optičkim modelom, bilo (19) ili (81), poznavanjem površinske iradijance i koeficijenta atenuacije. Za primjenu analitičkog modela dnevni hod površinske iradijance treba biti sinusoidalan. U slučaju da nije, koristi se matični model. No, ako odstupanje od idealnog dnevnog hoda nije preveliko i dalje se može primijeniti analitički model tako da se mjerenjem površinske iradijance I_{0j} odredi iradijanca u podne i zada sinusoidalni dnevni hod.

Kako bi se odredile vrijednosti fotosintetskih parametara inverznim modelom potrebno je izmjeriti $P_T(z_n)$, $B(z_n)$, D , $I(0, t)$ i K . Nakon što su vrijednosti navedenih veličina poznate i uvrštene u model preostaje samo ovisnost o fotosintetskim parametrima α^B i P_m^B . Za objedinjenje informacija koje pružaju mjerenja pri procjeni vrijednosti fotosintetskih parametara upotrebljava se optimalna funkcija. U sljedećem potpoglavlju je opisana konstrukcija optimalne funkcije za inverzni model primarne proizvodnje.

4.2 OPTIMALNA FUNKCIJA

Optimalna funkcija, u literaturi još poznata pod nazivom funkcija cilja ili funkcija greške (Stengel, 1994), daje mjeru odstupanja rezultata modela od podataka. Rezultati inverznog postupka ovise o njenom obliku i definiciji. Po definiciji optimalna funkcija objedinjuje informacije iz podataka i modela i daje mjeru točnosti modela (Baldick, 2006). Njen oblik pak ovisi o problemu koji se rješava i ne postoji opći oblik koji vrijedi za sve probleme (Glover i sur., 2011). Ovdje je predstavljena formulacija optimalne funkcije za inverzni model primarne proizvodnje koji iz profila normalizirane proizvodnje procijenjuje vrijednosti fotosintetskih parametara.

Neka postoji izmjereni profil primarne proizvodnje koji se sastoji od inkubacija obavljenih na N vertikalnih razina tijekom intervala inkubacije $P_T(z_n)$. Također, neka postoje mjerenja profila biomase $B(z_n)$, atenuacijskog koeficijenta K i površinske iradijance I_{0j} , gdje je $j = 1, 2, \dots, J$. Dana mjerenja zadaju interval inkubacije D , vertikalne razine z_n i broj vremenskih koraka J . Izmjereni i modelirani proizvodnja ne mora nužno odgovarati dnevnoj proizvodnji. Trajanje inkubacija određuje trajanje intervala integracije. Za sada neka D odgovara duljini dana. Zbog općenitosti, optimalna funkcija će biti formulirana bez reference na analitički ili matični model.



Slika 12. Usporedba profila modela i izmjerenog profila dnevne normalizirane proizvodnje (vektor podataka). Profil modela je predstavljen narančastom krivuljom dok su mjerenja predstavljena crnim kružnicama. Vrijednosti modela pri dubinama mjerenja tvore vektor modela. Optimalna funkcija mjeri razliku vektora modela i vektora podataka. Ovisno o korištenom modelu (analitički ili matrični), vektor modela je zadan s (112) ili (114).

Neka vektor $\tilde{\mathbf{p}}$ (vektor podataka) sadrži izmjerene vrijednosti normalizirane proizvodnje, a vektor \mathbf{p} (vektor modela) modelirane vrijednosti normalizirane proizvodnje (slika 12). Izmjerene vrijednosti proizvodnje se izražavaju vektorom $\tilde{\mathbf{p}}$ (dimenzija $N \times 1$) čiji elementi \tilde{p}_n su jednaki:

$$\tilde{p}_n = \tilde{P}_T(z_n) / \tilde{B}(z_n). \quad (108)$$

Vektor modela \mathbf{p} se tretira kao funkcija fotosintetskih parametara:

$$\mathbf{p} = \mathbf{p}(\alpha^B, P_m^B). \quad (109)$$

Razlika vektora modela i vektora podataka daje vektor odstupanja modela:

$$\Delta \mathbf{p}(\alpha^B, P_m^B) = \mathbf{p}(\alpha^B, P_m^B) - \tilde{\mathbf{p}} \quad (110)$$

čiji elementi odgovaraju razlici modelirane i izmjerene dnevne normalizirane proizvodnje

na svakoj dubini. Odstupanje modela ovisi samo o α^B i P_m^B , pošto su sve ostale veličine fiksirane. Kako bi modelirani profil bio što „sličniji” izmjerenom profilu odstupanje treba biti minimalno. Euklidska norma vektora odstupanja $\|\Delta\mathbf{p}\|$ je uzeta kao mjera ukupnog odstupanja modela te je napisana kao funkcija parametara:

$$\mathcal{P}(\alpha^B, P_m^B) = \|\Delta\mathbf{p}(\alpha^B, P_m^B)\|. \quad (111)$$

Funkcija $\mathcal{P}(\alpha^B, P_m^B)$ je optimalna funkcija čija vrijednost daje grešku modela. Pošto su mjerenjem određeni $\tilde{\mathbf{p}}$, \tilde{K} i \tilde{I}_{0j} , optimalna funkcija ovisi samo o parametrima α^B i P_m^B .

Kada se koristi analitički model elementi vektora modela su jednaki:

$$p_n = P_T^B(z_n) = P_m^B Df_z(I_*^m e^{-Kz_n}), \quad (112)$$

i optimalna funkcija glasi:

$$\mathcal{P}_A(\alpha^B, P_m^B) = \left[\sum_{n=1}^N \left(P_m^B Df_z(z_n | \alpha^B, P_m^B) - \tilde{P}_T(z_n) / \tilde{B}(z_n) \right)^2 \right]^{1/2}. \quad (113)$$

U slučaju korištenja matričnog modela vektor modela je jednak:

$$\mathbf{p} = \mathbf{p}_T^B = \mathbf{P}^B \boldsymbol{\tau}, \quad (114)$$

i optimalna funkcija glasi:

$$\mathcal{P}_M(\alpha^B, P_m^B) = \left[\sum_{n=1}^N \left(\sum_{j=1}^J p^B(I_{nj} | \alpha^B, P_m^B) \Delta T - \tilde{P}_T(z_n) / \tilde{B}(z_n) \right)^2 \right]^{1/2}. \quad (115)$$

Oznake \mathcal{P}_A i \mathcal{P}_M se koriste za razlikovanje optimalne funkcije formirane analitičkim modelom od optimalne funkcije formirane matričnim modelom.

Optimalna funkcija se može iskoristiti za kvantificiranje uspješnosti modela u rekonstrukciji izmjenog profila normalizirane proizvodnje. Što je manja greška, model je uspješniji. Za pronalaženje najmanje vrijednosti greške treba naći minimum \mathcal{P} u ovisnosti o α^B i P_m^B . Kada greška dosegne minimalnu vrijednost parametri dosežu optimalne vrijednosti i modelirani profil rekonstruira izmjereni profil najbolje što može (pod zadanim ograničenjima modela). Stoga treba odabrati optimizacijsku metodu koja će pronaći mi-

nimalnu grešku. Bez obzira na odabranu metodu, konačni rezultat treba biti optimalna kombinacija parametara za koju \mathcal{P} ima minimum. Optimalne vrijednosti parametara će se označavati s $\hat{\alpha}^B$ i \hat{P}_m^B .

4.3 JEDINSTVENOST MINIMUMA

Vektor podataka $\tilde{\mathbf{p}}$ (izmjereni profil normalizirane proizvodnje) i vektor modela \mathbf{p} (modelirani profil normalizirane proizvodnje) su oba vektora u istom N -dimenzionalnom prostoru. Za vektor modela postoji beskonačno mnogo rješenja dok je vektor podataka jedinstven. Od svih vektora modela treba naći onaj koji ima najmanje odstupanje od vektora podataka. Vektor modela se mijenja promjenom vrijednosti fotosintetskih parametara. Postupnim mijenjanjem vrijednosti fotosintetskih parametara i računanjem optimalne funkcije traži se njen minimum. To se ostvaruje optimizacijskim postupkom što je detaljnije obrađeno u idućim poglavljima. Preduvjet uspješnosti optimizacijskog postupka je postojanje minimuma optimalne funkcije koji je jedinstveno određen fotosintetskim parametrima. Kako bi to bilo ispunjeno, vektor modela za koji optimalna funkcija ima minimum treba biti jedinstveno određen fotosintetskim parametrima.

Optimalna funkcija je definirana jedino za izmjereni profil proizvodnje, predstavljen vektorom podataka $\tilde{\mathbf{p}}$, s kojim se vektor modela \mathbf{p} uspoređuje da bi se izračunala greška (111). Greška je jednaka Euklidskoj udaljenosti dvaju vektora. No, povezana je i sa skalarnim produktom $\tilde{\mathbf{p}}^T \mathbf{p}$ prema sljedećem izrazu (Hayking, 2005):

$$\mathcal{P}(\alpha^B, P_m^B) = \left[\|\mathbf{p}(\alpha^B, P_m^B)\|^2 - 2\tilde{\mathbf{p}}^T \mathbf{p}(\alpha^B, P_m^B) + \|\tilde{\mathbf{p}}\|^2 \right]^{1/2}. \quad (116)$$

Što je veća vrijednost $\tilde{\mathbf{p}}^T \mathbf{p}$, manja je vrijednost \mathcal{P} . Intuitivno, što su dva vektora „sličnija”, veći im je skalarni produkt, a manja razlika. Jasno je da će za određenu vrijednost greške biti više \mathbf{p} , tako da će biti više kombinacija vrijednosti parametara koje daju istu vrijednost $\mathcal{P}(\alpha^B, P_m^B)$. Zahtjevom da \mathcal{P} teži nuli također se zahtijeva da $\tilde{\mathbf{p}}^T \mathbf{p}$ dosegne svoju najveću vrijednost. U idealnom slučaju, kada bi model reproducirao izmjereni profil bez odstupanja, greška bi bila jednaka nuli. U tom slučaju sklarani produkt $\tilde{\mathbf{p}}^T \mathbf{p}$ doseže najveću vrijednost i desna strana izraza (116) iščezava. Kombinacija parametarskih vrijednosti za koju se to događa predstavlja minimum optimalne funkcije u idealnom slučaju. Idealni slučaj bio bi ostvaren kada bi se umjesto izmjerenog profila uzeo rezultat modela s unaprijed određenim vrijednostima parametara.

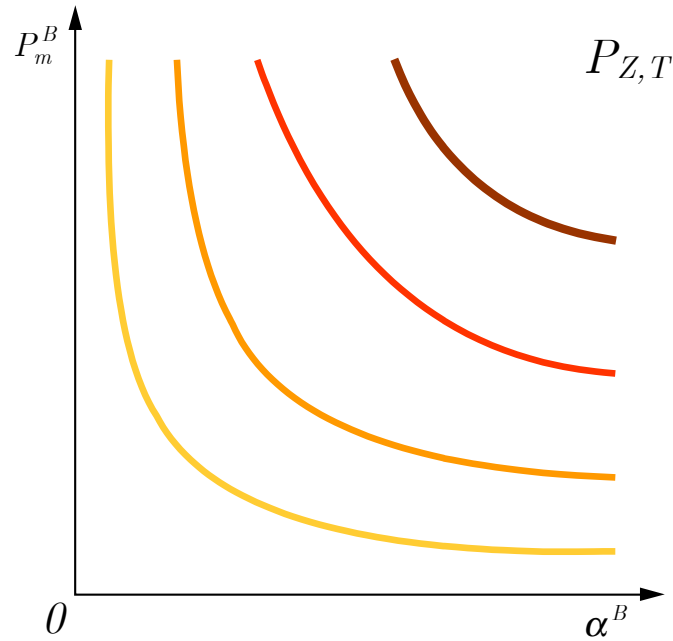
U slučaju realnih mjerenja, malo je vjerojatno da će odstupanja modela biti jednaka nuli. To se događa zbog ograničenja modela koja su posljedica pretpostavki modela, kao i zbog grešaka samih mjerenja. U ovom slučaju može se postaviti prag vrijednosti funkcije greške ispod kojeg se rješenje modela može smatrati dovoljno točnim za praktičnu primjenu.

4.4 ANALIZA PARAMETARSKOG PROSTORA

Za dobivanje boljeg uvida u ponašanje modela rezultati modela se mogu prikazati u parametarskom prostoru. Parametarski prostor je skup svih kombinacija vrijednosti parametara. Svaka točka parametarskog prostora predstavlja kombinaciju parametarskih vrijednosti koja dovodi do pojedinog rezultata modela. Neki rezultati modela, na primjer $P_{Z,T}$ ili \mathcal{P} , se mogu grafički prikazati u parametarskom prostoru s ciljem ilustracije različitog „ponašanja” modela u različitim dijelovima parametarskog prostora (Silvert, 1979). Kada se grafički prikaže ovisnost $P_{Z,T}(\alpha^B, P_m^B)$ ocrtavaju se konture koje se ne sijeku (slika 13). Ista vrijednost $P_{Z,T}$ se postiže kroz cijeli raspon parametarskih vrijednosti. Za određenu konturu, svaka kombinacija parametarskih vrijednosti koja leži na njoj daje istu vrijednost proizvodnje vodenog stupca. Time se naglašava da sama vrijednost proizvodnje vodenog stupca ne omogućuje određivanje vrijednosti parametara niti omogućuje ograničavanje raspona vrijednosti parametara.

Kako bi se odredile vrijednosti parametara potrebne su dodatne informacije. One se dobivaju iz izmjerenog profila proizvodnje $\tilde{\mathbf{p}}$. Utjecaj izmjerenog profila je uzet u obzir pomoću optimalne funkcije $\mathcal{P}(\alpha^B, P_m^B)$. Kada se ova funkcija prikaže grafički ocrtavaju se konture koje se također ne sijeku (slika 14), ali, za razliku od kontura $P_{Z,T}(\alpha^B, P_m^B)$, konture $\mathcal{P}(\alpha^B, P_m^B)$ su zatvorene. Zatvorene konture zatvaraju druge konture s manjim iznosom optimalne funkcije implicirajući postojanje područja u parametarskom prostoru unutar kojeg je model uspješniji. Sve točke zatvorene određenom konturom su one za koje je greška manja od greške u točkama izvan tog područja. Zatvaranje kontura \mathcal{P} znači ograničavanje intervala parametara što nije moguće u slučaju $P_{Z,T}$.

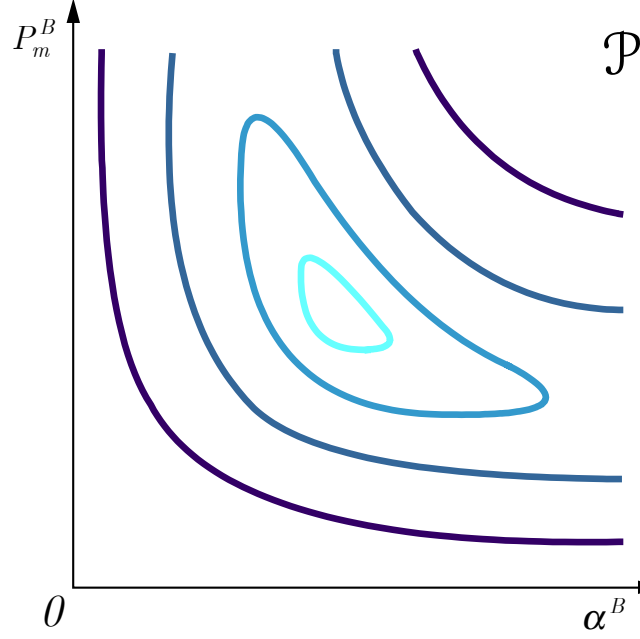
Za objasniti zašto se to događa, treba ponovno razmotiti izraz (116). Svi profili s istom Euklidskom udaljenošću od $\tilde{\mathbf{p}}_T$ tvore hipersferu oko odgovarajućeg vektora. Rezultat koji se vidi u parametarskom prostoru su konture koje povezuju vrijednosti parametara pridružene profilima modela na toj hipersferi. Zato postoje zatvorene konture \mathcal{P} u para-



Slika 13. Skica kontura proizvodnje vodenog stupca (12, 79) u parametarskom prostoru. Tamnije konture imaju veći iznos proizvodnje vodenog stupca. Za zadanu iradijancu i profil biomase, proizvodnja vodenog stupca $P_{Z,T}$ se tretira kao funkcija fotosintetskih parametara $P_{Z,T}(\alpha^B, P_m^B)$. Iz oblika kontura se vidi da proizvodnja vodenog stupca nije jedinstveno određena parametarskim vrijednostima.

metarskom prostoru. Kako se smanjuje Euklidska udaljenost profila modela \mathbf{p}_T od profila mjerenja $\tilde{\mathbf{p}}_T$ tako se i volumen hipersfere smanjuje te preostaje sve manje parametarskih vrijednosti unutar zatvorene konture. To je razlog zašto površine zatvorene konturama u parametarskom prostoru postaju sve manje kako se \mathcal{P} smanjuje.

Uzmajući oba razmatranja u obzir, jednu $P_{Z,T}$ i jednu \mathcal{P} konturu, uočavaju se dva sjecišta (slika 15). Neka su te dvije točke označene s X i Y . Pošto obje točke pripadaju objema konturama vrijedi $P_{Z,T}(X) = P_{Z,T}(Y)$ i $\mathcal{P}(X) = \mathcal{P}(Y)$. Model daje istu vrijednost optimalne funkcije i dnevne proizvodnje za dvije različite kombinacije vrijednosti parametara. Znajući da su konture \mathcal{P} zatvorene, a konture $P_{Z,T}$ nisu, uzimajući sve manje vrijednosti \mathcal{P} , dvije točke X i Y konvergiraju ka točki \hat{X} za koju \mathcal{P} ima minimum. Ta točka je optimalna kombinacija parametarskih vrijednosti za izmjereni profil proizvodnje $\tilde{\mathbf{p}}$. Kontura dnevne proizvodnje $P_{Z,T}$ kojoj \hat{X} pripada ne odgovara nužno konturi $\tilde{P}_{Z,T}$. Uvjet $P_{Z,T}(\hat{X}) = \tilde{P}_{Z,T}$ se može razmotriti kao ograničenje na pretragu u parametarskom prostoru. U tom slučaju pretraga bi bila ograničena oko konture s vrijednošću dnevne proizvodnje $\tilde{P}_{Z,T}$. Kako bi se poštovalo to ograničenje optimalna funkcija se može proširiti



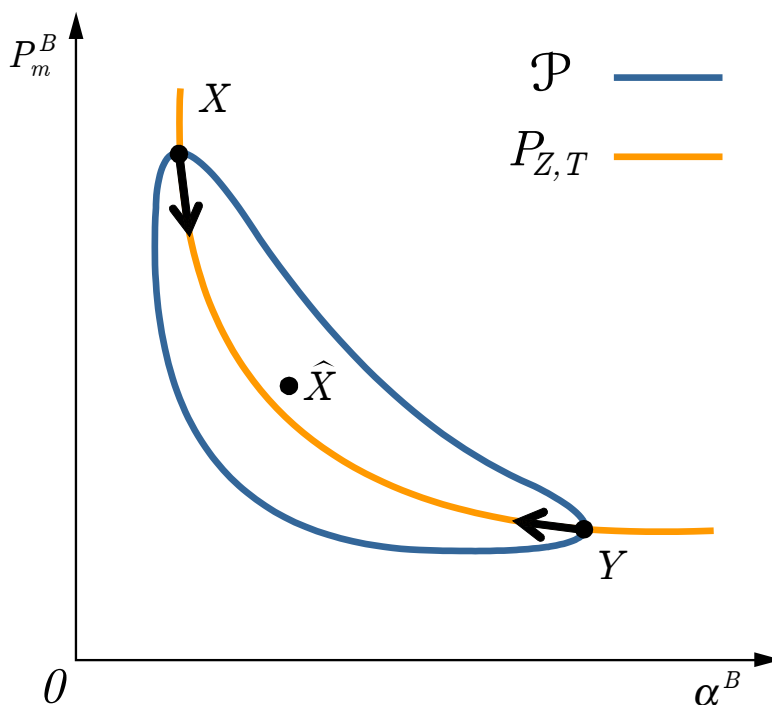
Slika 14. Skica kontura optimalne funkcije (113, 115). Tamnije konture imaju veći iznos funkcije greške. Za izmjereni profil proizvodnje $\tilde{\mathbf{p}}$ (vektor podataka) formira se optimalna funkcija i dalje tretira kao funkcija parametara $\mathcal{P}(\alpha^B, P_m^B)$. Neke od kontura su zatvorene što upućuje na postojanje minimuma funkcije greške u parametarskom prostoru.

dodatnim članom koji mjeri razliku modelirane i izmjerene proizvodnje vodenog stupca:

$$\mathcal{P}(\alpha^B, P_m^B) = \left[\|\Delta \mathbf{p}(\alpha^B, P_m^B)\|^2 + \left(P_{Z,T}(\alpha^B, P_m^B) - \tilde{P}_{Z,T} \right)^2 \right]^{1/2}, \quad (117)$$

gdje je $\tilde{P}_{Z,T} = \boldsymbol{\zeta} \tilde{\mathbf{p}}_T$. Na mjestu $\tilde{P}_{Z,T}$ može doći i $\tilde{P}_{Z,T}^B$. Zbog prirode mjerenja primarne proizvodnje navedeno ograničenje nije nužno dok je varijacija $P_{Z,T}(\hat{X})$ oko $\tilde{P}_{Z,T}$ dozvoljena.

Unatoč tome, cilj je da iznos $\mathcal{P}(\hat{X})$ bude što bliži nuli. Hoće li to biti ispunjeno ovisi o pretpostavkama modela. U slučaju kada pretpostavke modela nisu ozbiljno narušene treba naći vrijednosti parametara koji daju što je moguće manju grešku \mathcal{P} . Zahtjev za iznimno niskom vrijednošću greške može biti nerealan u slučaju pravih mjerenja. Ograničenja modela mogu spriječiti model u postizanju niskog odstupanja. Umjesto zahtjeva za niskom vrijednošću greške mogu se tražiti područja u parametarskom prostoru gdje se model ponaša u određenim okvirima. Ako pretpostavke modela nisu ispunjene za dana mjerenja profila proizvodnje, nije opravdano očekivati „nastup” modela izvan nametnutih ograničenja. Ključna pretpostavka je vertikalna uniformnost parametara. U slučaju iz-



Slika 15. Skica kontura koja prikazuje presjecanje dviju kontura od kojih jedna odgovara \mathcal{P} , a druga $P_{Z,T}$. Vrijednost \mathcal{P} je proizvoljna dok vrijednost $P_{Z,T}$ odgovara izmjerenoj vrijednosti $\tilde{P}_{Z,T}$. Smanjivanje vrijednosti optimalne funkcije uzrokuje konvergenciju ka optimalnoj točki \hat{X} s najmanjim iznosom funkcije greške. Optimalna točka ne leži nužno na konturi $\tilde{P}_{Z,T}$.

mjerenih profila s vertikalno neuniformnim vrijednostima parametara, model neće moći dati dobar rezultat. Ali, znanje o realnim vrijednostima parametara ne postoji i svrha inverznog postupka je u njihovom određivanju. Analiza ograničenja inverznog modela je dana u sljedećem potpoglavlju.

4.5 OGRANIČENJA INVERZNOG MODELA

Ograničenja inverznog modela podrazumijevaju razmatranje uvjeta pri kojima se navedeni model može uspješno primijeniti u procjeni vrijednosti fotosintetskih parametara. Javlja se dva ograničenja. Prvo proizlazi iz samog modela čija ograničenja sprječavaju primjenu modela u situacijama kada nisu ispunjene pretpostavke modela. Opisana je posljedica pretpostavki koja se može iskoristiti kao izravni test primjenjivosti inverznog modela. Drugo ograničenje je posljedica omjera iradijanci prisutnih u modelu i fotoadaptacijskog parametra te diktira mogu li se odrediti oba parametra ili samo jedan.

Vertikalna uniformnost fotosintetskih parametara postavlja ograničenje na klasu profila primarne proizvodnje koje model može reproducirati. Iradijanca u moru opada s povećanjem dubine čime fitoplankton na većim dubinama biva izložen nižim intenzitetima svjetlosti odnosno, prima manje energije koju može koristiti u fotosintezi. U modelu je pretpostavljena vertikalna uniformnost fotosintetskih parametara. Fiziološki gledano, time je također pretpostavljena jednaka učinkovitost asimilacije ugljika od strane fitoplanktona na svim dubinama. Ovdje je analizirano ograničenje koje uzrokuje ta pretpostavka.

Prema (19) iradijanca opada eksponencijalno s dubinom. Pošto je funkcija svjetlosnog zasićenja strogo rastuća funkcija iradijance, može se pokazati da opadanje iradijance s dubinom uzrokuje da normalizirani profil proizvodnje $P_T^B(z)$ bude strogo padajuća funkcija dubine (slika 16). U svakom vremenskom trenutku vrijedi $I(z, t) > I(z + dz, t)$ te prema (4) vrijedi:

$$p^B(I(z, t)) > p^B(I(z + dz, t)). \quad (118)$$

Integrirajući po vremenu dani izraz dobiva se:

$$\int_0^D p^B(I(z, t)) dt > \int_0^D p^B(I(z + dz, t)) dt. \quad (119)$$

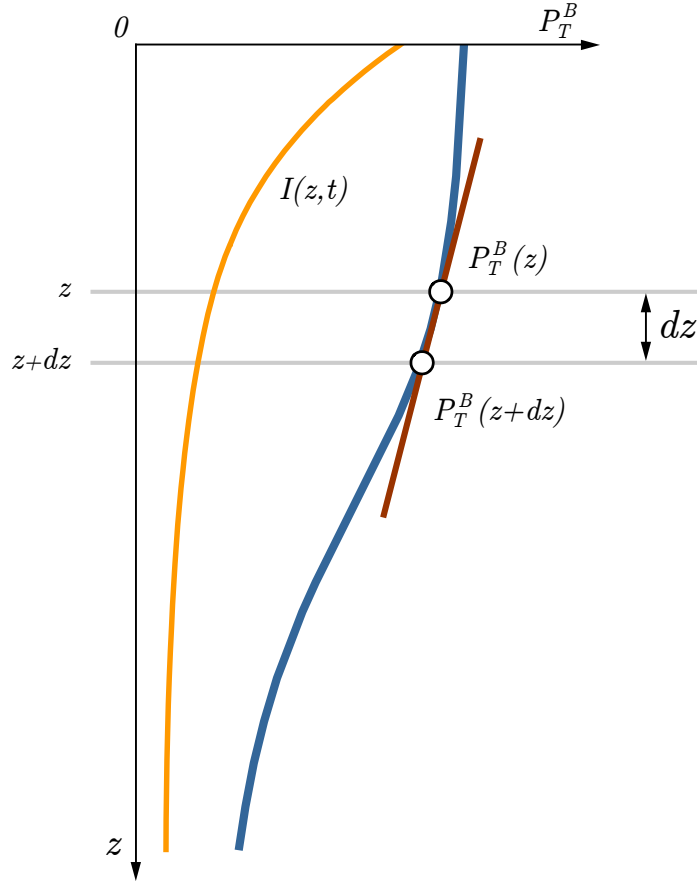
Integral s lijeve strane odgovara dnevnoj normaliziranoj proizvodnji na dubini z , a integral s desne strane dnevnoj normaliziranoj proizvodnji na dubini $z + dz$. Dakle, za te dvije dubine vrijedi:

$$P_T^B(z) > P_T^B(z + dz), \quad (120)$$

te je profil normalizirane proizvodnje $P_T^B(z)$ strogo padajuća funkcija dubine. Stoga vrijedi:

$$\frac{dP_T^B(z)}{dz} < 0. \quad (121)$$

Zaključak je da model s vertikalno uniformnim fotosintetskim parametrima daje kao rezultat strogo padajući profil normalizirane proizvodnje. Isto je potvrđeno rješenjem (42),



Slika 16. Opadanje dnevne normalizirane proizvodnje s dubinom (plava krivulja). Iradijanca $I(z, t)$ (narančasta krivulja) opada eksponencijalno s dubinom što uzrokuje da normalizirana proizvodnja također opada s dubinom. Dnevna proizvodnja na dubini z je veća od dnevne proizvodnje na dubini $z+dz$. Prema tome, tangenta na $P_T^B(z)$ (crvena linija) ima uvijek negativni koeficijent smjera.

što se lako pokazuje deriviranjem po z :

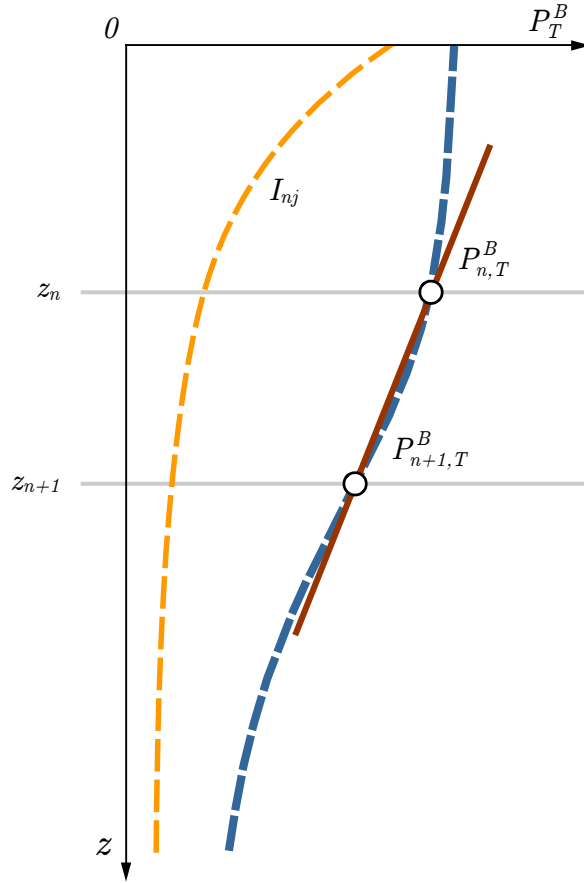
$$\frac{d}{dz} f_z(I_*^m e^{-Kz}) < 0. \quad (122)$$

Normalizirana proizvodnja opada s dubinom zbog negativnog Kz člana u eksponencijalnoj funkciji u izrazu (42).

Kako u analitičkom, tako su i u matričnom modelu fotosintetski parametri vertikalno uniformni. Kao posljedica toga vrijedi:

$$P_{n,T}^B > P_{n+1,T}^B. \quad (123)$$

Valjanost navedenog uvjeta se može pokazati kako slijedi. Neka se razmotre vrijednosti iradijanca na dvije vertikalne razine, z_n i z_{n+1} u trenutku $j\Delta T$ (slika 17). Odgovarajući



Slika 17. Opadanje diskretnog profila dnevne normalizirane proizvodnje s dubinom (plava krivulja). Iradijanca I_{nj} (narančasta isprekidana krivulja) opada eksponencijalno s dubinom što uzrokuje da normalizirana proizvodnja također opada s dubinom. Dnevna proizvodnja na dubini z_n je veća od dnevne proizvodnje na dubini z_{n+1} . Prema tome, pravac koji povezuje točke $(P_{n,T}^B, z_n)$ i $(P_{n+1,T}^B, z_{n+1})$ (crvena linija) ima uvijek negativni koeficijent smjera.

elementi matrice iradijance su I_{nj} i $I_{(n+1)j}$. Zbog eksponencijalnog opadanja iradijance s dubinom uvijek vrijedi da je iradijanca na dubini z_n veća od iradijance na dubini z_{n+1} . Dakle, za bilo koja dva elementa matrice iradijance uvijek vrijedi $I_{nj} > I_{(n+1)j}$, bez obzira na kompleksnost optičkog modela. Normalizirana proizvodnja za ove dvije vrijednosti iradijance se računa kao $p_{nj}^B = p^B(I_{nj})$ odnosno $p_{(n+1)j}^B = p^B(I_{(n+1)j})$. Funkcija $p^B(I)$ je pozitivna rastuća funkcija za $I > 0$, ima negativnu zakrivljenost i za visoke vrijednosti iradijance asimptotski teži u P_m^B . Stoga, za slučaj $I_{nj} > I_{(n+1)j}$ vrijedi:

$$p_{nj}^B > p_{(n+1)j}^B. \quad (124)$$

Dnevna normalizirana proizvodnja $P_{n,T}^B$ se računa kao suma $\sum_{j=1}^J p_{nj}^B \Delta T$, te se sumira-

njem prethodnog izraza i kraćenjem ΔT dobiva:

$$\sum_{j=1}^J p_{nj}^B > \sum_{j=1}^J p_{(n+1)j}^B. \quad (125)$$

Usporedbom $P_{n,T}^B$ s $P_{(n+1),T}^B$ vidi se da je svaki element sume p_{nj}^B za vertikalnu razinu z_n veći od pripadnog elementa sume $p_{(n+1)j}^B$ za vertikalnu razinu z_{n+1} . Time se dolazi do zaključka da je dnevna normalizirana proizvodnja na razini z_n veća od dnevne normalizirane proizvodnje na razini z_{n+1} , a to je upravo ono što uvjet (123) zahtijeva.

Da bi izmjereni profil $\tilde{\mathbf{p}}$ bio dobro opisan modelom, mora zadovoljiti ista svojstva kao i model. Prema (121) i (123) normalizirani profil proizvodnje opada s dubinom. Isti uvjet preveden za vektor podataka (izmjereni profil normalizirane proizvodnje) glasi:

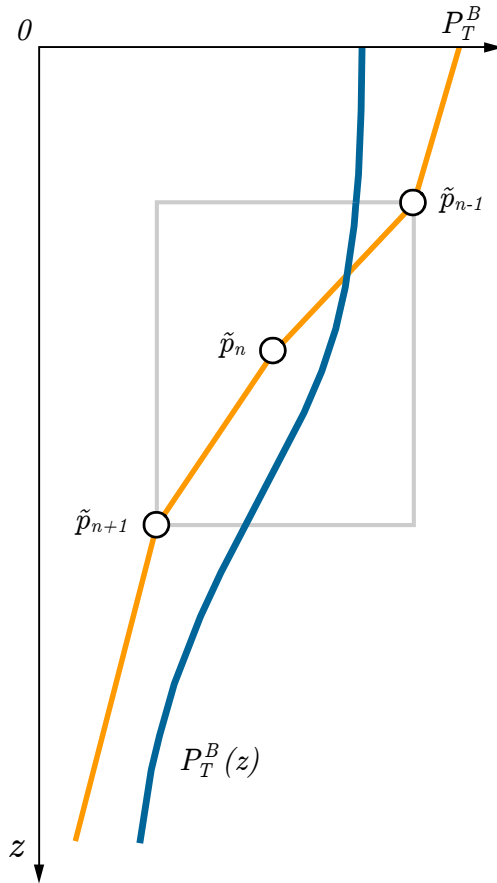
$$\tilde{p}_n > \tilde{p}_{n+1}. \quad (126)$$

Prema tome, izmjerena vrijednost normalizirane proizvodnje na dubini z_n treba biti manja od izmjerene vrijednosti na dubini z_{n-1} i veća od izmjerene vrijednosti na dubini z_{n+1} :

$$\tilde{p}_{n-1} > \tilde{p}_n > \tilde{p}_{n+1}, \quad (127)$$

kako bi pretpostavka vertikalne uniformnosti parametara bila zadovoljena (slika 18).

Jednostavno rečeno, u slučaju vertikalne uniformnosti parametara, normalizirana proizvodnja je opadajuća s povećanjem dubine. Vertikalna uniformnost parametara se može očekivati u slučaju izmiješanog vodenog stupca. U slučaju vertikalne neuniformnosti parametara, uvjet (127) može biti narušen i nema razloga očekivati da model s vertikalno uniformnim parametrima daje dobre rezultate. U slučaju kada vrijednosti parametara opadaju s dubinom, uvjet (127) će biti zadovoljen i ne može se odrediti jesu li vrijednosti parametara zaista vertikalno uniformne. U ovom slučaju razmatranjem jesu li mjerenja izvršena unutar izmiješanog sloja može se opravdati primjena inverznog postupka. Također, primjena se može opravdati niskom vrijednošću optimalne funkcije $\mathcal{P}(\hat{X})$. Ako izmjereni profil normalizirane proizvodnje zadovoljava uvjet (127) i $\mathcal{P}(\hat{X})$ je malen, dobivene vrijednosti parametara se mogu smatrati pouzdanima.



Slika 18. Proizvodnja modela $P_T^B(z)$ (plava krivulja) opada s dubinom te zbog toga model može opisati samo izmjerene profile koji također zadovoljavaju isti uvjet. Mjerenja trebaju imati takvu vertikalnu strukturu da \tilde{p}_n bude veće od \tilde{p}_{n-1} i manje od \tilde{p}_{n+1} . Grafički prikazano, \tilde{p}_n u odnosu na \tilde{p}_{n-1} i \tilde{p}_{n+1} se treba naći unutar sivog pravokutnika. Pretpostavljena mjerenja su predstavljena crnim kružnicama.

Kada se parametarske vrijednosti povećaju s dubinom uvjet (127) može biti narušen. Ako je uvjet narušen, javlja se vertikalna neuniformnost parametara jer ništa drugo ne može uzrokovati promjenu normalizirane proizvodnje s dubinom. Za izmjereni profil normalizirane proizvodnje, računanjem razlika $\tilde{p}_n - \tilde{p}_{n+1}$, $n = 1, 2, \dots, N-1$, može se provjeriti povećavaju li se zaista vrijednosti parametara s dubinom. Vrijednosti parametara su ili fiksne ili se smanjuju ako je razlika pozitivna dok se povećavaju u slučaju da je razlika negativna. Uvjet (127) se može iskoristiti kao jednostavan test za provjeru opravdanosti primjene inverznog postupka.

Ovo ograničenje inverznog modela dolazi zbog odnosa iradijance i fotoadaptacijskog parametra $I_k = P_m^B/\alpha^B$. Za niske vrijednosti iradijance $I \ll I_k$, funkcija $p^B(I)$ je određena početnim nagibom α^B i u prvoj aproksimaciji vrijedi $p^B(I) \approx \alpha^B I$ (vidi sliku 1). Za visoke vrijednosti iradijance $I \gg I_k$, funkcija $p^B(I)$ je određena samo s P_m^B i vrijedi $p^B(I) \approx P_m^B$. U okolini I_k funkcija $p^B(I)$ je određena s oba parametra. Ovisno o vremenskim intervalima i dubinama inkubacije z_n inverzni model će moći procijeniti samo jedan ili oba parametra. Neka je najveća vrijednost iradijance koja se javlja u modelu označena s I_{\max} , a najmanja vrijednost, različita od nule, s I_{\min} . Vrijednost iradijance jednaka nuli se ne razmatra jer ne rezultira proizvodnjom u danom modelu. Razlikuju se tri slučaja (slike 19 i 20):

a) $I_{\max} < I_k$

U ovom slučaju normalizirana proizvodnja $p^B(I)$ je određena samo s α^B . Normalizirani profil proizvodnje analitičkog modela (11) je približno jednak:

$$P_T^B(z) \approx \alpha^B \int_0^D I(z, t) dt, \quad (128)$$

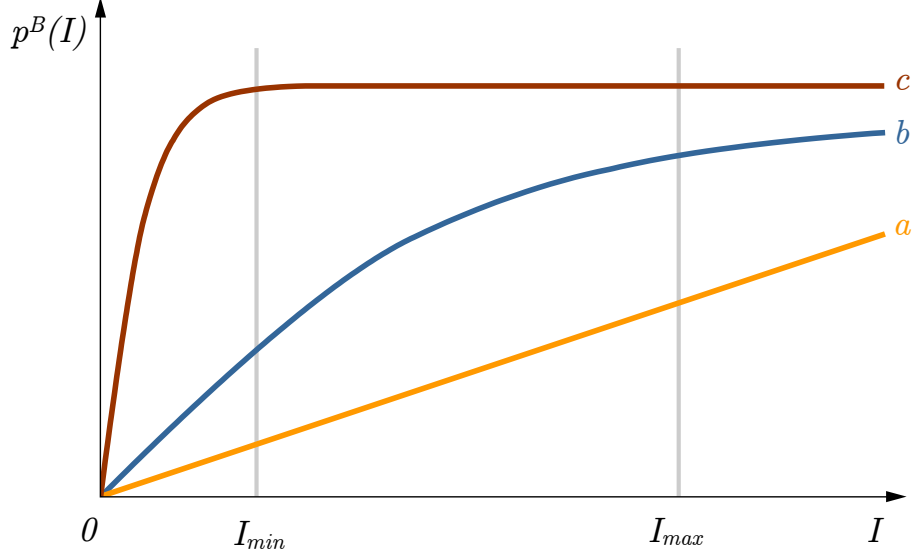
a matičnog modela:

$$\mathbf{p}_T^B \approx \alpha^B \mathbf{I} \boldsymbol{\tau}. \quad (129)$$

Kao posljedica, inverznim modelom može se odrediti samo α^B . Dozvoljeno je uzeti bilo koju vrijednost za P_m^B jer ona malo utječe na normalizirani profil proizvodnje. Ovo se događa u parametarskom prostoru gdje kombinacije parametara rezultiraju visokom vrijednošću I_k (slika 20). To je razlog zašto su konture \mathcal{P} i $P_{Z,T}$ paralelne s ordinatom.

b) $I_{\min} < I_k < I_{\max}$

Za I_k u ovom rasponu iradijanci mogu se odrediti oba parametra. Normalizirani profil proizvodnje analitičkog modela je dan s (11), a matičnog modela s (78), i ovisi o oba parametra. Dani uvjet je ispunjen širom parametarskog prostora (slika 20) i parametarske vrijednosti rezultiraju realističnim vrijednostima I_k koje se mogu dobiti putem mjerenja $P - I$ krivulje.



Slika 19. Funkcije svjetlosnog zasićenja u skladu s drugim ograničenjem inverznog postupka. Ovisno o omjeru I_k s I_{min} i I_{max} , interval iradijance modela opisuju: a) linearni dio $p^B(I)$ krivulje; b) nelinearni dio $p^B(I)$ krivulje; c) konstantni dio $p^B(I)$ krivulje.

c) $I_k < I_{min}$

U ovom slučaju je normalizirana proizvodnja $p^B(I)$ određena samo s P_m^B . Normalizirani profil proizvodnje analitičkog modela (11) je približno jednak:

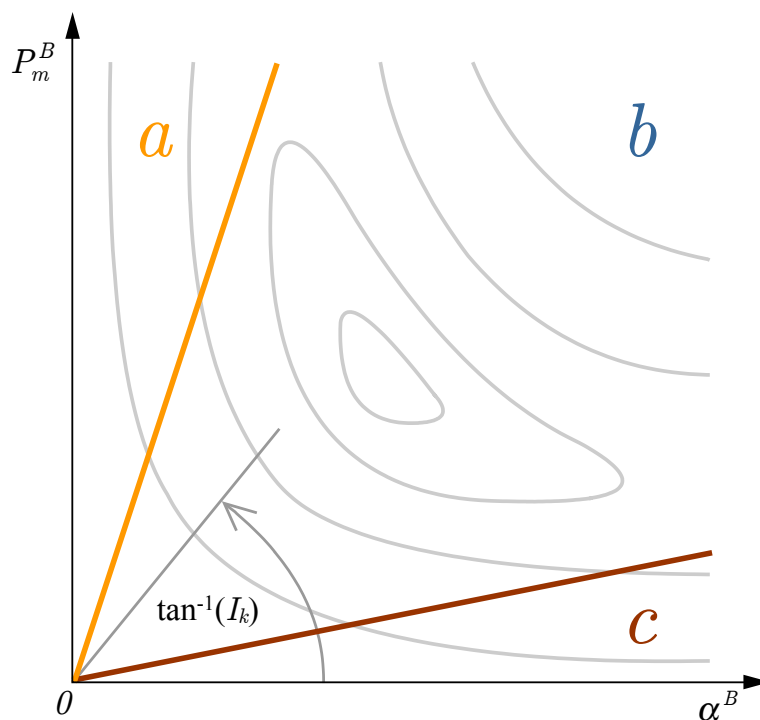
$$P_T^B(z) \approx P_m^B D, \quad (130)$$

a matričnog modela:

$$\mathbf{p}_T^B \approx P_m \mathbf{U} \boldsymbol{\tau}, \quad (131)$$

gdje je \mathbf{U} jedinična matrica istih dimenzija kao \mathbf{P}^B . Posljedično, inverznim postupkom se može odrediti samo vrijednost P_m^B jer α^B ima maleni utjecaj na \mathbf{p}_T^B . Za razliku od prvog slučaja (a), ovo se javlja u dijelu parametarskog prostora gdje kombinacije parametarskih vrijednosti rezultiraju niskim vrijednostima I_k (slika 20) i objašnjava paralelnost kontura \mathcal{P} i $P_{Z,T}$ s apscisom.

Kada će neki od ovih uvjeti biti ispunjen ovisi o iradijanci. Najmanja vrijednost iradijance I_{min} se javlja na najvećoj dubini modela z_N u trenutku najniže površinske iradijance. Ova vrijednost može postati veća od fotoadaptacijskog parametra (c) u slučaju čistih plitkih voda i inkubacija obavljenih u intervalu oko podne na dan bez naoblake. Površinska iradijanca će tada biti visoka, zasićenje će se javiti tijekom cijelog intervala inkubacije, te



Slika 20. Podjela parametarskog prostora na tri dijela temeljem mogućnosti inverznog modela u procjeni vrijednosti parametara. U području *a* metoda može procijeniti samo vrijednost α^B , dok u području *c* samo P_m^B . Oba parametra se mogu procijeniti u području *b*. U ovom prikazu vrijednost I_k odgovara koeficijentnu smjera pravca koji prolaze kroz ishodište.

produkcija neće biti limitirana iradijancijom ni na najvećoj dubini modela z_N . U ovom slučaju moguće je odrediti samo P_m^B . U drugom slučaju (a), najveća vrijednost iradijance I_{\max} će se javiti na prvoj dubini modela z_1 u trenutku najveće površinske iradijance. Ova vrijednost može postati manja od fotoadaptacijskog parametra u situaciji kada je voda turbidna i inkubacije obavljene tijekom oblačnog dana. Svjetlost će biti jako prigušena i produkcija će biti ograničena raspoloživom svjetlošću pri svim dubinama modela. Dakle, moguće je odrediti samo α^B .

Za određivanje vrijednosti oba parametra, fitoplankton treba biti izložen cijelom rasponu intenziteta svjetlosti, od ograničavajućih do saturacijskih. U praksi, za inkubacije obavljene tijekom cijelog dana, svjetlosni uvjeti će uzrokovati vrijednosti produkcije koje će biti i ispod i iznad vrijednosti saturacije. Svjetlosno zasićenje će se javiti na malim dubinama i te izmjerene vrijednosti produkcije će biti korištene za određivanje P_m^B . Vrijednosti produkcije izmjerene na većim dubinama će biti korištene za određivanje α^B .

4.6 OPTIMIZACIJA

Pri primjeni inverznog modela treba odabrati optimizacijsku metodu koja će naći minimum optimalne funkcije. Nelder-Mead algoritam je odabran u tu svrhu (Nelder i Mead, 1965). Nelder-Mead simpleks algoritam, prvi put objavljen 1965. godine, je metoda direktne višedimenzionalne optimizacije bez ograničenja. Metoda ne zahtijeva poznavanje gradijenta optimalne funkcije. Opis matematičkih svojstava metode u niskodimenzionalnim slučajevima se može naći u Lagarias i sur. (1998). Ovdje je dan opis metode prema originalnom članku Neldera i Meada (1965), prilagođen za slučaj optimalne funkcije \mathcal{P} .

Neka je proizvoljna točka u parameterskom prostoru (α^B, P_m^B) označena s X . Neka su X_0, X_1 i X_2 točke koje formiraju trokut u parametarskom prostoru, a \mathcal{P}_i vrijednost funkcije $\mathcal{P}(\alpha^B, P_m^B)$ u točki X_i . Od svih točaka trokuta ona u kojoj funkcija poprima najveću vrijednost se označava s X_h , a sama vrijednost funkcije s \mathcal{P}_h , tako da je $\mathcal{P}_h = \max \mathcal{P}_i$. Za najmanju vrijednost koju funkcija poprima u točkama trokuta piše se X_l , a sama vrijednost funkcije \mathcal{P}_l , tako da je $\mathcal{P}_l = \min \mathcal{P}_i$. Neka je s \bar{X} označen centroid svih točaka, osim X_h :

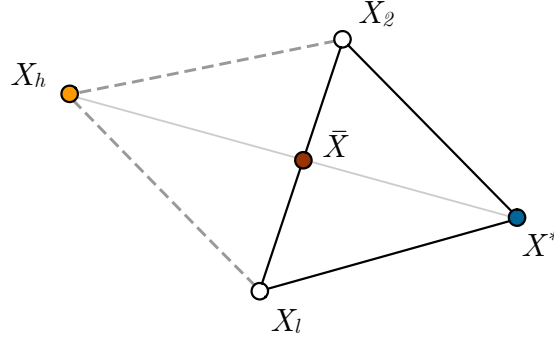
$$\bar{X} = (X_l + X_2)/2, \quad (132)$$

i neka je udaljenost između X_i i X_j označena s $(X_i X_j)$.

Sve informacije koje metoda ima o funkciji \mathcal{P} su vrijednosti funkcije \mathcal{P}_i u vrhovima trokuta. Na temelju tih vrijednosti metoda radi optimizaciju. Sama optimizacija se sastoji od niza koraka. U svakom koraku X_h se zamijenjuje s novom točkom kroz postupke refleksije, ekspanzije, kontrakcije i redukcije. Reflektirana točka X_h je označena s X^* , a njene koordinate su dane s:

$$X^* = \bar{X} + \xi(\bar{X} - X_h), \quad (133)$$

gdje je ξ koeficijent refleksije (pozitivna konstanta). Dakle, X^* leži na pravcu koji povezuje X_h i \bar{X} s udaljenošću od centroida $(X^* \bar{X}) = \kappa (X_h \bar{X})$ (slika 21). U slučaju da je vrijednost \mathcal{P}^* između \mathcal{P}_h i \mathcal{P}_l , X_h se zamijenjuje s X^* i postupak počinje ispočetka.

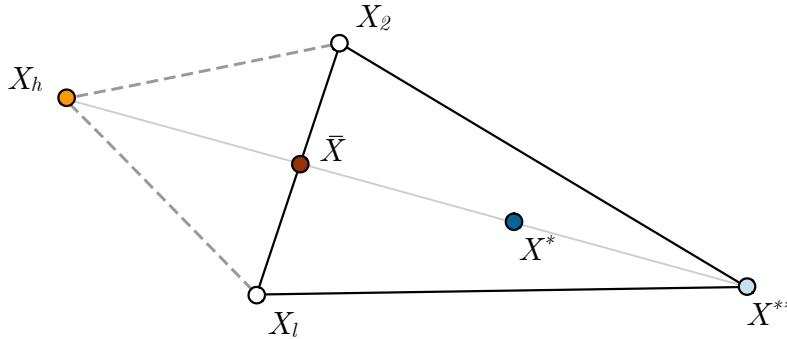


Slika 21. Refleksija najlošije točke preko centroida.

Ako je $\mathcal{P}^* < \mathcal{P}_l$, refleksija je rezultirala novim minimumom i tada se dalje expandira X^* na X^{**} prema relaciji:

$$X^{**} = \bar{X} + \eta(X^* - \bar{X}), \quad (134)$$

gdje je η koeficijent ekspanzije (pozitivna konstanta) i odgovara omjeru udaljenosti $(X^{**}\bar{X})$ i $(X^*\bar{X})$ (slika 22). Ako vrijedi $\mathcal{P}^{**} < \mathcal{P}_l$, točka X_h se zamijeni s X^{**} i postupak počinje ispočetka. U slučaju da je $\mathcal{P}^{**} > \mathcal{P}_l$, ekspanzija nije uspjela i X^* zamjenjuje X_h .



Slika 22. Ekspanzija preko reflektirane točke u slučaju kada je refleksija uspješna.

Ako se pri refleksiji dogodi da je $\mathcal{P}^* > \mathcal{P}_i$ za svaki $i \neq h$, tj. zamjena X_h s X^* ostavlja maksimum, tada se definira nova X_h kao stara X_h ili X^* , koja god ima manju vrijednost \mathcal{P} , te se formira:

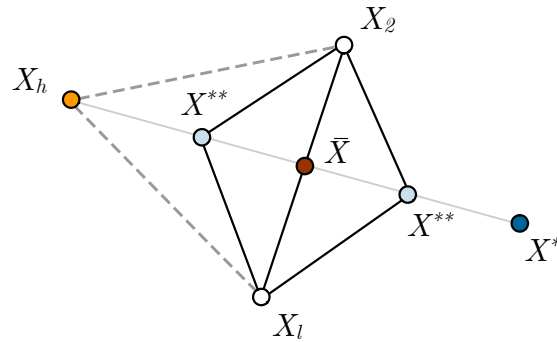
$$X^{**} = \bar{X} + \mu(X_h - \bar{X}), \quad (135)$$

gdje je μ koeficijent kontrakcije čija vrijednost leži između 0 i 1 te odgovara omjeru udaljenosti $(X^{**}\bar{X}) / (X_h\bar{X})$ (slika 23). Tada se prihvaća X^{**} za X_h i postupak počinje

ispočetka, osim ako ne vrijedi $\mathcal{P}^{**} > \min(\mathcal{P}_h, \mathcal{P}^*)$. U tom slučaju je X^{**} lošija točka od bolje između X^* i X_h . Kontrakcija je neuspjela i sve točke osim najbolje X_l se mijenjaju prema sljedećem izrazu:

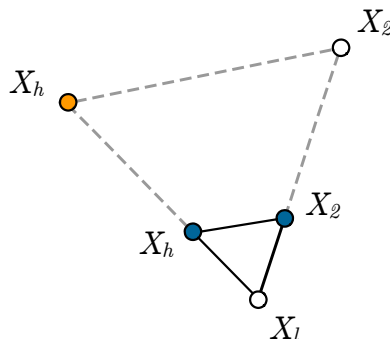
$$X_i \rightarrow X_l + \nu(X_i - X_l), \quad (136)$$

gdje je ν koeficijent suženja (slika 24).



Slika 23. Kontrakcija u slučaju neuspjele refleksije.

Na kraju svakog koraka vrh s najvećom vrijednošću \mathcal{P} se odbacuje i zamjenjuje s novim vrhom koji formira novi trokut i pretraga se nastavlja. Metoda stvara niz različitih trokuta na čijim vrhovima vrijednost funkcije \mathcal{P}_i postaje sve manja. Površina trokuta se smanjuje i pronalaze se koordinate minimuma. Standardne vrijednosti koeficijenata refleksije, ekspanzije, kontrakcije i redukcije su 1, 2, 0.5 i 0.5. Kada se koristi analitički model optimalna funkcija je dana s (113) dok je u slučaju korištenja matričnog modela dana s (115).



Slika 24. Redukcija u slučaju neuspjele kontrakcije.

4.7 RELATIVNE GREŠKE MODELA

Za usporedbu uspješnosti primjene inverznog modela na različite profile treba izraziti točnost modela neovisno o profilu. U tu svrhu definira se relativna greška profila modela kao:

$$r(\alpha^B, P_m^B) = \mathcal{P}(\alpha^B, P_m^B) / \|\tilde{\mathbf{p}}\|, \quad (137)$$

koja normalizira optimalnu funkciju s Euklidskom normom izmjerenog profila dnevne proizvodnje. Sada se može razmatrati područje gdje je relativna greška profila ispod $\delta\%$ izmjerene dnevne proizvodnje. Za sve točke unutar toga područja uvjet:

$$r < \delta \quad (138)$$

je ispunjen i najveća greška modela \mathcal{P} je ograničena s $\delta \|\tilde{\mathbf{p}}\|$. Ovo područje je zatvoreno i ima definiranu granicu skupom točaka koje zadovoljavaju $r(\alpha^B, P_m^B) = \delta$. Time je potraga za parametarskim vrijednostima sužena na područje oko optimalne točke \hat{X} . Za model neće biti bolje kombinacije vrijednosti parametara od onih koje se nalaze u tom području, tj. onih koje mogu dati vrijednost optimalne funkcije manju od $\delta \|\tilde{\mathbf{p}}\|$. Relativna greška profila modela za optimalnu točku glasi:

$$r(\hat{X}) = \mathcal{P}(\hat{X}) / \|\tilde{\mathbf{p}}\|. \quad (139)$$

Relativna greška proizvodnje vodenog stupca modela se definira kao:

$$R(\alpha^B, P_m) = \left(P_{Z,T}(\alpha^B, P_m^B) - \tilde{P}_{Z,T} \right) / \tilde{P}_{Z,T}. \quad (140)$$

Sada se također može razmatrati područje u parametarskom prostoru gdje vrijedi sljedeće:

$$-\gamma < R(\alpha^B, P_m^B) < \gamma, \quad (141)$$

pri čemu se γ proizvoljno zadaje. Bilo koja kombinacija parametarskih vrijednosti unutar tog područja daje vrijednost $P_{Z,T}$ s relativnom greškom dnevne proizvodnje vodenog stupca unutar intervala $[-\gamma, +\gamma]$. Ovo područje nije zatvoreno u parametarskom prostoru, ali ograničava moguće kombinacije parametarskih vrijednosti na konture s vrijednostima dnevne proizvodnje vodenog stupca unutar intervala $(1 \pm \gamma) \tilde{P}_{Z,T}$. Relativna greška nor-

malizirane proizvodnje vodenog stupca za optimalnu točku glasi:

$$R(\hat{X}) = \left(P_{Z,T}(\hat{X}) - \tilde{P}_{Z,T} \right) / \tilde{P}_{Z,T}. \quad (142)$$

Pomoću definiranih grešaka r i R mogu se uspoređivati točnosti primjene inverznog modela na različite izmjerene profile primarne proizvodnje. Također, na temelju relativnih grešaka modela može se procijeniti jesu li vrijednosti parametara realne, odnosno pouzdane (Gallegos i Platt, 1981). Ako su relativne greške modela za optimalnu točku malene, vrijednosti parametara se mogu smatrati pouzdanima (Silvert, 1979).

Pošto se u inverznom modelu koriste različite funkcije svjetlosnog zasićenja, za modeliranje profila proizvodnje potrebno je definirati i relativne omjere samih optimalnih vrijednosti fotosintetskih parametara. Neka je α_i^B početni nagib i $(P_m^B)_i$ asimilacijski broj i -te funkcije svjetlosnog zasićenja. Relativni omjer optimalnih vrijednosti početnih nagiba dvaju funkcija glasi:

$$\Delta\alpha^B = \left(\hat{\alpha}_i^B - \hat{\alpha}_j^B \right) / \hat{\alpha}_i^B, \quad (143)$$

a asimilacijskih brojeva:

$$\Delta P_m^B = \left((\hat{P}_m^B)_i - (\hat{P}_m^B)_j \right) / (\hat{P}_m^B)_i. \quad (144)$$

Pomoću ovih dvaju omjera može se mjeriti točnost određivanja fotosintetskih parametara uzrokovana korištenjem različitih funkcija svjetlosnog zasićenja (Frenette i sur., 1993). U kontekstu inverznog modela omjeri su mjera utjecaja izbora funkcije svjetlosnog zasićenja na same vrijednosti parametara.

5 PRIMJENA INVERZNOG MODELA

U prethodnom poglavlju definirana je optimalna funkcija, analizirana su ograničenja inverznog modela i definirane su relativne greške. U ovom poglavlju je demonstrirana primjena inverznog modela. Prvo je opisan skup podataka, a zatim primjena inverznog modela na cijeli skup podataka. Za modelirani profil proizvodnje korišten je analitički i matricni model. Matricni model je pokrenut s različitim funkcijama svjetlosnog zasićenja te su za isti profil proizvodnje dobivene različite procjene fotosintetskih parametara. Naknadno je napravljena usporedba procijenjenih vrijednosti parametara dobivenih pomoću analitičkog i matricnog modela. Prethodno definirane relativne greške su pritom iskorištene pri usporedbi točnosti modela.

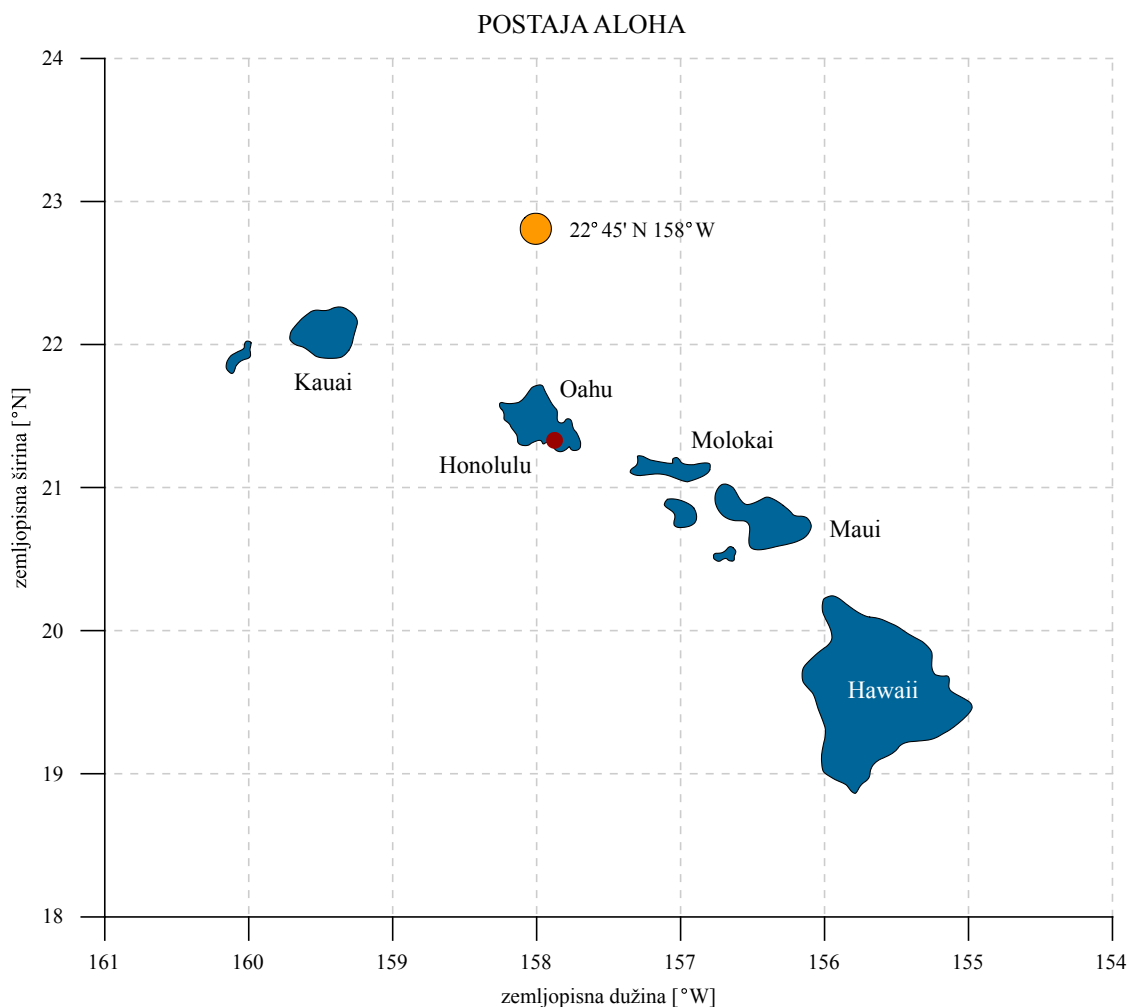
Prvi korak kod procjene fotosintetskih parametara je formulacija optimalne funkcije. Optimalnu funkciju sačinjavaju vektor modela i vektor podataka. Elementi vektora modela su zadani analitičkim ili matricnim modelom. Od izmjerenih veličina u vektoru modela su koeficijent atenuacije \tilde{K} , duljina dana \tilde{D} i površinska iradijanca \tilde{I}_{0j} . Vektor podataka je zadan samo mjerenjima klorofila $\tilde{B}(z_n)$ i primarne proizvodnje $\tilde{P}_T(z_n)$. U sklopu Hawaii Ocean Time-series provode se sva navedena mjerenja i inverzni model je testiran upravo na tom skupu podataka. Program Hawaii Ocean Times-series i mjerenja koja se obavljaju u sklopu programa su detaljnije opisani u sljedećem potpoglavlju.

5.1 HAWAII OCEAN TIME-SERIES

Hawaii Ocean Time-series (HOT) je vremenski niz mjerenja fizikalnih, bioloških i kemijskih parametara na postaji smještenoj nedaleko od Havajskog otočja. Program mjerenja započinje pod pokroviteljstvom U. S. National Science Foundation 1988. godine (Karl i sur., 2001). Ustanovljen je, i do danas provoden, od strane University of Hawaii. Glavni istraživač projekta je David Michael Karl. Primarna svrha HOT programa je dobivanje dugoročnih vremenskih nizova fizikalnih, bioloških i kemijskih parametara s ciljem dokumentacije i shvaćanja godišnje i višegodišnje varijabilnosti procesa koji kontroliraju njihovu distribuciju (Karl i Lukas, 1996). HOT krstarenja se provode otprilike jednom mjesečno. Do danas je provedeno preko dvije stotine i pedeset krstarenja. Podatci su javno dostupni na hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot-dogs. U trenutku kada je bazi zadnji put pristupljeno (1. veljače 2016.) bili su dostupni podatci s 268 krstarenja.

Mjerenja se obavljaju na postaji Aloha smještenoj na sljedećim koordinatama: 22°45'N 158°W (slika 25). Centralni dio HOT programa obuhvaća oceanografska mjerenja standardnih fizikalnih (temperatura, salinitet, iradijanca), kemijskih (dušik, fosfor, kisik) i bioloških (primarna proizvodnja, klorofil) parametara. Taj dio programa se naziva „Core Measurements”. Potpuni popis mjerenih parametara je dostupan na internetu: hahana.soest.hawaii.edu/hot/methods/results. Uz ta mjerenja obavljaju se i specijalizirana mjerenja u sklopu specifičnih eksperimenata. Informacije o postaji i istraživanjima koja su prethodila HOT programu su također dostupne na internetu: aco-ssds.soest.hawaii.edu/Aloha. Tijekom vremena razvio se širok spektar korisnika HOT podataka, te danas broj znanstvenih publikacija koje koriste HOT podatke broji preko pet stotina radova. Popis tih radova je također dostupan na internetu: www.whoi.edu/files/whoi.edu/files/server.do?id=153364&pt=10&p=92934. Tako velik broj publikacija svjedoči o kvaliteti podataka i dobroj iskorištenosti samog programa. Uzimajući znanstvene publikacije kao mjeru znanstvenog doprinosa, HOT je jedan od najbolje iskorištenih, ako ne i najbolje iskorišten oceanografski program. Potencijalni razlog tako visokog broja publikacija je javna dostupnost svih mjerenja i popratne dokumentacije.

Područje u kojemu se nalazi postaja Aloha je oligotrofno s niskom koncentracijom klorofila, što je tipično za dio oceana gdje se nalazi Havajsko otočje (Karl i Church, 2014). Godišnji hod primarne proizvodnje na postaji Aloha je pod jakim utjecajem godišnjeg hoda iradijance (Chavez i sur., 2011). Maksimum proizvodnje se javlja u ljetnim mjesecima, a minimum u zimskim (Church i sur., 2013). Proizvodnja je tipično najveća pri površini, premda se nekad javlja i fotoinhibicija koja uzrokuje smanjenje površinske proizvodnje (Karl i Church, 2014). Godišnji hod klorofila je u protufazi s godišnjim hodom proizvodnje (Chavez i sur., 2011). Porast klorofila tijekom zime je rezultat sezonske prilagodbe specifične stanične koncentracije klorofila na smanjenje intenziteta svjetlosti (Westberry i sur., 2008). Duboki maksimum klorofila je prisutan tijekom cijele godine i nalazi se na prosječnoj dubini od 100 metara (Huisman i sur., 2006). Koncentracije nutrijenata kroz vodeni stupac su niske tijekom cijele godine (Karl i sur., 2008), a površinska temperatura (SST) općenito varira manje od 5 °C (Church i sur., 2013). Ovi uvjeti se mogu smatrati „mirnima” te je svjetlost dominantni faktor u oblikovanju godišnjeg hoda primarne proizvodnje. Unatoč tome, fotosintetska asimilacija ugljika je jako varijabilna na postaji Aloha (Letelier i sur., 1996). U ovom području su dokumentirani mezoskalni



Slika 25. Karta područja mjerenja. Postaja Aloha je označena narančastom bojom i nalazi se na sljedećim koordinatama: 22° 45' N 158° W. Havajsko otočje je označeno plavom bojom, a glavni grad Honolulu je označen crvenom točkom.

vrtilozi koji djeluju kao izvor novih nutrijenata za fotičku zonu (Rii i sur., 2008). Na postaji Aloha primarna proizvodnja i drugi biogeokemijski procesi su pod kontrolom ovih kratkotrajnih događaja koji mijenjaju distribuciju nutrijenata (Karl i sur., 2011).

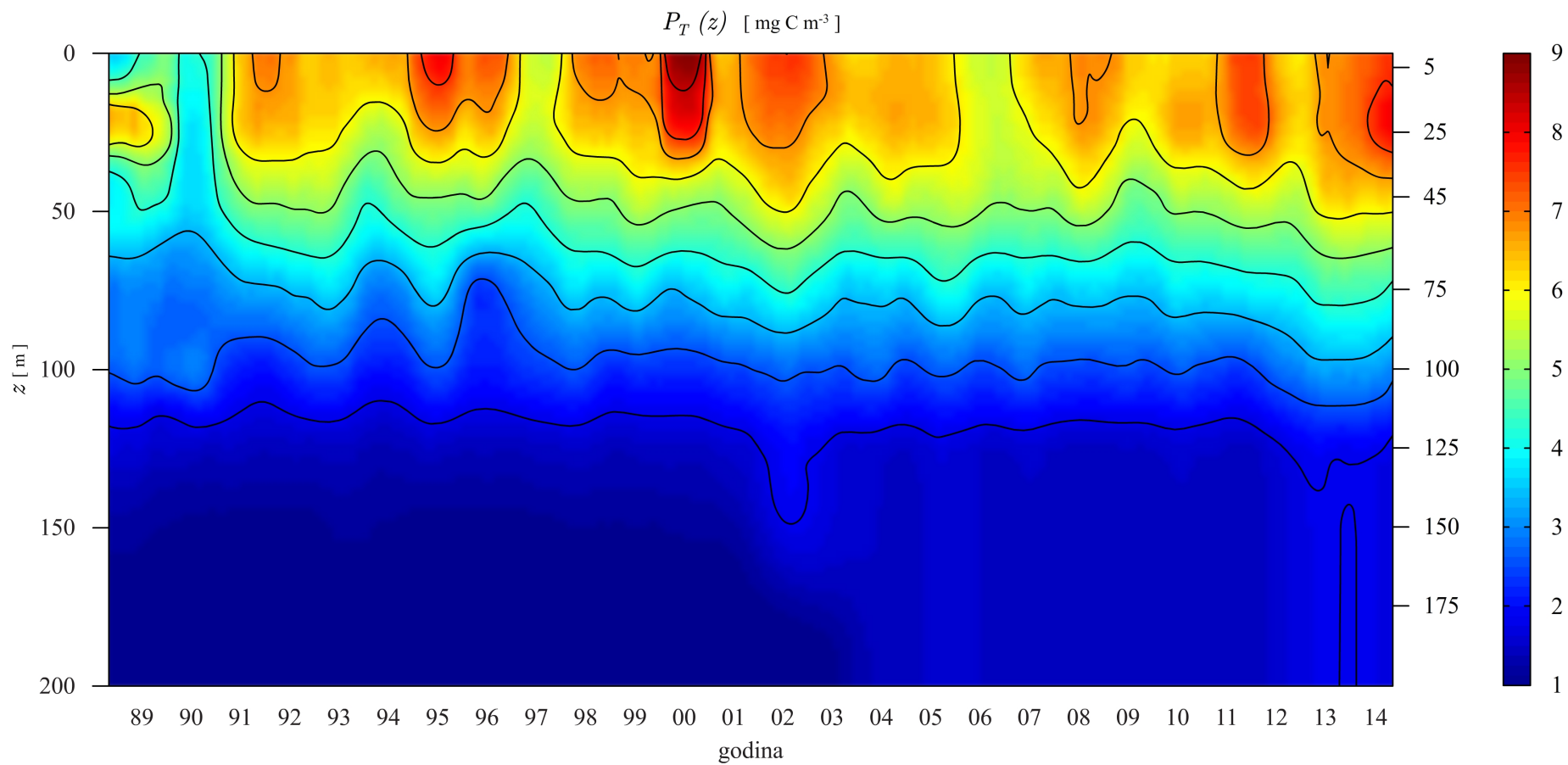
Za inverzni model ključna su mjerenja primarne proizvodnje i klorofila. Primarna proizvodnja je mjerena prema standardnoj ^{14}C metodologiji koju je originalno predložio Steemann Nielsen (1952). Uzorci su sakupljeni pred zoru, inkubirani tijekom dana i sakupljeni u sumrak. Detaljni tehnički opis implementacije ^{14}C metode na HOT krstarenjima je dostupan na stranici hahana.soest.hawaii.edu/hot/protocols/chap14. Klorofil je mjereno fluorometrijskom metodom (Strickland i Parsons, 1972), a detaljan opis implementacije metode je dan na hahana.soest.hawaii.edu/hot/protocols/chap12.

5.2 PODATCI ZA TESTIRANJE INVERZNOG MODELA

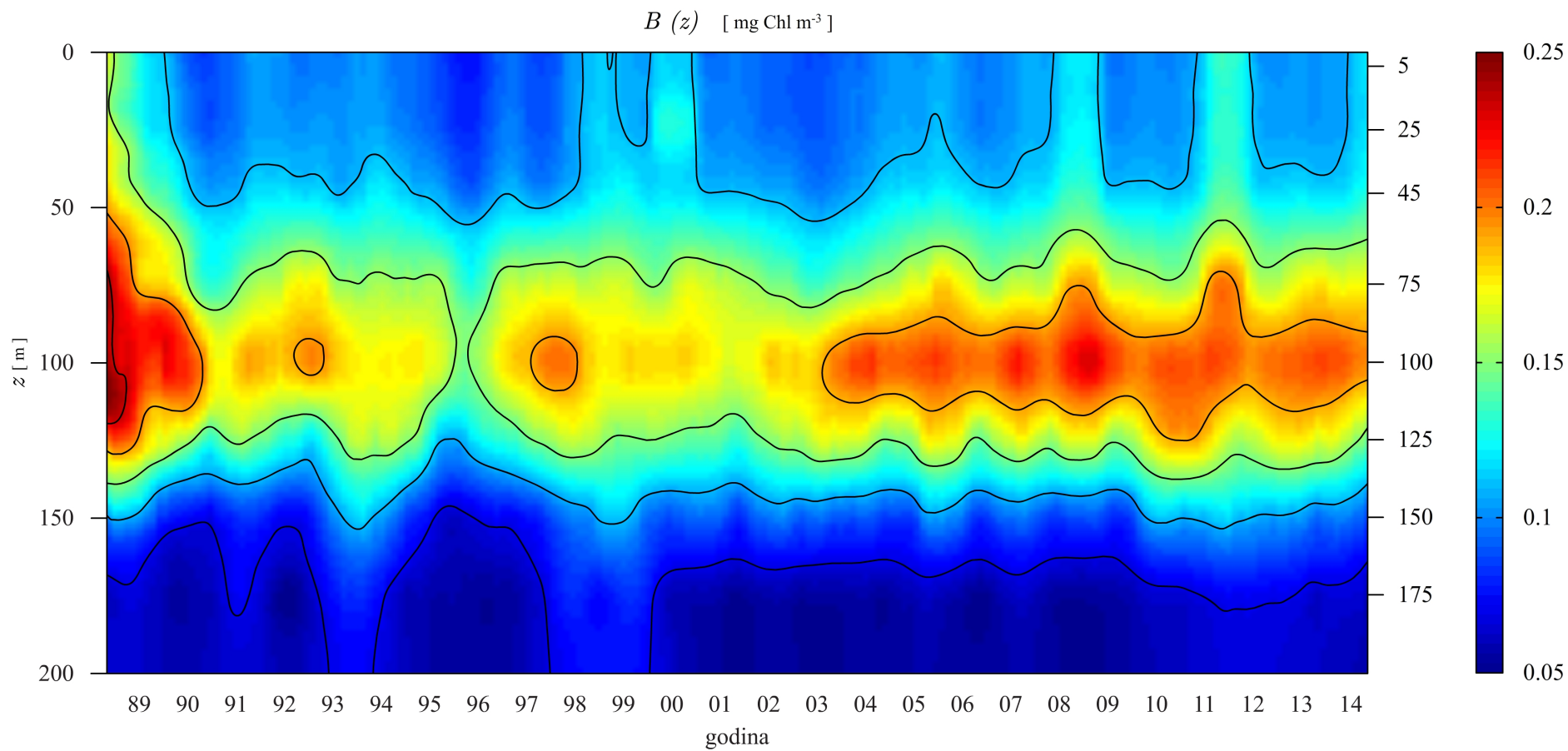
Od svih obavljenih mjerenja na postaji Aloha, podatci sa 194 krstarenja su prikladni za testiranje inverznog modela (slike 26 i 27). Na tim krstarenjima postoje mjerenja primarne proizvodnje, klorofila, površinske iradijance i optičkih svojstava morske vode, dok na ostalim manjkaju neki od potrebnih podataka. Dubine uzorkovanja primarne proizvodnje i klorofila su: 5, 25, 45, 75, 100, 125, 150 i 175 metara. Svi profili klorofila su uzorkovani na 8 dubina, 75 profila proizvodnje je uzorkovano na 8 dubina, a 119 profila na 6 dubina (bez mjerenja na 150 i 175 metara). Podatci nisu sezonski grupirani. Počevši od siječnja broj krstarenja po mjesecima je: 17, 18, 15, 15, 17, 15, 14, 14, 16, 21, 17, 15.

Na svakom krstarenju početak inkubacija je pred zoru, a kraj u suton. Dakle, interval inkubacije odgovara duljini dana za svako krstarenje. Dubina fotičke zone z_{eu} je izmjerena na 150 krstarenja. Za dubinu fotičke zone se uzima dubina pri kojoj iradijanca doseže 1% površinske vrijednosti. Iz te dubine se lako odredi koeficijent atenuacije kao $K = \ln 100/z_{eu}$. Prosječne koncentracije klorofila u fotičkoj zoni su relativno niske ($< 1 \text{ mg Chl m}^{-3}$), a jedini dio vodenog stupca gdje su koncentracije povišene je u području dubokog maksimuma klorofila. Fotička zona se tipično proteže ispod dubine dubokog maksimuma klorofila. Utjecaj dubokog maksimuma klorofila na koeficijent atenuacije je time implicitno uračunat. Pošto je fotička zona duboka, a koncentracija klorofila niska, opravdano je pretpostaviti vertikalno homogen vodeni stupac i izračunati koeficijent atenuacije iz poznavanja dubine na kojoj iradijanca doseže 1% površinske vrijednosti. Površinsko fotosintetski aktivno zračenje (PAR) je uzorkovano s intervalom od 10 minuta tijekom cijelog intervala inkubacije za svako krstarenje. Detalji o implementaciji se nalaze na hahana.soest.hawaii.edu/hot/protocols/chap19. Površinski PAR je dan u $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ i pretvorba u W m^{-2} je napravljena prema proceduri Morela i Smitha (Morel i Smith, 1974).

Prije primjene inverznog modela razmotreno je jesu li pretpostavke modela ispunjene. Uvjet vertikalne uniformnosti parametara je od posebne važnosti. Profili normalizirane proizvodnje su testirani prema uvjetu (127). Za 79 profila uvjet je narušen na prvoj vertikalnoj razini. Za pretpostaviti je da se to javlja zbog fotoinhibicije. Greška pri procjenjivanju parametara uzrokovana ovim je malena zbog toga što je efekt limitiran samo na prvu vertikalnu razinu. Za zanemarivo maleni broj profila uvjet (127) je narušen na većim dubinama.



Slika 26. Vremenski hod primarne proizvodnje na postaji Aloha. Lijevo je označena dubina, a desno dubine mjerenja. Godine mjerenja su navedene na dnu slike. Slika je preuzeta s dopuštanjem sa službene stranice HOT programa i javno je dostupna na hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot-dogs/ppcontour.



Slika 27. Vremenski hod koncentracije klorofila na postaji Aloha. Lijevo je označena dubina, a desno dubine mjerenja. Godine mjerenja su navedene na dnu slike. Slika je preuzeta s dopuštanjem sa službene stranice HOT programa i javno je dostupna na hahana.soest.hawaii.edu/hot/hot-dogs/ppcontour.

5.3 PRIMJENA ANALITIČKOG MODELA

Za odabrana krstarenja postoje mjerenja biomase $\tilde{B}(z_n)$, primarne proizvodnje $\tilde{P}_T(z_n)$, površinske iradijance \tilde{I}_{0j} i koeficijenta atenuacije \tilde{K} (određenog iz z_{eu}). Dani podatci omogućuju formiranje optimalne funkcije (111) za svako krstarenje i time procjenjivanje optimalnih vrijednosti fotosintetskih parametara. Mjerenje na pojedinom krstarenju se tretira kao zaseban eksperiment neovisan od mjerenja na drugim krstarenjima. Kao što je već navedeno, na raspolaganju su podatci sa 194 krstarenja. Za određivanje vrijednosti fotosintetskih parametara potrebno je formulirati optimalnu funkciju \mathcal{P}_A te naći njen minimum korištenjem Nelder-Mead metode. No, analitički model ima određene karakteristike koje zahtijevaju posebnu pažnju prije same primjene inverznog modela.

Prva karakteristika analitičkog modela je pitanje konvergencije rješenja (42). U primjeni se suma (43) mora skratiti. Ovdje je korišteno prvih 50 elemenata sume. Konvergencija rješenja može postati upitna kada vrijednost $I_*^m e^{-Kz}$ postane prevelika. Vrijednosti K i I_0^m su fiksirane tijekom optimizacije, ali se vrijednosti fotosintetskih parametara mijenjaju dok se ne nađe optimalna točka. U postupku optimizacije algoritam može doći u dio parametarskog prostora gdje $I_*^m e^{-Kz}$ može imati veliku vrijednost, te time uzrokovati divergenciju cijelog algoritma. Kako bi se to spriječilo koristi se sljedeće, ponešto proizvoljno ograničenje $P_m^B/\alpha^B > 1 \text{ Wm}^{-2}$. Također, pošto su parametri isključivo pozitivne veličine, optimizacija je napravljena u pozitivnom dijelu parametarskog prostora.

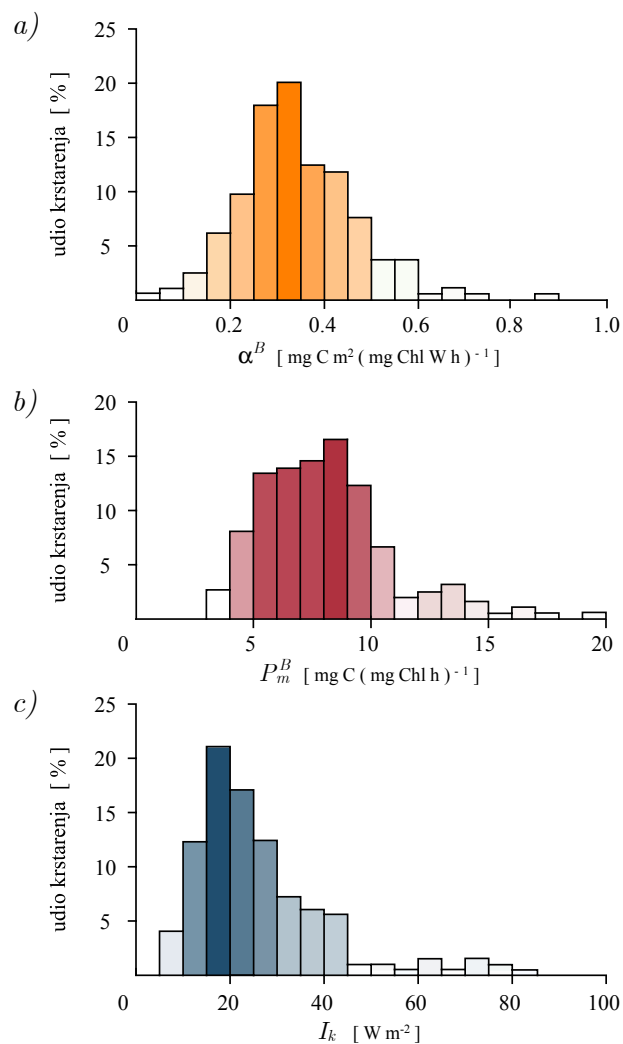
Druga karakteristika analitičkog modela je sinusoidalni hod površinske iradijance, što znači da pri primjeni rješenja (42) u inverznom modelu prvo treba iz mjerenja odrediti podnevnu iradijancu I_0^m . Kada je dnevni hod iradijance sinusoidalan ukupna dozračena energija je jednaka $I_T = I_0^m 2D/\pi$. Duljina dana D je jednostavno $D = J\Delta T$ jer je interval inkubacije jednak duljini dana. Iz mjerenja površinske iradijance lako se odredi I_T kao suma:

$$I_T = \sum_{j=1}^J I_{0j} \Delta T. \quad (145)$$

Uz poznavanje I_T i duljine dana D lako se odredi podnevna iradijanca kao:

$$I_0^m = \frac{\pi}{2J} \sum_{j=1}^J I_{0j}. \quad (146)$$

S izračunatim I_0^m formira se optimalna funkcija \mathcal{P}_A te se dalje traži njen minimum pomoću



Slika 28. Histogrami procijenjenih vrijednosti parametara pomoću analitičkog modela za podatke sa svih krstarenja. Raspodjela vrijednosti: a) početnog nagiba α^B , b) asimilacijskog broja P_m^B i c) fotoadaptacijskog parametra I_k . Apscisa odgovara vrijednosti parametara dok ordinata odgovara postotku krstarenja koji padaju u određeni interval parametarskih vrijednosti.

Nelder-Mead metode. Taj postupak se ponovi za svako krstarenje.

Histogrami procijenjenih vrijednosti parametara su dani na slici 28. Srednja vrijednost početnog nagiba je $0.33 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{ h}^{-1}$, a standardna devijacija $0.12 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{ h}^{-1}$. Srednja vrijednost asimilacijskog broja je $8.12 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$, a standardna devijacija $2.87 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Iz procijenjenih vrijednosti početnog nagiba i asimilacijskog broja za svako krstarenje određena je i vrijednost fotoadaptacijskog parametra, jednostavno kao omjer $I_k = P_m^B / \alpha^B$. Srednja vrijednost fotoadaptacijskog parametra je 29.00 W m^{-2} , a standardna devijacija 20.45 W m^{-2} .

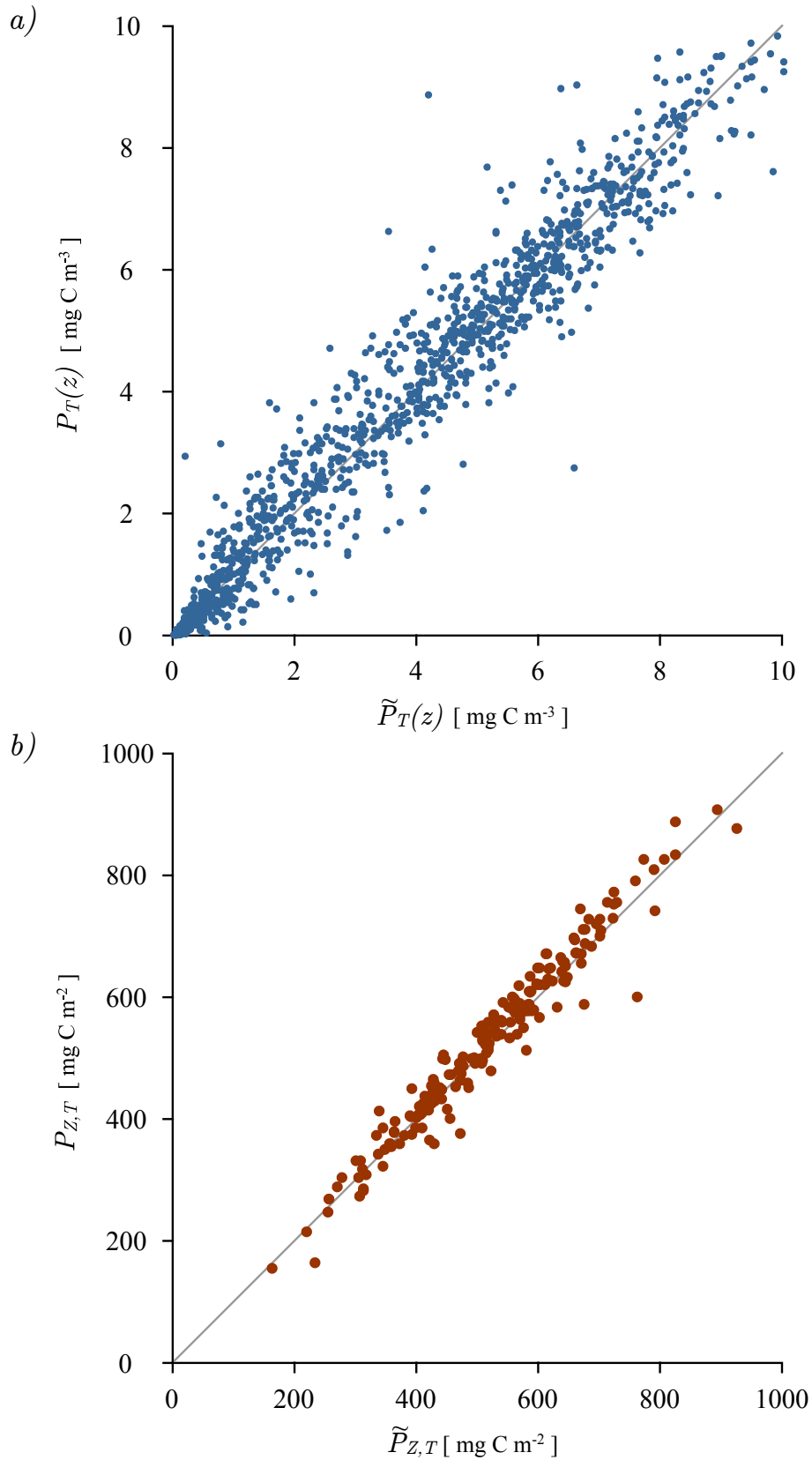
Uz poznavanje vrijednosti fotosintetskih parametara modelom se lako izračuna proizvodnja koja odgovara svakoj pojedinoj inkubaciji. Ukupno ima 1314 inkubacija. Modelirane vrijednosti proizvodnje se mogu usporediti s izmjerenima i time demonstrirati točnost modela. Koeficijent determinacije je prikladna mjera točnosti modela (Hayter, 2012) te je ovdje izračunat za dnevnu proizvodnju i za proizvodnju vodenog stupca. Koeficijent determinacije dnevne proizvodnje izražen u postotcima je 95.33%, a proizvodnje vodenog stupca 95.62%. Ove vrijednosti pokazuju da je samo 4.67% izmjerene varijance dnevne proizvodnje ostalo neobjašnjeno analitičkim modelom profila proizvodnje. Od varijance izmjerene proizvodnje vodenog stupca ostalo je neobjašnjeno tek 4.38%. Grafički prikaz odnosa izmjerene i modelirane proizvodnje je prikazan na slici 29. Primjeri optimalnih profila su dani na slici 30.

5.4 PRIMJENA MATRIČNOG MODELA

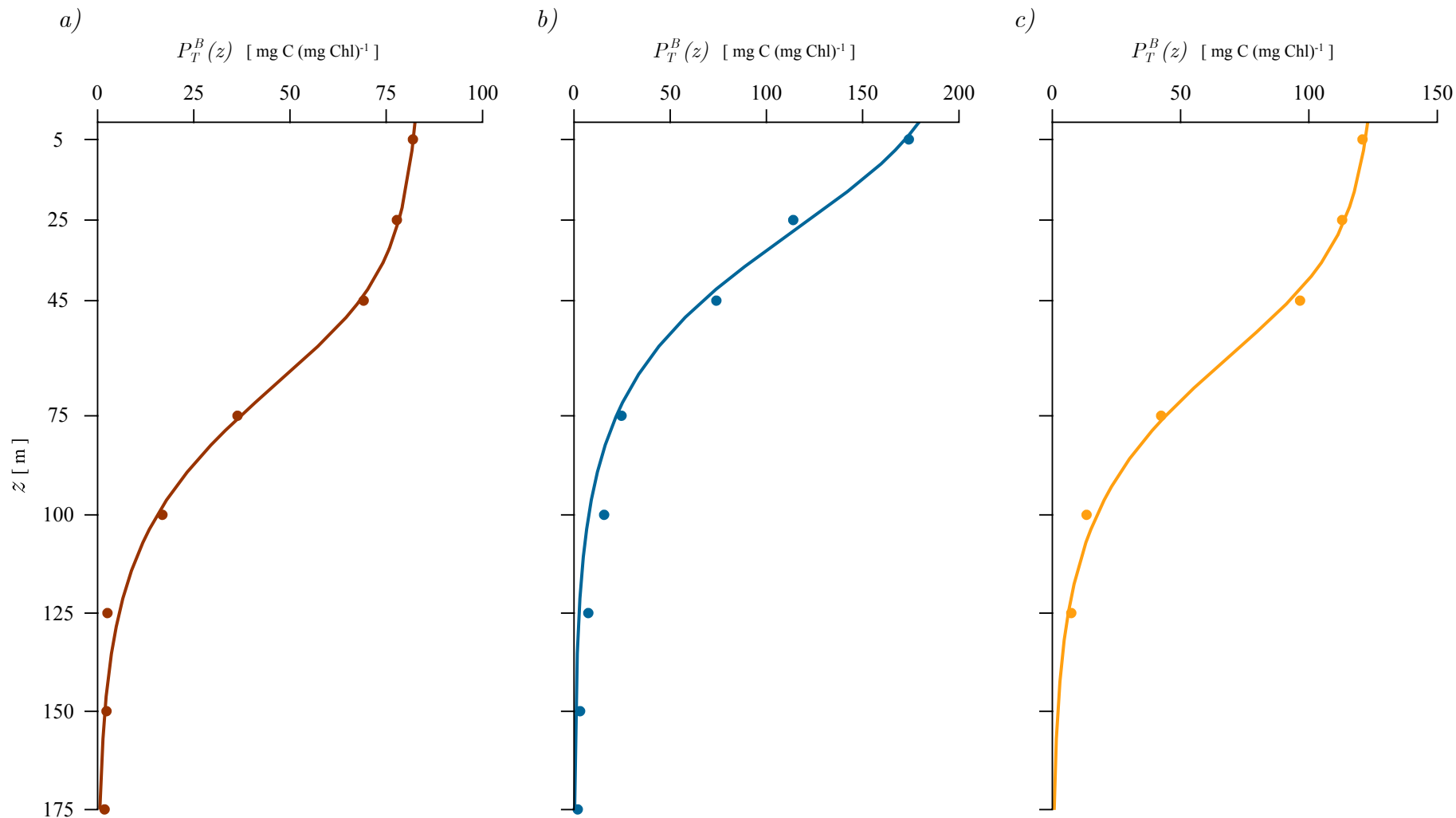
U usporedbi s analitičkim modelom, pitanje konvergencije matričnog modela se ne javlja. Svi izrazi matričnog modela su u suštini konačne sume konačnih veličina. U analitičkom modelu je trebalo beskonačnu sumu skratiti kako bi izbjegli divergenciju rješenja i pretjerano trošenje računalnih resursa, no to u ovom slučaju nije potrebno. Za razliku od analitičkog, u matričnom modelu se izravno koristi izmjerena površinska iradijanca. Za svako pojedino krstarenje iz \tilde{I}_{0j} , skupa s \tilde{K} , izračuna se matrica iradijanca \mathbf{I} . Za računanje matrice normalizirane proizvodnje \mathbf{P}^B koristi se jedna od funkcija svjetlosnog zasićenja prema izrazima (88, 89, 90). Matrica normalizirane proizvodnje svakog krstarenja:

$$\mathbf{P}^B = p^B[\mathbf{I} | \alpha^B, P_m^B] \quad (147)$$

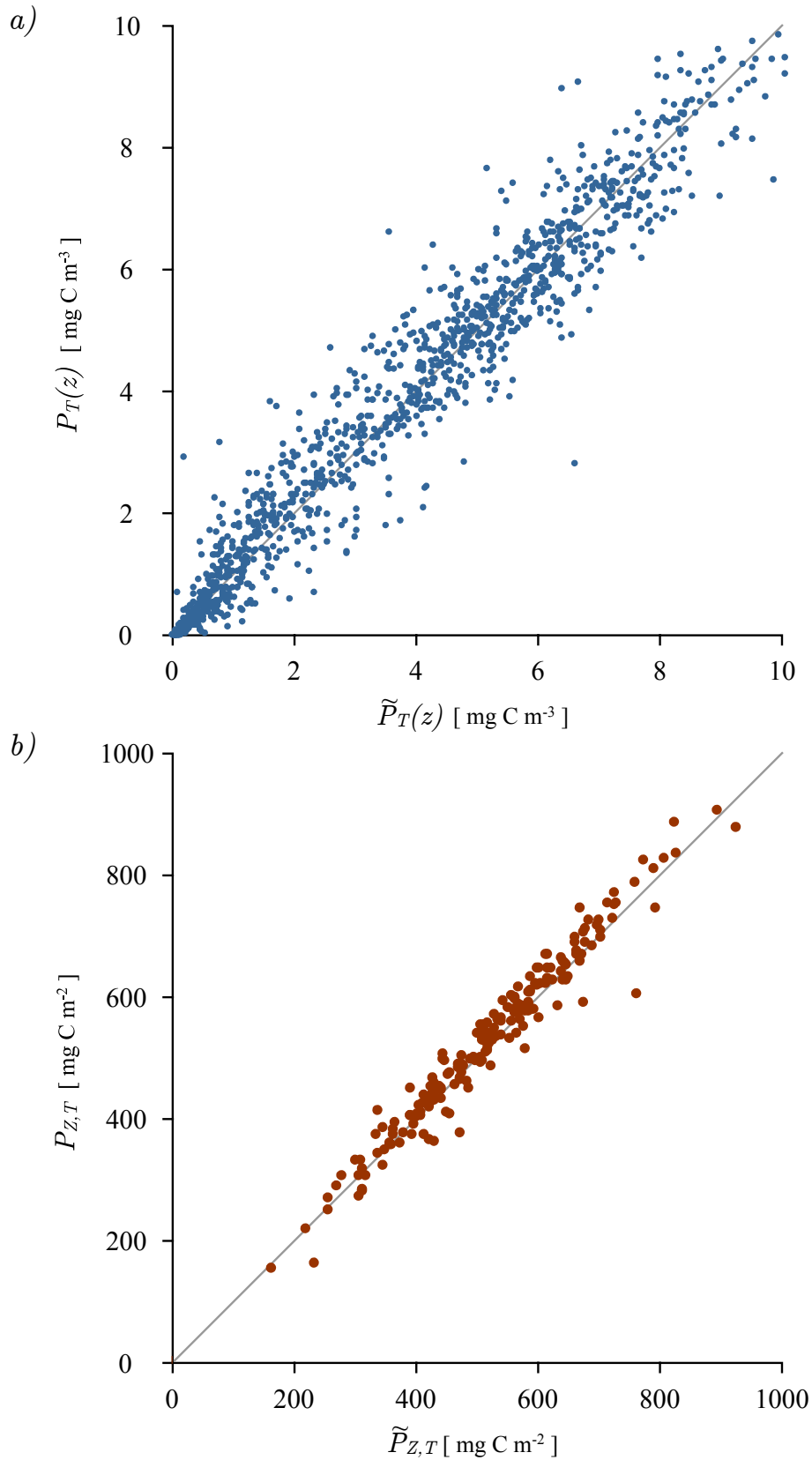
se računa svaki put kada optimizacijski algoritam zahtijeva vrijednost optimalne funkcije. Uz poznavanje matrice normalizirane proizvodnje formira se optimalna funkcija \mathcal{P}_M te se traži njen minimum pomoću Nelder-Mead metode. Taj postupak se ponavlja za svako krstarenje i za svaku funkciju svjetlosnog zasićenja odvojeno. U idućim paragrafima su prikazani rezultati dobiveni korištenjem Plattove (87), Smithove (85) i Jassbyjeve (86) funkcije svjetlosnog zasićenja. Grafički prikaz odnosa izmjerene i modelirane proizvodnje za Plattovu funkciju je prikazan na slici 31. Primjeri optimalnih profila za sve tri funkcije su dani na slici 32.



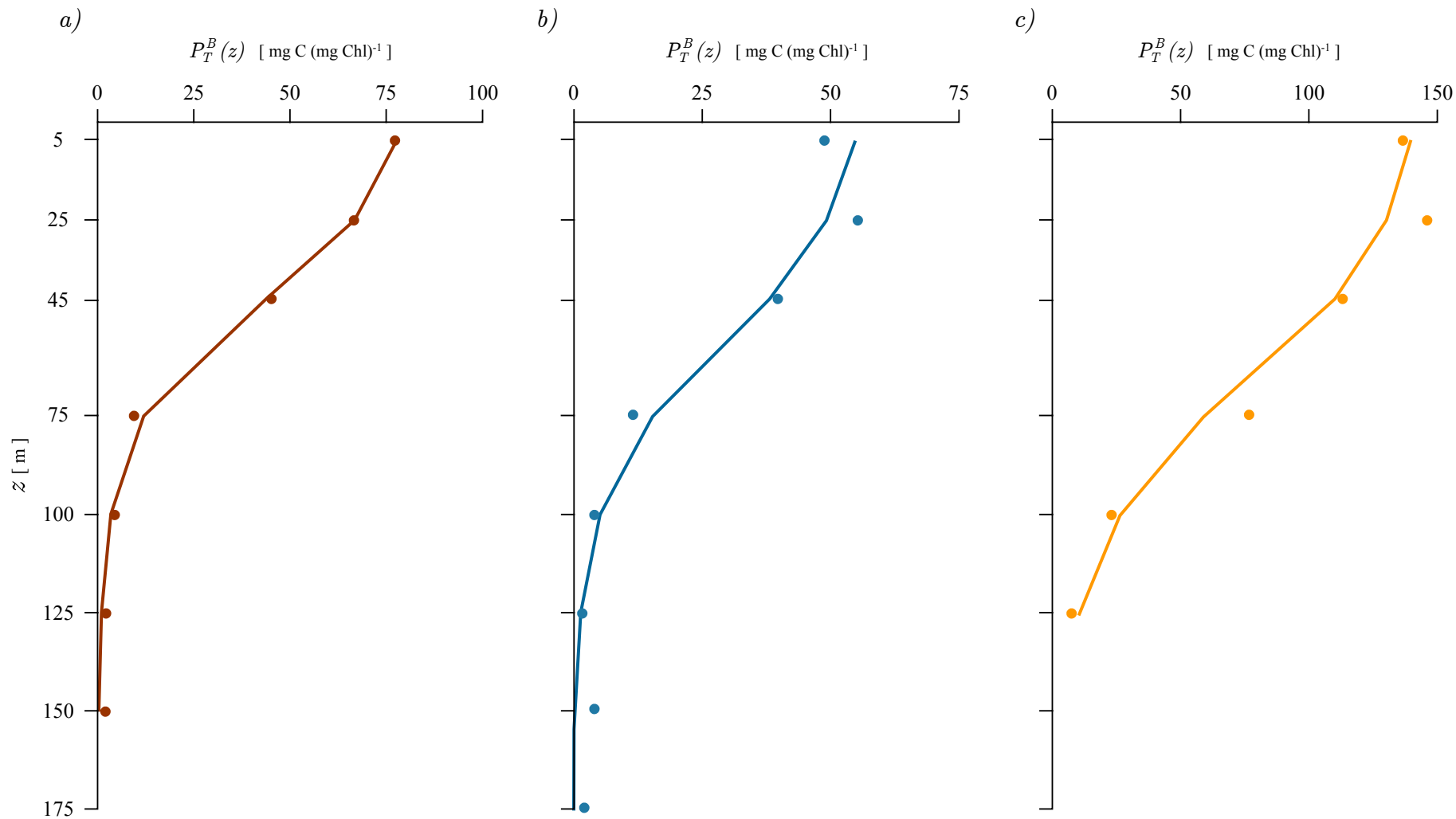
Slika 29. Odnos izmjerene i modelirane primarne proizvodnje za analitički model: a) graf izmjerene $\tilde{P}_T(z)$ i modelirane $P_T(z)$ dnevne proizvodnje i b) graf izmjerene $\tilde{P}_{Z,T}$ i modelirane $P_{Z,T}$ proizvodnje vodenog stupca.



Slika 30. Primjeri optimalnih profila prema analitičkom rješenju (42) (krivulje) i izmjerenih profila (točke) za krstarenja: a) 46, b) 64 i c) 171. Optimalne vrijednosti parametara su redom: a) $\alpha^B = 0.40$, $P_m^B = 7.04$, b) $\alpha^B = 0.21$, $P_m^B = 16.79$ i c) $\alpha^B = 0.44$, $P_m^B = 9.89$. α^B je izražen u $\text{mg C m}^2 (\text{mg Chl W h})^{-1}$, a P_m^B u $\text{mg C} (\text{mg Chl h})^{-1}$. Datumi mjerenja su: a) 15. travnja 1993., b) 30. srpnja 1995. i c) 17. srpnja 2005.



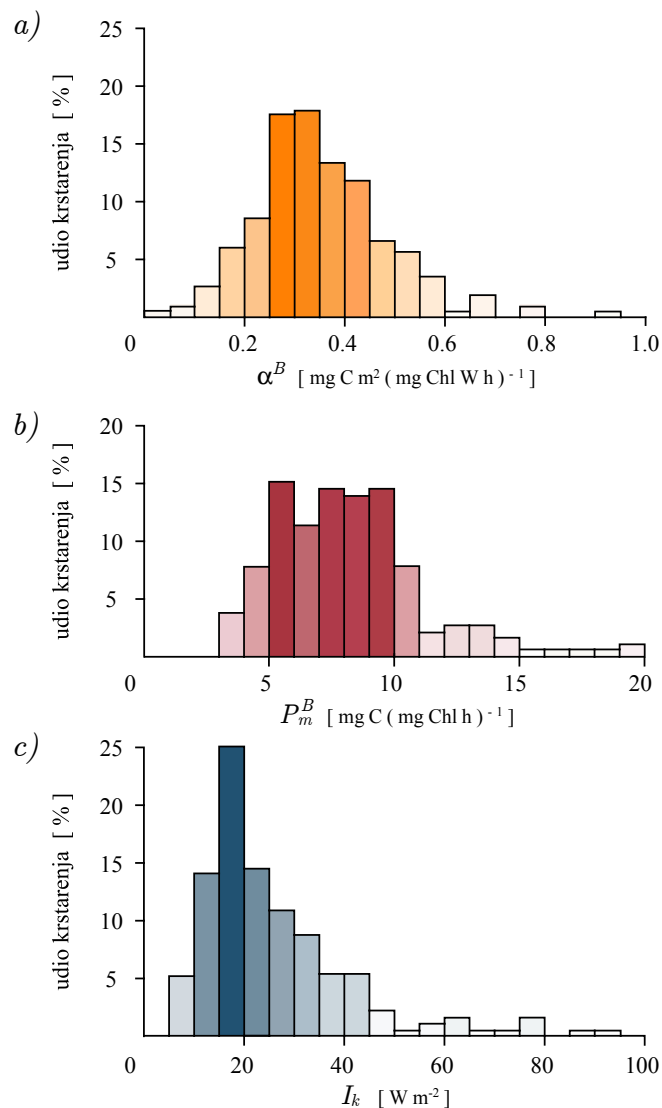
Slika 31. Odnos izmjerene i modelirane primarne proizvodnje za matrični model s Plattovom funkcijom svjetlosnog zasićenja: a) graf izmjerene $\tilde{P}_T(z)$ i modelirane $P_T(z)$ dnevne proizvodnje i b) graf izmjerene $\tilde{P}_{Z,T}$ i modelirane $P_{Z,T}$ proizvodnje vodenog stupca.



Slika 32. Primjeri optimalnih profila dobivenih matričnim modelom (pune linije) i izmjerenih profila (točke) za krstarenja: a) 110 (Jassbyjeva funkcija), b) 120 (Plattova funkcija) i c) 136 (Smithova funkcija). Optimalne vrijednosti parametara su redom: a) $\alpha^B = 0.41$, $P_m^B = 6.53$, b) $\alpha^B = 0.28$, $P_m^B = 5.77$ i c) $\alpha^B = 0.28$, $P_m^B = 5.77$. α^B je izražen u $\text{mg C m}^2 (\text{mg Chl Wh})^{-1}$, a P_m^B u $\text{mg C (mg Chl h)}^{-1}$. Datumi mjerenja su: a) 15. prosinca 1999., b) 30. studenoga 2000. i c) 13. ožujka 2013.

PLATTOVA FUNKCIJA

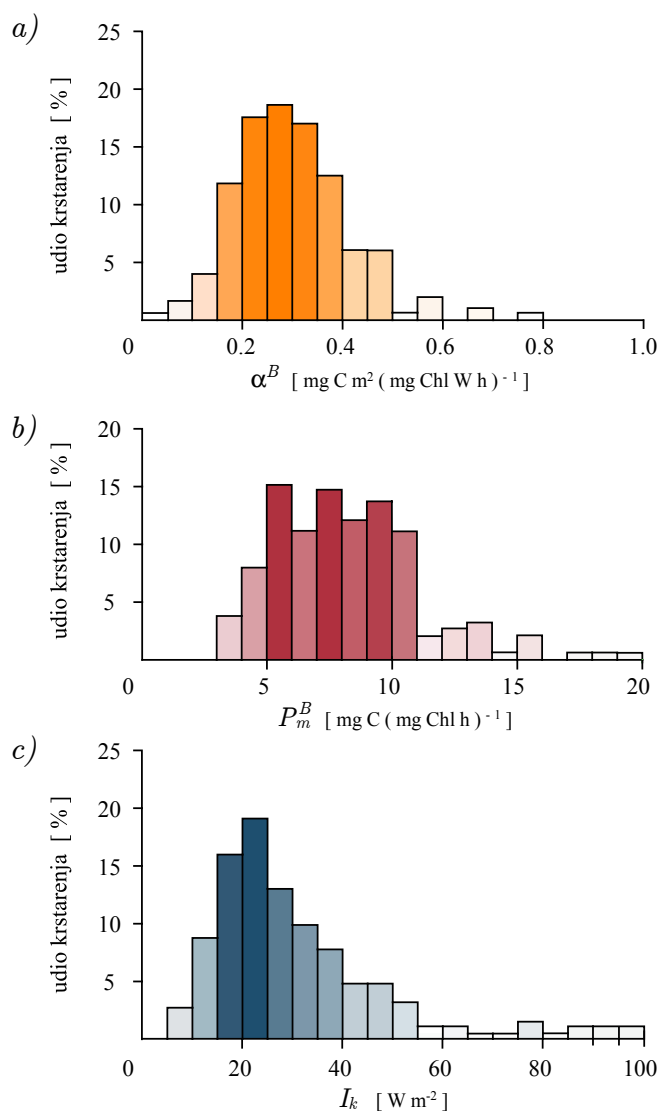
Histogrami procijenjenih vrijednosti parametara za Plattovu funkciju (6) su dani na slici 33. Srednja vrijednost početnog nagiba je $0.35 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{ h}^{-1}$, a standardna devijacija $0.13 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{ h}^{-1}$. Srednja vrijednost asimilacijskog broja je $8.16 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$, a standardna devijacija $2.99 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Srednja vrijednost fotoadaptacijskog parametra je 28.22 W m^{-2} , a standardna devijacija 20.61 W m^{-2} . Koeficijent determinacije dnevne proizvodnje izražen u postocima je 95.29%, a proizvodnje vodenog stupca 95.49%.



Slika 33. Histogrami procijenjenih vrijednosti parametara pomoću matričnog modela s Plattovom funkcijom svjetlosnog zasićenja. Raspodjela vrijednosti: a) početnog nagiba α^B , b) asimilacijskog broja P_m^B i c) fotoadaptacijskog parametra I_k . Apscisa odgovara vrijednosti parametara dok ordinata odgovara postotku krstarenja koja padaju u određeni interval parametarskih vrijednosti.

SMITHOVA FUNKCIJA

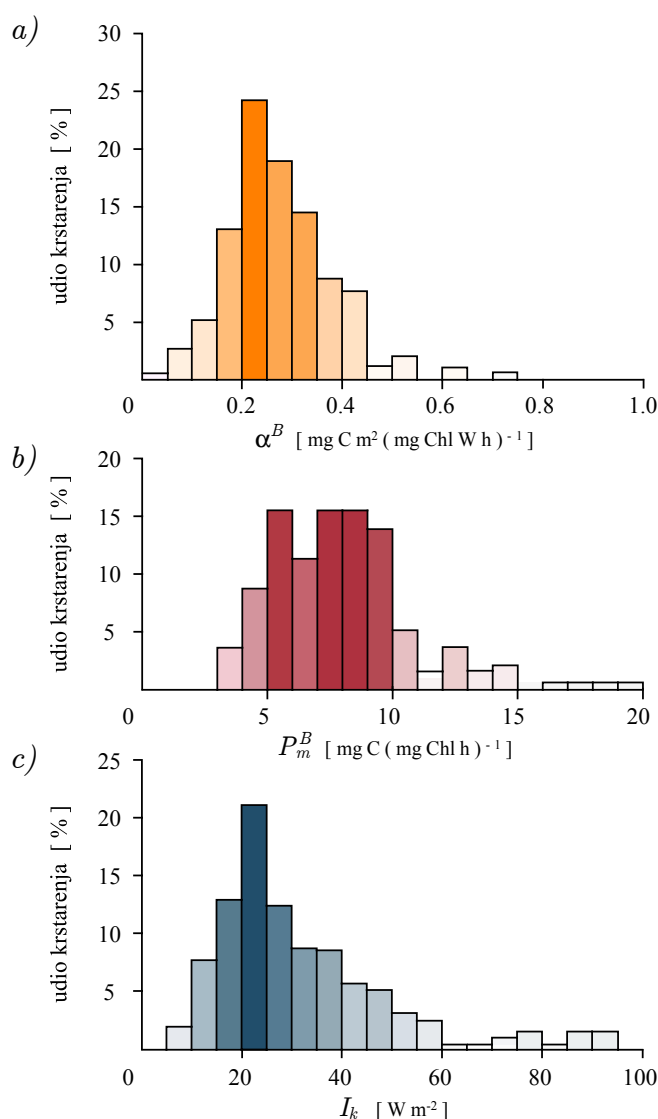
Histogrami procijenjenih vrijednosti parametara za Smithovu funkciju (85) su dani na slici 34. Srednja vrijednost početnog nagiba je $0.29 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{ h}^{-1}$, a standardna devijacija $0.11 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{ h}^{-1}$. Srednja vrijednost asimilacijskog broja je $8.25 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$, a standardna devijacija $3.04 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Srednja vrijednost fotoadaptacijskog parametra je 33.42 W m^{-2} , a standardna devijacija 23.62 W m^{-2} . Koeficijent determinacije dnevne proizvodnje izražen u postocima je 95.43% , a proizvodnje vodenog stupca 95.58% .



Slika 34. Histogrami procijenjenih vrijednosti parametara pomoću matričnog modela sa Smithovom funkcijom svjetlosnog zasićenja. Raspodjela vrijednosti: a) početnog nagiba α^B , b) asimilacijskog broja P_m^B i c) fotoadaptacijskog parametra I_k . Apscisa odgovara vrijednosti parametara dok ordinata odgovara postotku krstarenja koja padaju u određeni interval parametarskih vrijednosti.

JASSBYJEVA FUNKCIJA

Histogrami procijenjenih vrijednosti parametara za Jassbyjevu funkciju su dani na slici 35. Srednja vrijednost početnog nagiba je $0.27 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{ h}^{-1}$, a standardna devijacija $0.10 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{ h}^{-1}$. Srednja vrijednost asimilacijskog broja je $7.97 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$, a standardna devijacija $2.86 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Srednja vrijednost fotoadaptacijskog parametra je 34.73 W m^{-2} , a standardna devijacija 23.48 W m^{-2} . Koeficijent determinacije dnevne proizvodnje izražen u postocima je 95.86%, a proizvodnje vodenog stupca 95.09%.

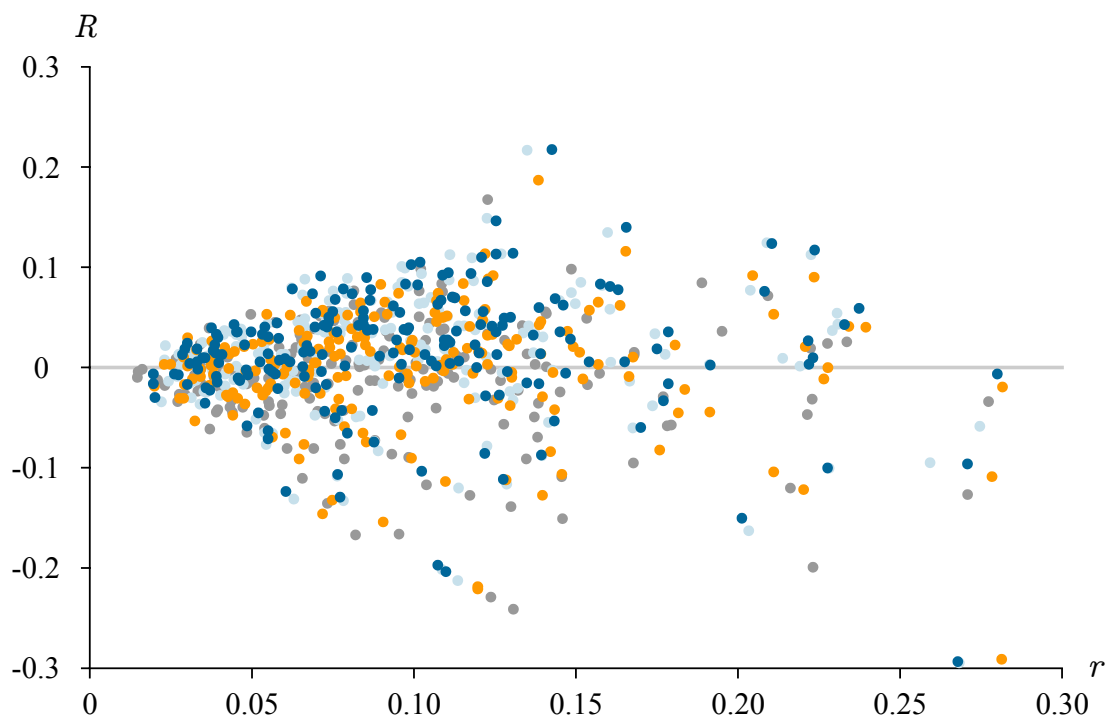


Slika 35. Histogrami procijenjenih vrijednosti parametara pomoću matričnog modela s Jassbyjevom funkcijom svjetlosnog zasićenja. Raspodjela vrijednosti: a) početnog nagiba α^B , b) asimilacijskog broja P_m^B i c) fotoadaptacijskog parametra I_k . Apscisa odgovara vrijednosti parametara dok ordinata odgovara postotku krstarenja koja padaju u određeni interval parametarskih vrijednosti.

5.5 PRECIZNOST INVERZNOG MODELA

Ovdje je napravljena usporedba modeliranih s izmjerenim profilima i modelirane s izmjerenom proizvodnjom vodenog stupca korištenjem procijenjenih vrijednosti fotosintetskih parametara. Prvo su za svako krstarenje izračunate relativne greške profila s optimalnim vrijednostima parametara (139). Taj postupak je napravljen za sve upotrijebljene funkcije svjetlosnog zasićenja. Plattova funkcija je korištena i u analitičkom i matričnom modelu te je odvojeno tretirano analitičko od numeričkog rješenja. Funkcija koja ima najmanju relativnu grešku profila modela za određeno krstarenje je proglašena najboljom za opisivanje profila normalizirane proizvodnje izmjerenog na tom krstarenju. Za 74 krstarenja Smithova funkcija korištena u matričnom modelu je najbolja, slijedi Plattova za 70 krstarenja, Jassbyjeva za 37 i konačno Plattova, ali sada u analitičkom modelu, za 13 krstarenja. Istovjetno prethodnom postupku izračunata je relativna greška proizvodnje vodenog stupca s optimalnim vrijednostima parametara za svako krstarenje (142). Za 82 krstarenja Jassbyjeva funkcija u matričnom modelu je najbolja, slijedi Plattova za 80 krstarenja, Plattova u analitičkom modelu za 4 i konačno Smithova, za jedno krstarenje. Prikaz odnosa relativnih grešaka je dan na slici 36.

Srednja vrijednost $r(\hat{X})$ iznosi 0.096, minimalna vrijednost 0.014, a maksimalna 0.289. Srednja vrijednost $R(\hat{X})$ iznosi 0.003, minimalna vrijednost -0.356, a maksimalna 0.217. Prema dobivenim rezultatima pokazano je kako sve korištene funkcije svjetlosnog zasićenja dobro opisuju profil normalizirane proizvodnje i proizvodnju vodenog stupca. Niske vrijednosti $R(\hat{X})$ pokazuju da ovaj jednostavni model može dati točne procjene proizvodnje vodenog stupca kada se pokrene s optimalnim vrijednostima parametara. Produkt relativne greške proizvodnje vodenog stupca u optimalnoj točki $R(\hat{X})$ i izmjerene proizvodnje vodenog stupca za određeno krstarenje $\tilde{P}_{Z,T}$ daje višak, odnosno manjak, asimiliranog ugljika kroz cijeli vodeni stupac predviđen od strane modela. Relativna greška profila dnevne normalizirane proizvodnje nema tako jednostavnu interpretaciju. Može se „vizualizirati” kao relativno odstupanje profila modela od izmjerenog profila normalizirane proizvodnje. Rasap točaka na slici 36 ukazuje na nepostojanje jednostavnog odnosa između $R(X)$ i $r(X)$. Za većinu krstarenja model daje nisku vrijednost za obje greške, ali postoje i krstarenja za koja se to ne događa, što implicira da model može dati dobru procjenu proizvodnje vodenog stupca $P_{Z,T}$ bez obzira na grešku profila proizvodnje \mathcal{P} , a to se događa jer je uvjet (127) narušen na prvoj vertikalnoj razini. Prva vertikalna razina se može



Slika 36. Odnos $R(\hat{X})$ i $r(\hat{X})$ za sva krstarenja i za sve korištene funkcije svjetlosnog zasićenja: Plattova funkcija (analitički model, svijetlo plave točke), Plattova funkcija (matrični model, tamno plave točke), Jassbyjeva funkcija (matrični model, sive točke) i Smithova funkcija (matrični model, narančaste točke). Točke poviše sive horizontalne linije odgovaraju krstarenjima za koja model precijenjuje vrijednost proizvodnje vodenog stupca $\tilde{P}_{Z,T}$. Za točke ispod, model podcijenjuje vrijednost $\tilde{P}_{Z,T}$.

zanemariti i greška izračunati na temelju informacija s ostalih vertikalnih razina. Ovaj izračun je napravljen te su za neka krstarenja dobivene nerealno visoke vrijednosti I_k , dok su distribucije α^B i P_m^B neznatno izmijenjene. Maksimalne vrijednosti relativnih grešaka u tom slučaju su smanjene, ali na štetu nerealno visokih vrijednosti fotoadaptacijskog parametra. Visoke vrijednosti I_k su dobivene jer mjerenja proizvodnje na prvoj vertikalnoj razini pomažu pri ograničavanju vrijednosti P_m^B . Povećanje P_m^B uzrokuje proporcionalno povećanje I_k . Značajan dio informacija o P_m^B se gubi bez uzimanja u obzir prve vertikalne razine.

Razlike među funkcijama svjetlosnog zasićenja su sistematske, ali te razlike se nisu prenijele na relativne greške, što se očituje raspršenjem točaka na slici 36. Razlike koje se javljaju u relativnim greškama uzrokovane korištenjem različitih funkcija svjetlosnog zasićenja su slučajne. Inverzni model prilagođava vrijednosti fotosintetskih parametara te zbog sistematskih razlika u funkcijama svjetlosnog zasićenja dobivene vrijednosti fotosintetskih parametara mogu biti različite, no to nema presudni utjecaj na relativne greške modela.

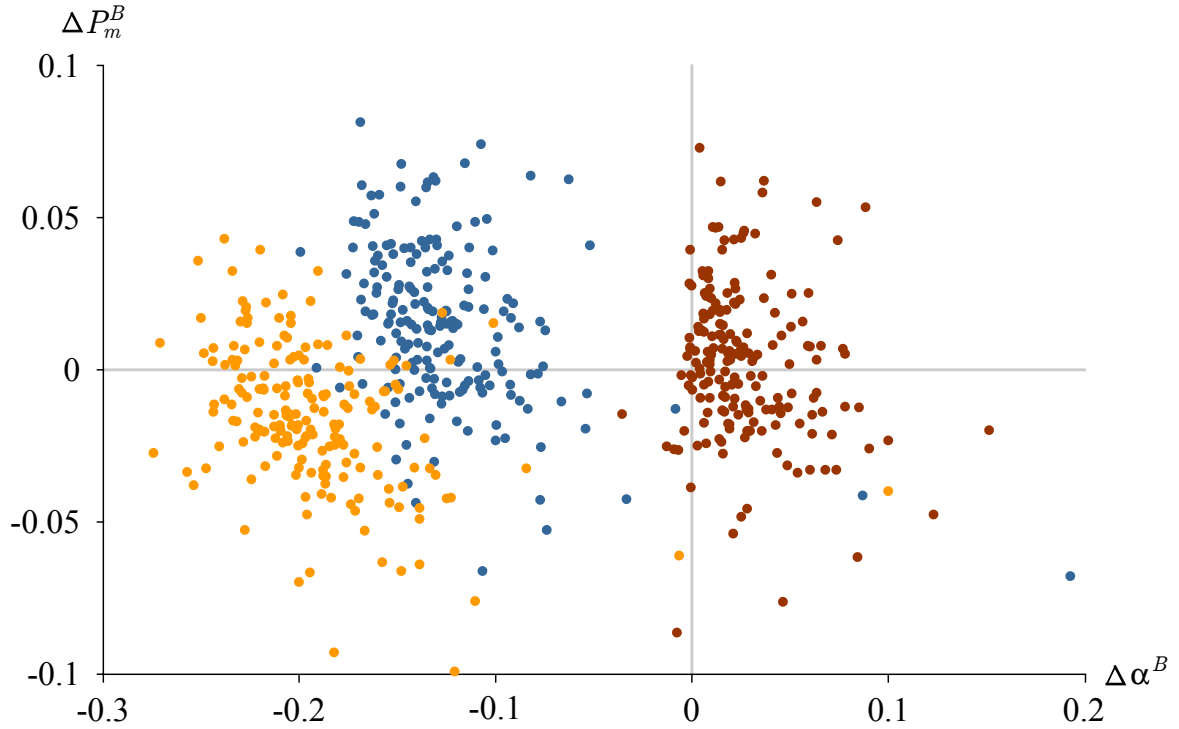
5.6 PRECIZNOST PROCIJENJENIH PARAMETARA

U inverznom modelu vrijednosti fotosintetskih parametara su određene izmjerenim profilom proizvodnje, ali u određenoj mjeri i funkcijom svjetlosnog zasićenja. Premda sve funkcije svjetlosnog zasićenja parametriziraju isti biološki proces (fotosintezu), one se matematički razlikuju. Utjecaj matematičke formulacije ovisnosti proizvodnje o iradijanci na vrijednosti fotosintetskih parametara bi trebao biti minimalan. Jednostavno rečeno, funkcije svjetlosnog zasićenja bi trebale imati istu vrijednost za iste vrijednosti fotosintetskih parametara. Pošto se funkcije razlikuju matematički, to nije moguće. Na primjer, Plattova funkcija u rasponu normalizirane iradijance $I/I_k < 3$ daje manju normaliziranu proizvodnju od Smithove ili Jassbyjeve funkcije (slika 10). Sa Smithovom funkcijom se siječe (oko $I/I_k \approx 3$), dok se s Jassbyjevom ne siječe uopće (slika 10). Kako bi se dobile iste vrijednosti proizvodnje kao pomoću druge dvije funkcije potrebno je povećati vrijednosti fotosintetskih parametara Plattove funkcije ili smanjiti vrijednosti parametara Smithove ili Jassbyjeve funkcije.

Dakle, funkcije svjetlosnog zasićenja se međusobno razlikuju i kada imaju iste vrijednosti α^B i P_m^B te je stoga za očekivati određeno odstupanje među vrijednostima optimalnih fotosintetskih parametara procijenjenih inverznim modelom s različitim funkcijama svjetlosnog zasićenja. Pošto su se sve korištene funkcije pokazale dobre za modeliranje primarne proizvodnje (slika 36) razlike u procijenjenim vrijednostima parametara se mogu tumačiti kao preciznost određivanja samih vrijednosti parametara.

Kako bi se pokazala preciznost određivanja fotosintetskih parametara jednostavno se izračunaju relativni omjeri optimalnih parametara (143) i (144). S tim ciljem, prvo se odabere referentna funkcija svjetlosnog zasićenja, kao ona s kojom se uspoređuju ostale funkcije. Ovdje je za to odabrana Plattova funkcija iz analitičkog modela, te su procijenjeni parametri iz Plattove, Smithove i Jassbyjeve funkcije (matrični model) uspoređeni s procijenjenim parametrima Plattove funkcije iz analitičkog modela (42). Fotosintetski parametri Plattove funkcije iz analitičkog modela (slika 28) su uzeti kao α_i^B i $(P_m^B)_i$ u izrazima (143) i (144), dok su parametri Plattove (slika 33), Smithove (slika 34) i Jassbyjeve (slika 35) funkcije iz matričnog modela uzeti kao α_j^B i $(P_m^B)_j$ u izrazima (143) i (144). Rezultati su prikazani na slici 37.

Optimalne vrijednosti asimilacijskog broja analitičkog rješenja i ostalih funkcija iz matričnog modela razlikuju se manje od 10% za sve funkcije. Većina relativnih grešaka



Slika 37. Relativni omjeri vrijednosti fotosintetskih parametara (143, 144) procijenjenih korištenjem Plattove funkcije iz analitičkog modela s vrijednostima parametara procijenjenih pomoću matričnog modela korištenjem: Plattove funkcije (matrični model, crvene točke), Jassbyjeve funkcije (matrični model, narančaste točke) i Smithove funkcije (matrični model, plave točke).

optimalnih parametara leži ispod 5% (slika 37). Dobiveni rezultati pokazuju da se asimilacijski broj može odrediti s točnošću do oko 10%. Situacija nije tako jednostavna u slučaju početnog nagiba (slika 37). Odstupanje početnog nagiba Plattove funkcije iz analitičkog rješenja od onog iz matričnog je manje od 10% za sve osim dva slučaja. Analitički model nema izmjerenu vremenski razlučenu površinsku iradijancu, već idealizirani dnevni hod iradijance dan s (22). Ovaj rezultat pokazuje da je zadavanje iradijance kao sinusoide s amplitudom danom sa (146) opravdano ako se želi procijeniti početni nagib iz profila proizvodnje. Kod svih izmjerenih profila određivanje α^B i P_m^B matričnim modelom s Plattovom funkcijom ili analitičkim rješenjem (42) daje istovjetne rezultate. Početni nagib procijenjen Jassbyjevom i Smithovom funkcijom se razlikuje od početnog nagiba procijenjenog analitičkim rješenjem. Prosječan relativni omjer procijenjenih početnih nagiba iz Jassbyjeve i Plattove funkcije iznosi 0.193, sa standardnom devijacijom 0.371, dok za Smithovu i Plattovu funkciju iznosi 0.131, sa standardnom devijacijom od 0.031. Dobiveni rezultati pokazuju da se inverznim modelom asimilacijski broj može procijeniti s većom preciznošću od početnog nagiba.

5.7 STRUKTURA ANALITIČKOG MODELA

Rješenja analitičkog modela su funkcije koje su izvedene na temelju osnovnih pretpostavki modela. Ako su pretpostavke ispunjene, rješenja su prikladna za opis mjerenja primarne proizvodnje. To je osnovna pretpostavka inverznog modela. Već je pokazano kako su ključne pretpostavke ispunjene i relativne greške malene. Uzimajući to u obzir, može se smatrati da je analitički model prikladan za modeliranje primarne proizvodnje. Pošto su vrijednosti parametara procijenjene za svako krstarenje, svi parametri modela su poznati. Posljedično, može se jednostavno izračunati normalizirana proizvodnja na svakoj dubini i usporediti s izmjerenim vrijednostima. Time se može provjeriti struktura analitičkog modela i odrediti koliko dobro rješenja opisuju mjerenja.

Za usporedbu svih rezultata modela s različitim krstarenja izraz (40) se piše na sljedeći način:

$$P_T^B(z) / (P_m^B D) = f_z(I_*^m e^{-Kz}). \quad (148)$$

Lijeva strana izraza daje omjer dnevne normalizirane proizvodnje i maksimalne moguće dnevne normalizirane proizvodnje $P_m^B D$ koja je prema ovom izrazu jednaka $f_z(I_*^m e^{-Kz})$. Argument $I_*^m e^{-Kz}$ se može tretirati kao nezavisna varijabla X , a $P_T^B(z)/P_m^B D$ kao zavisna varijabla Y i može se pisati:

$$Y = f_z(X). \quad (149)$$

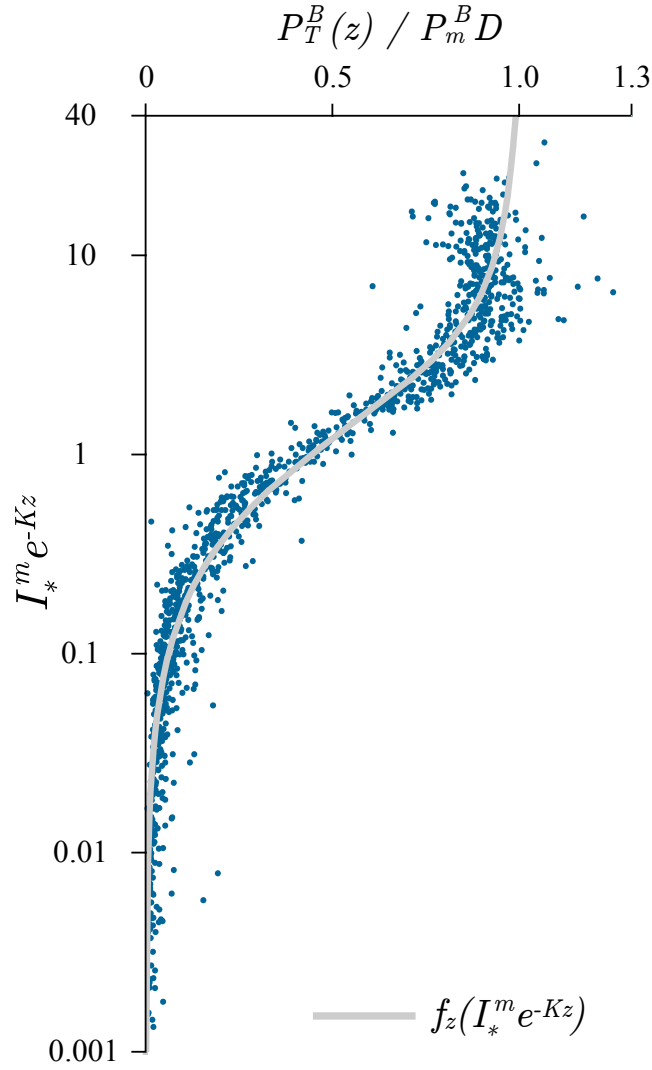
Vrijednosti X i Y se mogu izračunati iz izmjerenih i procijenjenih vrijednosti parametara. Varijabla Y s lijeve strane je jednaka:

$$Y = \tilde{P}_T(z_n) / (\tilde{B}(z_n) \hat{P}_m^B \tilde{D}), \quad (150)$$

a varijabla X sa desne strane je jedanka:

$$X = \tilde{I}_0^m e^{-\tilde{K}z_n} / \hat{I}_k. \quad (151)$$

Za svaku dubinu svakog krstarenja par X i Y je izračunat i rješenja su prikazana na slici 38. Sa slike se vidi da točke prate analitičko rješenje za normalizirani profil proizvodnje. Potrebno je naglasiti da $I_*^m e^{-Kz}$ na slici opisuje pet redova veličine.



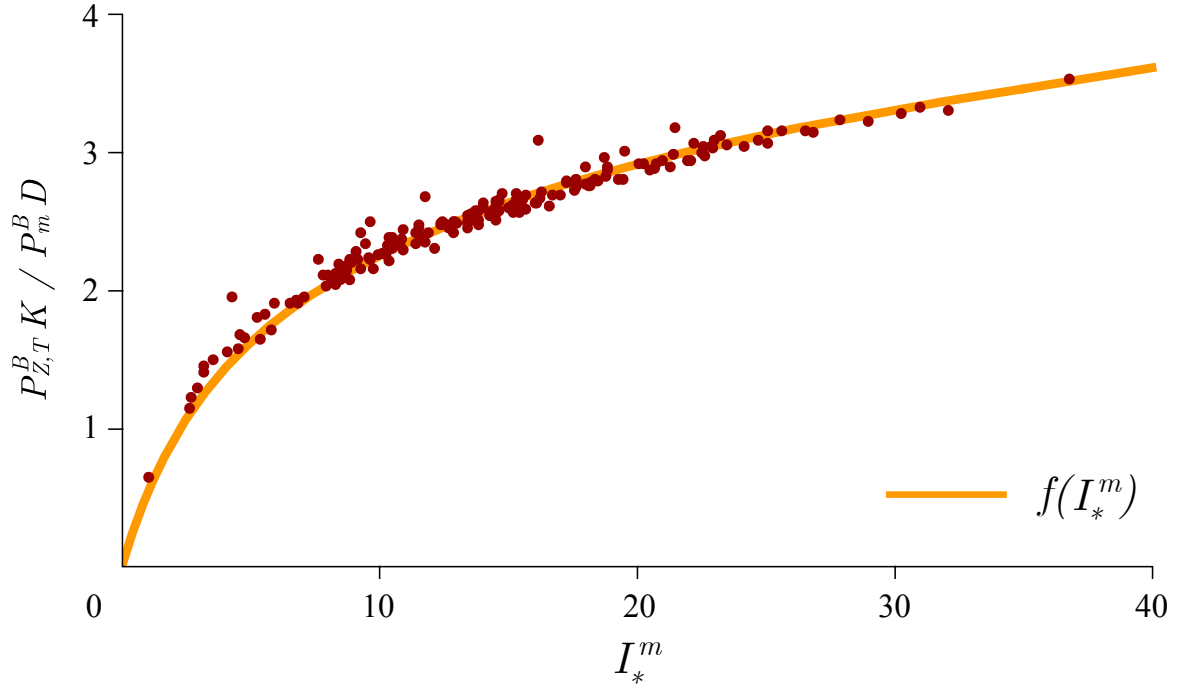
Slika 38. Usporedba modelirane i izmjerene primarne proizvodnje. Siva krivulja je funkcija $f_z(I_*^m e^{-Kz})$. Točke su dobivene kao kombinacija podataka i procijenjenih vrijednosti parametara. Apscisa odgovara omjeru dnevne normalizirane proizvodnje $P_T^B(z)$ i maksimalne moguće dnevne normalizirane proizvodnje $P_m^B D$. Ordinata odgovara bezdimenzionalnoj skaliranoj iradijanci $I_*^m e^{-Kz}$.

Na sličan način rješenje za normaliziranu proizvodnju vodenog stupca se može usporediti s podacima. Prema izrazu (30) rješenje za normaliziranu proizvodnju vodenog stupca se može zapisati kao:

$$P_{Z,T}^B K / (P_m^B D) = f(I_*^m). \quad (152)$$

Sada se I_*^m može tretirati kao nezavisna varijabla X , a omjer $P_{Z,T}^B K / P_m^B D$ kao zavisna varijabla Y i može se pisati:

$$Y = f(X). \quad (153)$$



Slika 39. Usporedba modelirane i izmjerene normalizirane dnevne proizvodnje vodenog stupca. Narančasta krivulja je funkcija $f(I_*^m)$. Točke su dobivene kao kombinacija podataka i procijenjenih vrijednosti parametara. Apscisa odgovara skaliranoj podnevnoj iradijanci I_*^m , a ordianta daje omjer normalizirane proizvodnje vodenog stupca i $P_m^B D/K$.

Vrijednosti X i Y se mogu izračunati iz izmjerenih i procijenjenih vrijednosti parametara. Na lijevoj strani izraza Y je dan sa:

$$Y = \tilde{P}_{Z,T}^B \tilde{K} / (\hat{P}_m^B \tilde{D}), \quad (154)$$

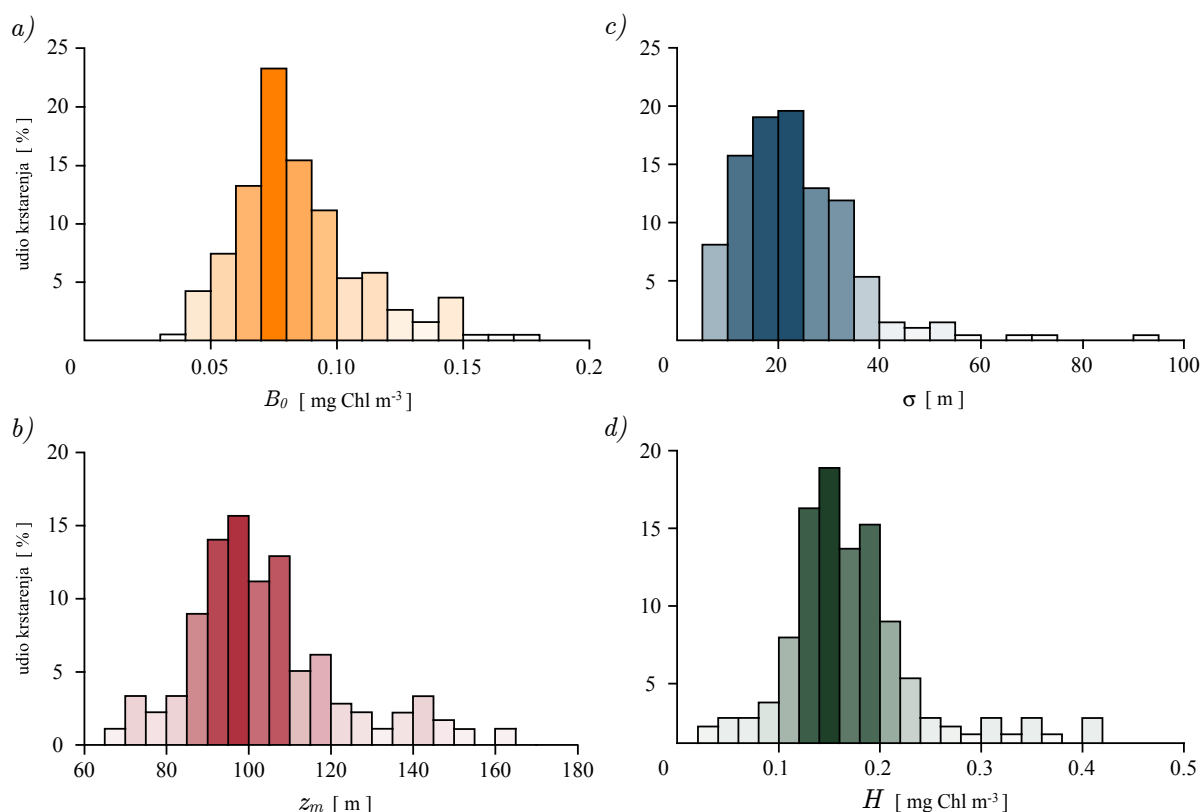
dok je na desnoj strani X dan sa:

$$X = \tilde{I}_0^m / \hat{I}_k. \quad (155)$$

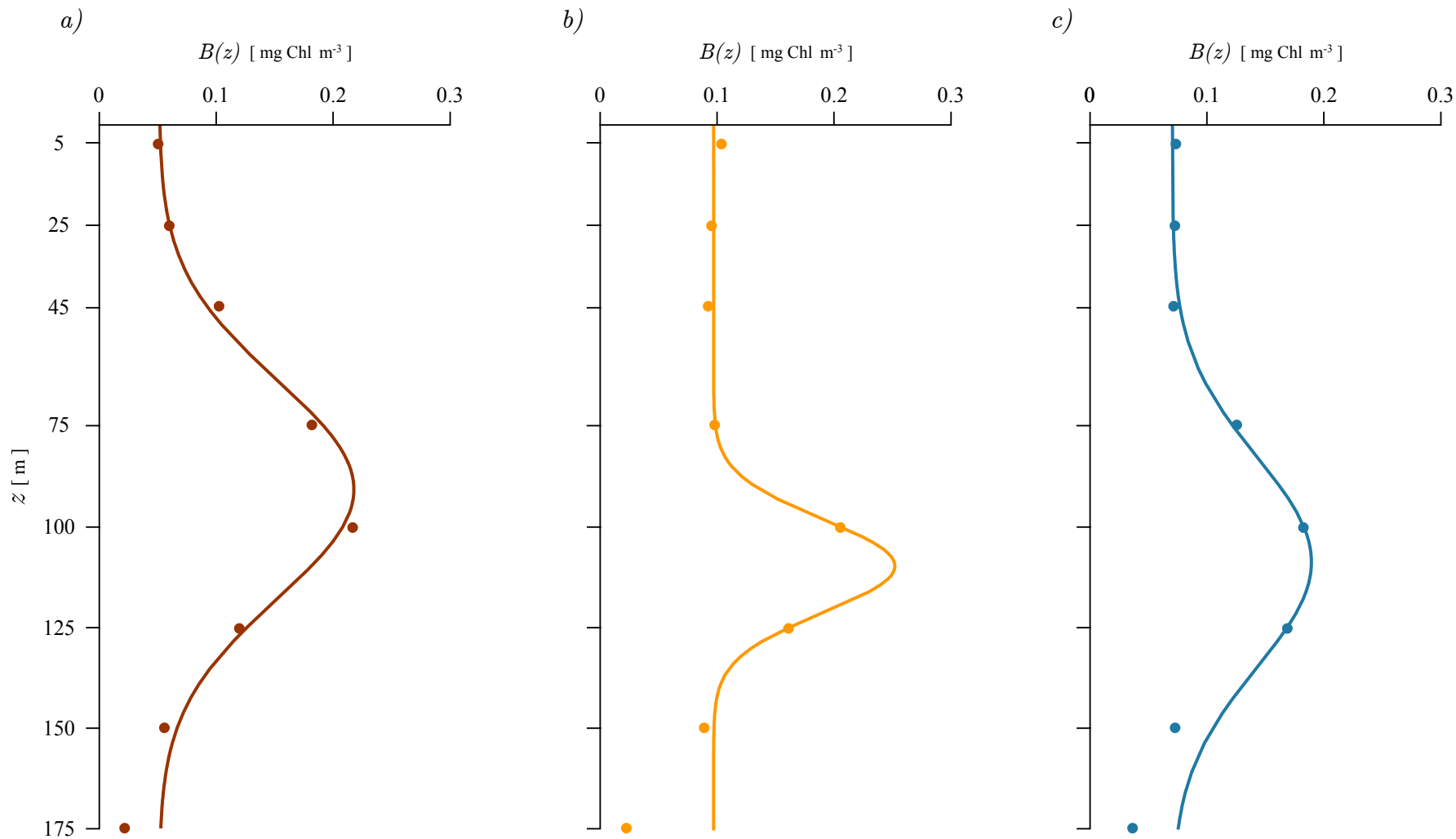
Izmjerena normalizirana proizvodnja je izračunata kao $\tilde{P}_{Z,T}^B = \zeta \tilde{\mathbf{p}}_T^B$. Za svako krstarenje par X i Y je izračunat i rezultati su prikazani na slici 39. Sa slike se vidi kako točke dobro prate analitičko rješenje. Većina točaka leži blizu teoretskoj krivulji, čak i kod visokih i niskih vrijednosti I_*^m .

5.8 RAČUNANJE PROIZVODNJE S GAUSSOVIM PROFILOM BIOMASE

Rješenje za proizvodnju vodenog stupca s Gausovim profilom biomase (69) se može primijeniti pri računanju primarne proizvodnje na postaji Aloha. Preduvjet primjene rješenja je poznavanje vrijednosti svih parametara koji se javljaju u rješenju (69), a to su: $\hat{\alpha}^B$, \hat{P}_m^B , \tilde{I}_0^m , \tilde{K} i \tilde{D} . Potrebno je još odrediti parametre Gaussove funkcije za pojedino krstarenje. Parametri Gaussove funkcije za profil biomase s pojedinog krstarenja se mogu odrediti prilagođavanjem Gaussove funkcije na izmjereni profil biomase $\tilde{B}(z_n)$ s tog krstarenja. Analogno određivanju vrijednosti fotosintetskih parametara, za svako krstarenje određene su vrijednosti parametara Gaussove funkcije s kojima ta funkcija najbolje opisuje izmjereni profil biomase. Histogrami optimalnih vrijednosti parametara Gaussove funkcije su prikazani na slici 40. Primjeri prilagodbe Gaussove funkcije na izmjerene profile biomase su prikazani na slici 41.

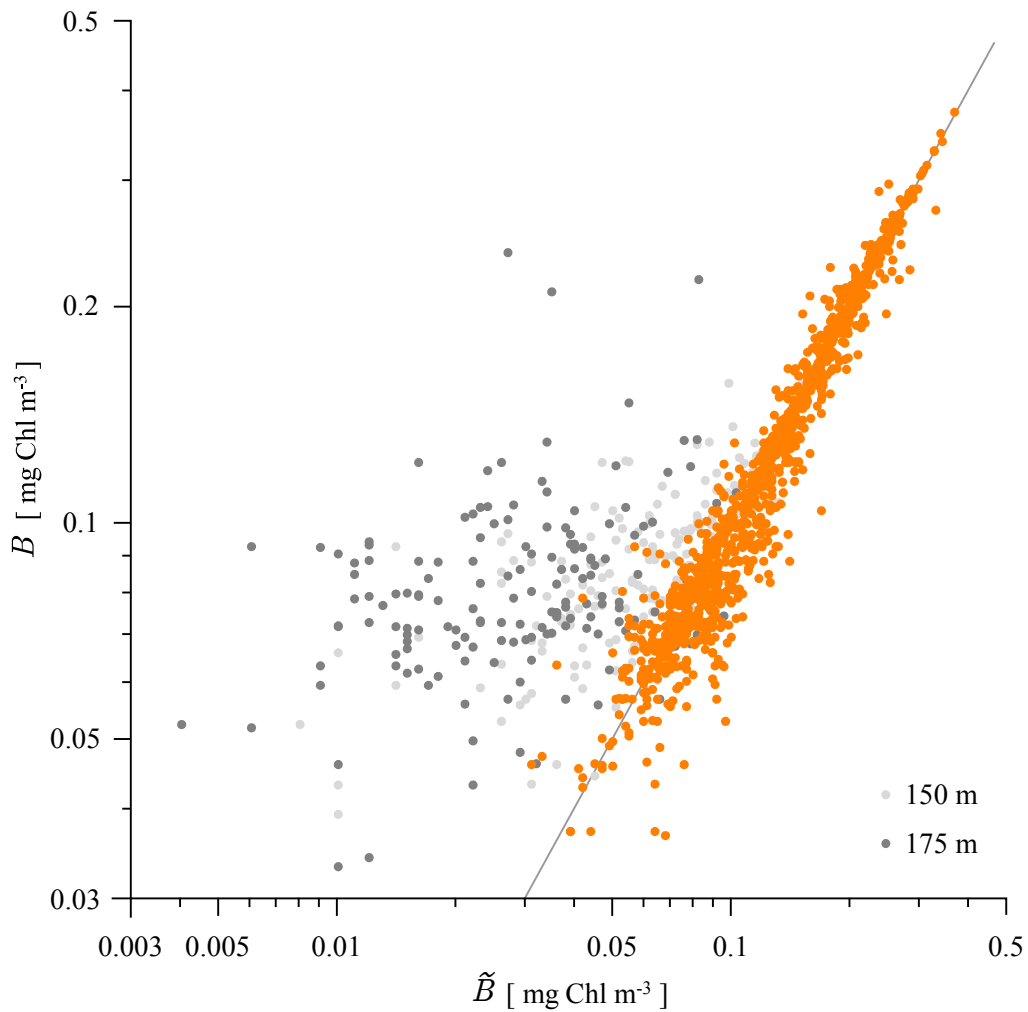


Slika 40. Histogrami optimalnih vrijednosti parametara Gaussove funkcije. Raspodjela vrijednosti: a) pozadinske biomase B_0 , b) dubine maksimuma z_m , c) širine maksimuma σ i d) maksimuma biomase H . Apscisa odgovara vrijednosti parametara dok ordinata odgovara postotku krstarenja koji padaju u određeni interval parametarskih vrijednosti.



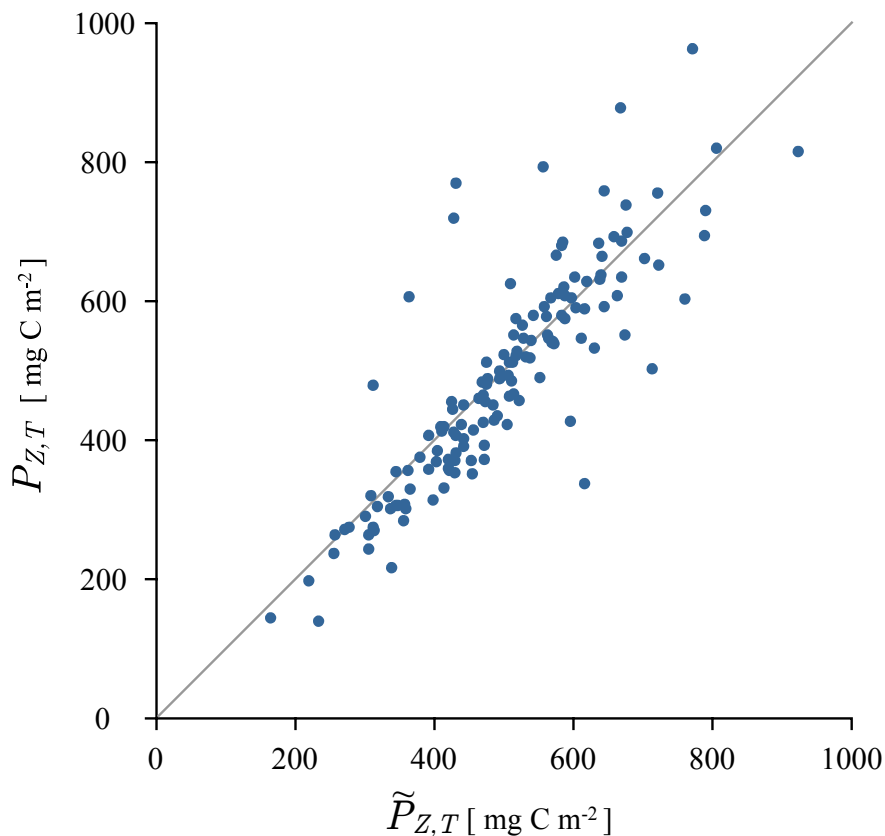
Slika 41. Primjeri prilagodbe Gaussove funkcije (56) izmjerenim profilima biomase za krstarenja: a) 128, b) 153 i c) 202. Vrijednosti parametara Gaussove funkcije su redom: a) $B_0 = 0.05$, $z_m = 90.77$, $\sigma = 27.21$, $H = 0.16$, b) $B_0 = 0.09$, $z_m = 109.66$, $\sigma = 11.54$, $H = 0.15$ i c) $B_0 = 0.07$, $z_m = 108.68$, $\sigma = 26.24$, $H = 0.11$. B_0 i H su izraženi u mg Chl m^{-3} , a z_m i σ u m. Datumi mjerenja su: a) 11. srpnja 2001., b) 11. studenoga 2003. i c) 25. lipnja 2008.

Prosječna koncentracija pozadinske biomase B_0 je jednaka $0.085 \text{ mg Chl m}^{-3}$ sa standardnom devijacijom $0.025 \text{ mg Chl m}^{-3}$. Prosječna dubina maksimuma klorofila z_m je 104.12 m sa standardnom devijacijom 19.00 m . Prosječna širina maksimuma σ je 21.93 m sa standardnom devijacijom 8.89 m . Prosječni maksimum biomase H je $0.175 \text{ mg Chl m}^{-3}$ sa standardnom devijacijom $0.075 \text{ mg Chl m}^{-3}$. Odnos izmjerene biomase i biomase modelirane Gaussovom funkcijom je prikazan na slici 42. Slika je prikazana u logaritamskom mjerilu da bi se ravnomjerno naglasio odnos pri nižim i višim vrijednostima biomase.



Slika 42. Usporedba izmjerene $\tilde{B}(z_n)$ i modelirane biomase $B(z_n)$ s Gaussovom funkcijom (56) za prvih šest dubina mjerenja (narančaste točke), za 150 m (svijetlo sive točke) i za 175 m (tamno sive točke). Siva isprekidana linija predstavlja 1:1 omjer mjerenja i modela. Za točke poviše te linije Gaussov profil precijenjuje mjerenja dok za točke ispod podcijenjuje.

Za odrediti točnost opisa izmjerenih profila biomase Gausovom funkcijom jednostavno se izračuna koeficijent determinacije za cijeli skup podataka. Koeficijent determinacije biomase izražen u postocima iznosi 87.84%. Ako se поближе pogleda slika 42 vidi se da većina neobjašnjene varijabilnosti potječe od biomase pri zadnje dvije dubine mjerenja: 150 m i 175 m. Sa slike se također vidi kako Gaussov profil biomase sistematski premašuje izmjerenu biomasu pri dubinama 150 m i 175 m. To je posljedica simetrije Gaussove funkcije oko maksimuma z_m što općenito ne vrijedi za biomasu na postaji Aloha koja često opada nakon z_m , točnije nema simetriju oko z_m . Kada se posljednje dvije dubine ne uzmu u obzir te za preostali dio mjerenja izračuna koeficijent determinacije, dobije se visokih 96.37%. Dakle, Gaussova funkcija dobro opisuje biomasu pri svim dubinama osim zadnje dvije. Zanimljivo je ovoga neslaganja pri računanju primarne proizvodnje vodenog stupca ne bi trebalo biti značajno jer je pri tim dubinama proizvodnja najniža. Odnos proizvodnje vodenog stupca $P_{Z,T}$ izračunate pomoću rješenja za Gaussov profil biomase (69) i izmjerene proizvodnje vodenog stupca $\tilde{P}_{Z,T}$ je prikazan na slici 43.



Slika 43. Usporedba izmjerene $\tilde{P}_{Z,T}$ i modelirane $P_{Z,T}$ proizvodnje vodenog stupca s Gausovim profilom biomase prema rješenju (69). Rješenje ne konvergira za podatke sa svih krstarenja te su na slici prikazani samo konvergentni slučajevi.

Za razliku od analitičkog rješenja za profil proizvodnje (42), rješenje za proizvodnju vodenog stupca s Gausovim profilom biomase (69) nije konvergentno u svim slučajevima. Za 26 krstarenja rješenje drastično odstupa od izmjerene proizvodnje vodenog stupca te čak poprima i negativne vrijednosti koje nemaju smisla. Razlog divergencije rješenja je ponašanje eksponencijalnog člana koji divergira kada je σ visok, a z_m malen. To je slučaj kada je maksimum klorofila rasprostranjen po dubini i nalazi se blizu površine. U tom slučaju Gaussova funkcija i nije prikladna za opisivanje profila biomase. Rješenje se ponaša dobro kada je σ malen, a z_m velik, što odgovara slučaju kada maksimum nije rasprostranjen po dubini i nalazi se duboko. Ta situacija odgovara slučaju dubokog maksimuma klorofila. Kao proizvoljna mjera primjenjivosti ovoga rješenja može se primijeniti pravilo 3σ . Prema Gaussovoj funkciji 99% posto biomase se nalazi unutar intervala dubina $(z_m - 3\sigma, z_m + 3\sigma)$. Ako je z_m veći po iznosu od 3σ tada se radi o dubokom maksimumu klorofila i rješenje će vrlo vjerojatno konvergirati. Detaljna analiza konvergencije ovisi o ponašanju eksponencijalnih članova u rješenju (68).

5.9 SATELITSKI ALGORITMI I FOTOSINTETSKI PARAMETRI

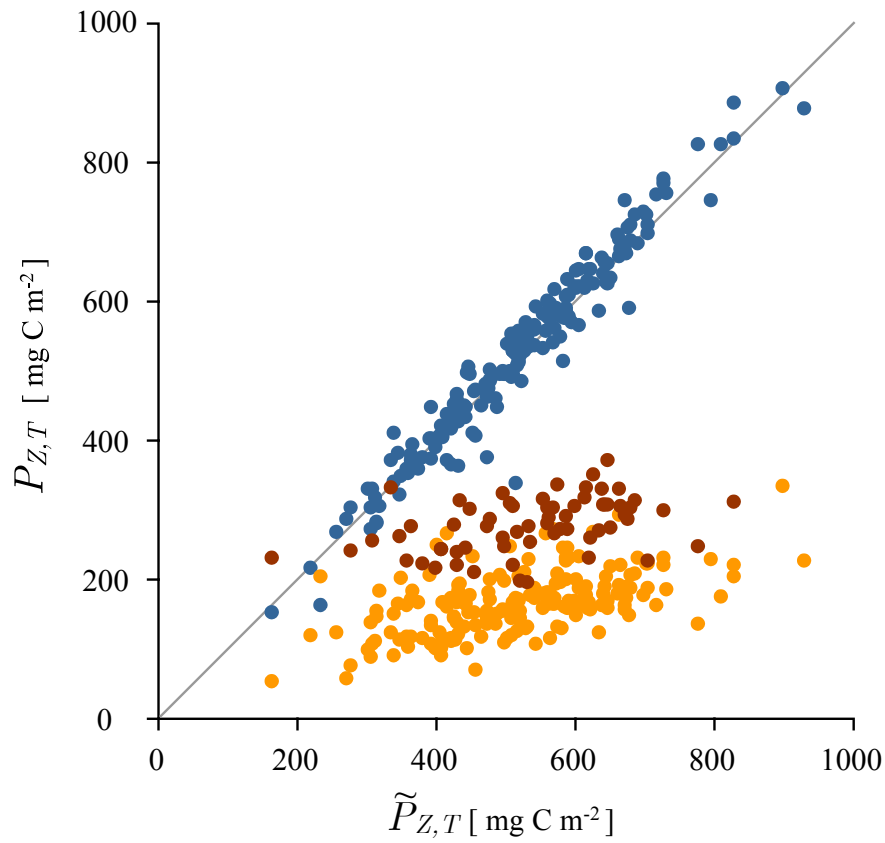
U ovom su potpoglavlju primijenjeni rezultati inverznog modela (vrijednosti fotosintetskih parametra) na procjenu primarne proizvodnje iz satelitski prikupljenih podataka za Havajsko područje. Koristeći mjesečne podatke klorofila „Ocean Climate Change Initiative” projekta Europske svemirske agencije i fotosintetski aktivnog zračenja NASA-e, primarna proizvodnja je izračunata koristeći pristup Longhursta i sur. (1995), s nadograđenim fotosintetskim parametrima i parametrima profila klorofila iz rada Mélina i Hoepffnera (2011). Podatci su javno dostupni na www.oceancolour.org. Proračuni primarne proizvodnje su napravljeni u sklopu projekta „Trans-Boundary Water Assessment Project”. Temelje se na spektralno i dubinski raslojenom modelu prema originalnom formalizmu od Platta i Sathyendranath (1988). Testovi usporedbe modela primarne proizvodnje povoljno ocjenjuju ovaj model (Friedrichs i sur., 2009; Saba i sur., 2010, 2011).

Za Havajsko područje primarna proizvodnja je računata korištenjem mjesečnih polja klorofila s rezolucijom 9×9 km s pripadnim poljima solarnog zračenja. U ovoj demonstraciji izmjerena dnevna primarna proizvodnja na postaji Aloha je uzeta kao reprezentativna za mjesečnu proizvodnju. Sveukupno postoji 65 podudaranja datuma satelitskih podataka s *in situ* mjerenjima na postaji Aloha. Za Sjeverno-pacifički subtropski vrtlog, u kojemu

se nalazi postaja Aloha, primarna proizvodnja u TWAP je računata s fiksnim fotosintetskim parametrima za cijelu godinu: $0.055 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1} \text{ h}^{-1}$ za α^B i $5 \text{ mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ za P_m^B . Pošto su sada vrijednosti parametara dostupne za svako mjerenje, od navedenih 65, lako je napraviti analizu utjecaja vrijednosti parametara na točnost rezultata modela.

Na slici 44 prikazana je usporedba proizvodnje vodenog stupca izračunate pomoću algoritma za proračun primarne proizvodnje iz satelitskih podataka i izmjerene proizvodnje vodenog stupca za sve situacije kada postoje podudaranja datuma satelitskih i *in situ* mjerenja. Slaganje rezultata s mjerenjima nije dobro. Za razumijevanje razloga tog neslaganja ovdje predstavljeni model je pokrenut s istim vrijednostima koje koristi satelitski algoritam, zadržavajući izmjerene profile klorofila, solarno zračenje i koeficijent atenuacije. Korišten je matrični model s Plattovom funkcijom jer je matrični model forsiran izmjerenom površinskom iradijancijom. Rezultati su prikazani na slici 44. Na slici se vidi da su novi rezultati u skladu s rezultatima satelitskog algoritma, što naglašava potrebu zadavanja prikladnih vrijednosti parametara za dobivanje dobre procjene na temelju satelitskih algoritama. Tek kada se koriste točne vrijednosti parametara model daje rezultate koji su konzistentni s mjerenjima. To je i očekivano jer se cijeli inverzni model temelji na smanjivanju odstupanja modela od mjerenja.

Iako je satelitski model (spektralno raslojen s neuniformnim profilom biomase) različit od modela korištenog u ovom radu (spektralni efekti zanemareni) i iako usporedba izmjerene primarne proizvodnje i proračunate pomoću satelitskih podataka nije idealna (dnevna *in situ* mjerenja i satelitski proračuni srednjih mjesečnih vrijednosti), razlika između dvaju modela je malena kada se koriste iste vrijednosti fotosintetskih parametara u usporedbi s razlikom koja nastaje kada se koriste točne vrijednosti parametara. U ovom oligotrofnom području, gdje je raspon varijabilnosti koncentracije klorofila i solarnog zračenja malen, posebno je važno imati točne vrijednosti parametara pri modeliranju primarne proizvodnje. To također upućuje na važan zaključak da struktura modela nema presudan utjecaj na točnost procjena. Manje kompleksan model s točnim vrijednostima parametara se pokazao bolji nego kompleksniji model bez točnih vrijednosti parametara. Povećavanje kompleksnosti strukture modela nema presudnu ulogu za modeliranje primarne proizvodnje na postaji Aloha. Presudnu ulogu igraju vrijednosti fotosintetskih parametara, što je još jedan argument u korist ovdje predstavljenog pristupa.



Slika 44. Usporedba izmjerene $\tilde{P}_{Z,T}$ i modelirane $P_{Z,T}$ proizvodnje vodenog stupca dobivene pomoću satelitskih podataka sa spektralnim modelom prema Plattu i Sathyendranath (1988) i vrijednostima parametara iz Longhurst i sur. (1995) (crvene točke), pomoću matričnog modela s vrijednostima parametara iz Longhurst i sur. (1995) (narančaste točke) i pomoću matričnog modela s parametrima procijenjenim u ovom radu (plave točke).

6 DISKUSIJA

Pri niskim intenzitetima svjetlosti brzina odvijanja fotosinteze ovisi o brzini korištenja primljene svjetlosne energije. Dok je intenzitet svjetlosti nizak cijeli fotosintetski aparat je limitiran brzinom pristizanja fotona. Kada je dovoljno fotona na raspolaganju, brzina cijelog procesa postaje limitirana brzinom odvijanja enzimatskih reakcija (Rabinowitch i Govindjee, 1969). U modelu je odziv fotosinteze pri niskim iznosima iradijance opisan početnim nagibom dok je odziv pri zasićenju opisan asimilacijskim brojem (MacIntyre i sur., 2002). Upravo asimilacijski broj predstavlja gornju granicu brzine odvijanja fotosinteze kod dovoljno raspoložive svjetlosti, koja je određena brzinom odvijanja enzimatskih reakcija (Falkowski, 1981). Nasuprot tome početni nagib parametrizira efikasnost samog fotosintetskog aparata (Behrenfeld i sur., 2008). Za mjerenje ovisnosti fotosinteze o svjetlosti osmišljen je *in vitro* pristup (Vernet i Smith, 2007).

Inkubacije *in vitro* se vrše istodobno preko raspona unaprijed definiranih svjetlosnih intenziteta (MacIntyre i sur., 2002). Svaki uzorak biva izložen samo jednom intenzitetu svjetlosti tijekom cijelog inkubacijskog intervala. Više uzoraka se raspoređuje pri različitim intenzitetima svjetlosti i rezultati niza inkubacija opisuju ovisnost proizvodnje o iradijanci. Funkcija svjetlosnog zasićenja se tada upotrebljava za matematički opis dobivenih rezultata eksperimenta, točnije za opis ovisnosti trenutne proizvodnje o svjetlosti (Platt i Jassby, 1976). Kada su u pitanju *in vitro* mjerenja, lako se iz trenutne proizvodnje izračuna ukupna proizvodnja pojedinog uzorka, i obrnuto. Razlog tome je konstantna iradijanca za vrijeme trajanja inkubacije (za pojedini uzorak). Ukupna proizvodnja uzorka je jednaka trenutnoj proizvodnji pomnoženoj trajanjem inkubacije.

Situacija nije tako jednostavna u slučaju *in situ* mjerenja. *In situ* mjerenja se vrše preko raspona unaprijed zadanih dubina (tipično kroz fotičku zonu), ne znajući prethodno kakvi će svjetlosni uvjeti prevladavati. Tako se izmjeri profil dnevne proizvodnje koji je integralna veličina i mjeri količinu asimiliranog ugljika tijekom trajanja inkubacija. U ovom slučaju računanje ukupne proizvodnje jednog uzorka iz trenutne proizvodnje nije jednostavno kao u slučaju *in vitro* inkubacija. Za *in situ* inkubacije iradijanca varira od nule u zoru do maksimuma u podne (na dan bez naoblake), da bi opet pala na nulu u sumrak. Situacija se dodatno komplicira kada je prisutna naoblaka. Općenito, inkubirani fitoplankton u pojedinom uzorku biva izložen širokom rasponu svjetlosnih intenziteta. Kao

posljedica, vremenski ovisna iradijanca uzrokuje i vremenski ovisnu trenutnu proizvodnju u svakom uzorku.

Jednostavno rečeno, za *in situ* inkubacije dnevna proizvodnja nije linearno ovisna o trenutnoj proizvodnji. Za procijeniti iste parametre iz *in situ* inkubacija, u modelu je nužna integracija funkcije svjetlosnog zasićenja kroz trajanje *in situ* inkubacija. U ovom slučaju iradijanca je ovisna o vremenu i dubini te je potreban ponešto kompleksniji model za procijeniti vrijednosti parametara. Metodologija inverznog modeliranja se prirodno nametnula kao alat za rješavanje opisanog problema. Matematički formalizam inverznog modela je potreban alat za precizno formuliranje problema i provođenje ideje u praksu.

Za modelirati ovisnost proizvodnje o svjetlosti dobivene *in vitro* mjerenjima potrebno je prilagoditi vrijednosti fotosintetskih parametara odabrane $p^B(I)$ funkcije. Razlog za izbor fotosintetskih parametara kao presudnih i za modeliranje profila proizvodnje proizlazi iz pretpostavke da je trenutna proizvodnja pojedinog uzorka prvenstveno određena raspoloživom svjetlošću. Pošto se u modelima ovisnost trenutne proizvodnje o svjetlosti opisuje funkcijom svjetlosnog zasićenja, a *in situ* inkubacijama se mjeri ukupna proizvodnja, koja je integralna veličina, za odrediti vrijednosti istih parametara potrebna je vremenska integracija funkcije svjetlosnog zasićenja.

Platt i sur. (1977) navode razloge za korištenje upravo α^B i P_m^B kao reprezentativnih parametara funkcije svjetlosnog zasićenja. Njihovim riječima, dobro odabrani parametri su oni koji su međusobno nezavisni što je više moguće i imaju fiziološku interpretaciju koja nadilazi njihovu ulogu operatora u matematičkim izrazima. Početni nagib i asimilacijski broj se mogu povezati s fiziološkim karakteristikama fotosintetskog aparata. Upravo je fiziološka interpretacija ta koja daje dodatno značenje fotosintetskim parametrima. Pri *in vitro* inkubacijama pretpostavlja se isti fiziološki status fitoplanktona u svim uzorcima. U slučaju inverznog modela ta pretpostavka je također zadržana, s tom razlikom da su pri *in situ* inkubacijama uzorci raspoređeni kroz vodeni stupac što vodi do nužne pretpostavke vertikalne uniformnosti fotosintetskih parametara cijele populacije u vodenom stupcu. Pri tom je još pretpostavljeno da se zatečeni fiziološki status fitoplanktona ne mijenja za vrijeme inkubacija što se u modelu manifestira vremenski konstantnim fotosintetskim parametrima.

6.1 INTERPRETACIJA INVERZNOG MODELA

Inverzni model se može interpretirati na dva načina, prvo, kao način procjene vrijednosti fotosintetskih parametara kada postoje *in situ* mjerenja profila primarne proizvodnje ili drugo, kao sredstvo za optimizaciju modela. S praktičnog gledišta, interpretacija nije od velike važnosti, ali greške modela jesu. Razmatrajući činjenicu da su greške modela prilično niske (slika 36), inverzni postupak se može proglasiti uspješnim unutar okvira svojih ograničenja. Smanjivanje ograničenja (proširenje primjenjivosti) je uvelike određeno vertikalnom rezolucijom izmjerenih profila, točnije brojem vertikalnih razina na kojima se profil proizvodnje uzorkuje. Kompleksniji model primarne proizvodnje bi se mogao koristiti u slučaju kada postoje mjerenja na više vertikalnih razina. S povijesnog gledišta, većina profila koji su uzorkovani širom svijeta imaju mjerenja samo na unaprijed zadanim dubinama (Williams i sur., 2002), čiji broj rijetko premašuje deset razina. Također, površinska iradijanca je rijetko kada mjerena. Čak i u današnje vrijeme je teško naći podatke s visokim vertikalnim razlučivanjem profila proizvodnje i klorofila koji imaju i mjerenja površinske iradijance. Iz navedenih razloga je odabrano korištenje relativno jednostavnog modela primarne proizvodnje.

Jedan način izbjegavanja ograničenja nametnutnog zbog vertikalne uniformnosti parametara bi bio u zadavanju vertikalne ovisnosti parametara pomoću unaprijed zadane funkcije. Ali, taj postupak bi samo prebacio problem s procjene vrijednosti fotosintetskih parametara na procjenu vrijednosti parametara koji se javljaju u toj funkciji. U slučaju vertikalne uniformnosti parametara, veliki broj vertikalnih razina nije potreban pošto postoje samo dva parametra koji se trebaju procijeniti. Vertikalna ovisnost parametara u modelu bi zahtijevala *in situ* mjerenja na više vertikalnih razina kako bi se bolje opisala ta ovisnost, ako se zaista javlja u *in situ* podacima. Bez obzira na to, maksimalna greška proizvodnje vodenog stupca izloženog modela, s vertikalno uniformnim parametrima, ne premašuje 30% za podatke s HOT-a. Korištenjem vertikalno uniformnih parametara slične rezultate su dobili i Herman i Platt (1986).

Unatoč tome, ako je cilj imati vrijednosti fotosintetskih parametara koje dobro predstavljaju fitoplankton cijelog vodenog stupca, prirodno ih je istovremeno procijeniti za cijeli *in situ* profil proizvodnje, kao što je napravljeno ovdje. Kod uobičajene primjene *in vitro* metode, gdje se fitoplankton uzorkuje na jednoj dubini, ovo se ne može napraviti. Čak i ako se uzorci uzmu s više dubina, parametri se i dalje procjenjuju za svaku dubinu

odvojeno. Kada se u modelima koriste parametri procijenjeni *in vitro* metodom implicitno se pretpostavlja da su parametri procijenjeni iz uzoraka s jedne dubine prikladni za cijeli vodeni stupac. Međutim, prikladnije je tražiti optimalnu kombinaciju parametara na način izložen u ovom radu. Prednost jednog para vrijednosti parametara za cijeli vodeni stupac je da te vrijednosti predstavljaju optimalne fotosintetske parametre za fitoplankton fotičke zone s obzirom na profil proizvodnje. Kada se računa proizvodnja vodenog stupca bolje je imati jedan par vrijednosti parametara procijenjenih iz inkubacija s niza dubina (*in situ*) nego jednu vrijednost procijenjenu iz više inkubiranih uzoraka prikupljenih na jednoj dubini (*in vitro*). Za otvoreni ocean s dubokim izmiješanim slojem vertikalna uniformnost parametara je opravdana pretpostavka što je potvrđeno uspješnim modeliranjem profila proizvodnje (male relativne greške, visoki koeficijenti determinacije).

Izravni način testiranja preciznosti inverznog postupka se može ostvariti *in vitro* mjerenjem $P - I$ krivulje zajedno s *in situ* inkubacijama. Iz *in vitro* podataka bi se procijenile vrijednosti parametara, a inverzni postupak bi se primijenio na *in situ* profil. Procijenjene vrijednosti parametara bi se onda usporedile s vrijednostima dobivenim iz $P - I$ krivulje. Za realiziranje ove ideje trebali bi biti obavljeni ciljani pokusi. Ako se vrijednosti dobivene na temelju *in vitro* podataka ne bi slagale s optimalnima za *in situ* podatke, postavlja se pitanje koje vrijednosti parametara koristiti u modelu. Konačna odluka bi bila donešena na temelju greške profila modela. U slučaju da model pokrenut s *in vitro* procijenjenim vrijednostima parametara bude uspješniji od modela pokrenutog s optimalnim parametrima, inverzni postupak nije prikladan. U suprotnom slučaju, inverzni postupak bi se tretirao kao način fine prilagodbe vrijednosti parametara. *In vitro* procijenjene vrijednosti parametara se mogu koristiti kao početne vrijednosti parametara u optimizacijskom postupku. Kada bi se parametri procijenjivali *in vitro* metodom pri jednakom broju vertikalnih razina kao i profil proizvodnje, onda bi se lako mogla detektirati njihova vertikalna ovisnost koja se može samo djelomično procijeniti na temelju uvjeta (127). Kada su već poznate vrijednosti parametara pri visokoj vertikalnoj rezoluciji, inverzni postupak bi poslužio kao sredstvo za procjenu stvarnog utjecaja vertikalne ovisnosti parametara na profil proizvodnje. Prava prednost inverznog postupaka se očituje pri procjeni parametarskih vrijednosti u slučaju kada $P - I$ krivulja nije mjerena (*in vitro*), a profil proizvodnje jest (*in situ*).

Inverzni model se može primijeniti na proizvoljni *in situ* profil proizvodnje i točnost samog postupka ne ovisi o raspoloživom broju izmjerenih profila proizvodnje. Izmjereni profil proizvodnje se smatra samostalnom cjelinom i skup inkubacija obavljen u sklopu jednog *in situ* eksperimenta se smatra zasebnim eksperimentom. Broj izmjerenih profila povećava pouzdanost raspona parametarskih vrijednosti, prosječnih vrijednosti i varijabilnosti, ali ne utječe na pojedinačne procjene. Pojedinačne procjene parametarskih vrijednosti su određene optimalnom funkcijom, koja se formulira odvojeno za svaki izmjereni profil. Broj inkubacija od kojih se sastoji jedan *in situ* profil doprinosi boljem razlučivanju profila proizvodnje i u tom kontekstu veći broj inkubacija pridonosi pouzdanosti procjene pojedinačnih parametarskih vrijednosti.

Pouzdanost procijenjenih parametara se može izravno testirati iznosom grešaka optimalnog profila. Kada se model pokrene s optimalnim parametarskim vrijednostima greška modela je najmanja moguća za dane svjetlosne uvjete. Ako su svjetlosni uvjeti pogrešni, procijenjene vrijednosti parametara se mogu dovesti u pitanje. Ako se model pokrene s *in vitro* procijenjenim vrijednostima parametara, ali s pogrešnim svjetlosnim uvjetima, javit će se ista greška. Način zaobilazjenja ovoga problema bi bio u pokretanju inverznog postupka s perturbacijama iradijance te testiranja osjetljivosti procijenjenih parametara na ove perturbacije. Naizgled, nema razloga za pokretanje modela s različitim svjetlosnim uvjetima kada su svjetlosni uvjeti kojima je inkubirani fitoplankton izložen oni koji su uzrokovani izmjerenom površinskom iradijancijom. Model pokrenut s *in vitro* procijenjenim vrijednostima parametara bi bio forsiran s tom istom površinskom iradijancijom. Za podatke s HOT-a vrijednost K je procijenjena iz vrijednosti dubine na kojoj iradijancija doseže 1% površinske vrijednosti iz razloga što je ta dubina izmjerena na većini krstarenja, što se moglo napraviti jer je područje oligotrofno s niskom vrijednošću K . U slučaju primjene inverznog postupka na kompliciranije situacije (eutrofne vode), potreban je pažljivi tretman svjetlosnih uvjeta. HOT skup podataka također ima i visoku vremensku razlučenost površinske iradijance (10 minutni interval uzorkovanja) za sva krstarenja. Tako visoka vremenska razlučenost omogućuje razlučivanje dnevnog hoda površinske iradijance, pa i kolebanja na kraćim vremenskim skalama. Kada tako visoka vremenska razlučivost ne bi bila dostupna trebalo bi konstruirati, što je točnije moguće, model površinske iradijance (Iqbal, 1984).

Velika prednost procijenjivanja vrijednosti fotosintetskih parametara ovim pristupom leži u tome da fitoplankton biva izložen prirodnim svjetlosnim uvjetima pri *in situ* inkubacijama. Nastuprot tome pri *in vitro* inkubacijama svjetlosni izvor je umjetan. Iako spektralna ovisnost fotosinteze o svjetlosti nije eksplicitno tretirana u ovom modelu, inkubacije su izvršene pod prirodnim svjetlosnim uvjetima. Zanimarivanje spektralnog sastava svjetlosti ima maleni učinak na sposobnost ovog modela (analitički i matricni) da opiše izmjerene profile primarne proizvodnje. U testu s algoritmom za proračun primarne proizvodnje na temelju satelitskih podataka, koji sadrži spektralni model, pokazalo se da struktura modela nema presudnu ulogu, već vrijednosti parametara.

Osim svjetlosti, utjecaj drugih faktora okoliša, poput temperature i koncentracije nutrijenata, implicitno je uključen u iznos fotosintetskih parametara, prema pristupu Platta i Jassbyja (1976). Stratifikacija temperature i nutrijenata može rezultirati stratifikacijom fotosintetskih parametara koji, pak, reflektiraju fiziološki status stanica (Baumert, 1996). No, ovi efekti se smatraju efektima drugoga reda u usporedbi s klorofilom i svjetlošću koji su odgovorni za većinu varijabilnosti primarne proizvodnje na dnevnim skalama (Platt i Sathyendranath, 1988). U inverznom modelu parametri su pretpostavljeni kao vertikalno uniformni, što je opravdana pretpostavka za izmješani sloj, ali ne mora vrijediti za stratificirani vodeni stupac, što se u tom slučaju može lako otkloniti. U rješenju (44) proizvodnja na jednoj dubini je neovisna o proizvodnji na bilo kojoj drugoj dubini. Stoga se može eksplicitno uključiti vertikalna ovisnost fotosintetskih parametara. Zadavanjem vertikalne ovisnosti parametara kao $\alpha^B = \alpha^B(z)$ i $P_m^B = P_m^B(z)$ dobije se:

$$P_T(z) = B(z)P_m^B(z)D f_z (I_*^m(z)e^{-Kz}), \quad (156)$$

gdje je $I_*^m(z) = I_0^m \alpha^B(z) / P_m^B(z)$. U prijašnjim modelima profili s vertikalno neuniformnim parametrima su bili tretirani kao niz uniformnih slojeva (Platt i Sathyendranath, 1991), gdje je proizvodnja svakog sloja dana izrazom (34), a vrijednosti parametara su uzete različite za svaki sloj. Taj pristup odgovara diskretiziranoj verziji prethodnog izraza. S praktične točke gledišta, rješenje s vertikalno uniformnim fotosintetskim parametrima je možda granica primjenjivosti analitičkog rješenja. S vertikalno uniformnim parametrima rješenje se može iskoristiti u procjeni vrijednosti parametara dok je u slučaju vertikalno ovisnih parametara situacija kompleksnija.

Taj problem se ne javlja pri *in vitro* mjerenjima jer svi uzorci u jednom eksperimentu dolaze s iste dubine pa je i fiziološki status fitoplanktona jednak u svim uzorcima. Upotreba tako dobivenih vrijednosti fotosintetskih parametara za modeliranje proizvodnje vodenog stupca se smatrala opravdanom. Problemi oko vertikalne uniformnosti fotosintetskih parametara, tj. fiziološkog statusa fitoplanktona, su rijetko postavljani. Fokus je bio postavljen na određivanje prikladnosti različitih funkcija svjetlosnog zasićenja pri opisivanju rezultata *in vitro* inkubacija. Tako Jassby i Platt (1976) testiraju uspješnost opisivanja rezultata 188 *in vitro* eksperimenata pomoću osam različitih funkcija svjetlosnog zasićenja. Zaključuju da Jassbyjeva funkcija (86) (njihova hiperbolna tangenta) najuspješnije opisuje rezultate eksperimenata. Zanimljivo je da je ta ista funkcija u ovom radu rangirana na trećem mjestu za profil proizvodnje i na prvom mjestu za proizvodnju vodenog stupca. U drugom radu Platt i Jassby (1976) objavljuju distribuciju početnog nagiba dobivenog iz tog skupa podataka za Jassbyjevu funkciju. Ta distribucija oblikom nalikuje ovdje dobivenim distribucijama početnog nagiba (slike 28, 33, 34 i 35). Jones i sur. (2014) ponavljaju Jassbyjev i Plattov (1976) eksperiment na istom skupu podataka i objavljuju koeficijente determinacije za različite funkcije svjetlosnog zasićenja. U njihovom slučaju za Jassbyjevu funkciju koeficijent determinacije je 98.07%, a za Plattovu 98.01%. Zanimljivo je usporediti te koeficijente determinacije s ovdje dobivenim koeficijentima determinacije. Koeficijent determinacije dnevne normalizirane proizvodnje u ovom radu za Jassbyjevu funkciju je 97.95%, a za Plattovu funkciju iz analitičkog modela 97.67%, te za Plattovu funkciju iz matričnog modela 97.75%. Sudeći prema koeficijentima determinacije ovdje predstavljen inverzni model je istog reda točnosti kao i procijenjivanje fotosintetskih parametara iz *in vitro* podataka. Slične rezultate objavljuju Frenette i sur. (1993) za 200 *in vitro* eksperimenata. Oni uspoređuju Plattovu i Jassbyjevu funkciju te dolaze do rezultata da je razlika između procijenjenih vrijednosti asimilacijskog broja ispod 10%. Za početni nagib prosječna razlika je 25%, dok maksimalne razlike dosežu i do 40%. Drugi autori također objavljuju distribucije vrijednosti parametara procijenjene *in vitro* metodom. Jedan takav rad je od Reya (1991) gdje autor objavljuje distribuciju α^B i P_m^B za Plattovu funkciju (6). Njegovi podatci su za Barentsovo more i obuhvaćaju period od deset godina. Dobivene distribucije također nalikuju ovdje dobivenim. Prema navedenim rezultatima određivanje vrijednosti fotosintetskih parametara iz *in vitro* i *in situ* eksperimenata je međusobno komplementarno.

6.2 UTJECAJ BIOMASE NA PROIZVODNJU VODENOG STUPCA

Izložena rješenja za proizvodnju vodenog stupca i profil proizvodnje zahtijevaju vrijednosti fotosintetskih parametara, podnevnu iradijancu, duljinu dana, koeficijent atenuacije i profil biomase. U rješenjima su pretpostavljeni vertikalno uniformni fotosintetski parametri. No, i kada parametri nisu uniformni može se tražiti rješenje za proizvodnju vodenog stupca. U načelu, vertikalnom integracijom izraza (156) može se dobiti rješenje za proizvodnju vodenog stupca. Poznavanjem profila biomase $B(z)$ i normaliziranog profila proizvodnje $P_T^B(z)$ danog s (42) zadane su sve veličine potrebne za računanje $P_{Z,T}$. Praktični problem koji se javlja pri rješavanju je nedovoljno poznavanje $\alpha^B(z)$ i $P_m^B(z)$ u realnim situacijama. Profil biomase je lako mjerljiv i u modelima se često uzima kao poznat. Vrijednosti parametara su rijetko poznate, te u slučajevima kada su i poznate, često su procijenjene *in vitro* metodom samo na temelju biomase uzorkovane na jednoj dubini. Uz pretpostavku da su parametri kontinuirane funkcije dubine, dani su s:

$$\alpha^B(z_0) = \int_0^{\infty} \alpha^B(z) \delta(z - z_0) dz, \quad (157)$$

$$P_m^B(z_0) = \int_0^{\infty} P_m^B(z) \delta(z - z_0) dz, \quad (158)$$

gdje je z_0 dubina na kojoj je biomasa uzorkovana. Pri upotrebi tako procijenjenih vrijednosti parametara u modelu, za računanje primjerice $P_{Z,T}$, također se pretpostavlja vertikalna uniformnost parametara. Osim ako parametri nisu procijenjeni na više dubina, nema načina kako izbjeći tu pretpostavku. Za izmješani vodeni stupac vertikalna uniformnost parametara je opravdana pretpostavka. Tada je biomasa uniformna $B(z) = B$ te je opravdano očekivati da su i parametri uniformni (Platt i sur., 1991a). No, za stratificirani vodeni stupac to ne mora biti slučaj, premda se vertikalno neuniforman profil biomase može razviti i u slučaju vertikalno uniformnih parametara (Huisman i sur., 2002; Chiswell i sur., 2015). Procesi poput tonjenja i miješanja mogu imati za posljedicu stratificirani profil biomase, uz vertikalno uniformne parametre (Taylor i Ferrari, 2011).

Varijabilnost klorofila $B(z)$ kao indeksa biomase se javlja zbog dva faktora. Prvi je specifična koncentracija klorofila po stanici B^* , koja odražava fotoadaptaciju stanica ili može biti povezana sa sastavom fitoplanktonske populacije (Sathyendranath i sur., 2009),

a drugi je jednostavno broj stanica po metru kubnom N . Za koncentraciju klorofila na dubini z može se pisati:

$$B(z) = B^*(z)N(z). \quad (159)$$

Pretpostavljanjem vertikalne uniformnosti fotosintetskih parametara implicitno je eliminirana varijabilnost uzrokovana različitom koncentracijom klorofila po stanici ili sastavom fitoplanktonske populacije. Sva varijabilnost proizvodnje vezana za biomasu dolazi zbog različite koncentracije stanica pri različitim dubinama. Prema tome, varijabilnost proizvodnje uzrokovana varijabilnošću biomase se ne očituje u normaliziranoj proizvodnji, što je potvrđeno i eksperimentalno širom svjetskih mora (Chavez i sur., 2011).

Unatoč tome, za proizvoljni profil biomase $B(z)$ nije jednostavno riješiti integral (13). No, za normaliziranu proizvodnju vodenog stupca rješenje postoji za svaki profil biomase kada su fotosintetski parametri vertikalno uniformni. Uniformni profil proizvodnje s jediničnom biomasom $B = 1$ je ekvivalentan normaliziranom profilu proizvodnje. Vertikalnom integracijom $P_T^B(z)$ dobiva se biomasom normalizirana dnevna primarna proizvodnja vodenog stupca $P_{Z,T}^B$. Varijabilnost proizvodnje uzrokovana varijabilnošću biomase iščezava za normaliziranu proizvodnju vodenog stupca u slučaju vertikalno uniformnih α^B i P_m^B . Uvrštavanjem $B(z) = 1$ u (12) rješenje za normaliziranu proizvodnju vodenog stupca $P_{Z,T}^B$ glasi:

$$P_{Z,T}^B = \frac{P_m^B D}{K} f(I_*^m), \quad (160)$$

i vrijedi za sve profile biomase u slučaju vertikalne uniformnosti fotosintetskih parametara. Nedostatak rješenja je što daje količinu asimiliranog ugljika po jedinici biomase. Za računanje količine asimiliranog ugljika po jedinici površine potrebno je uključiti varijabilnost proizvodnje uzrokovanu varijabilnošću biomase.

Utjecaj varijabilnosti biomase na profil proizvodnje je očit jer je profil proizvodnje dan jednostavno kao produkt profila biomase i profila normalizirane proizvodnje. No, utjecaj varijabilnosti biomase na proizvodnju vodenog stupca nije tako izravan. U modelu, vertikalnom integracijom se gubi informacija o profilu proizvodnje, ali se dobiva informacija o proizvodnji vodenog stupca. U analitičkom modelu za proizvodnju vodenog stupca biomasa je pretpostavljena prostorno i vremenski konstantna, dakle, nema vertikalnu strukturu. Posljedično, proizvodnja vodenog stupca ovisi linearno o biomasi, što je potvrđeno i analitičkim rješenjem (30). Kada biomasa ima vertikalnu strukturu gubi se

linearna ovisnost proizvodnje vodenog stupca o biomasi što se može jednostavno pokazati.

Neka je $B(z)$ proizvoljni profil biomase. Po definiciji je proizvodnja vodenog stupca jednaka integralu po dubini produkta biomase i dnevne normalizirane proizvodnje (13). Korištenjem (41) i (42), na mjestu $P_T^B(z)$ u izrazu (13), dobije se:

$$P_{Z,T} = -\frac{P_m^B D}{K} \int_0^{\infty} B(z) \left(\frac{d}{dz} f(I_*^m e^{-Kz}) \right) dz, \quad (161)$$

što nakon parcijalne integracije i sređivanja izraza daje:

$$P_{Z,T} = \frac{P_m^B D}{K} \left(B(0) f(I_*^m) + \int_0^{\infty} \frac{dB(z)}{dz} f(I_*^m e^{-Kz}) dz \right), \quad (162)$$

gdje je korišteno $f(I_*^m e^{-K\infty}) = 0$. Prvi član s desne strane predstavlja proizvodnju vertikalno uniformne biomase $B(0)$. Drugi član odgovara proizvodnji zbog vertikalne ovisnosti biomase. U slučaju $B(z) = B$ taj član iščezava jer je derivacija $dB(z)/dz$ jednaka nuli i ovo rješenje se svodi na (30). Navedeni izraz se može smatrati kao formalna veza između proizvodnje vodenog stupca vertikalno uniformne i proizvoljne biomase. Proizvodnja vodenog stupca prestaje biti linearno ovisna o biomasi u slučaju vertikalno ovisne biomase. Osim izravnog utjecaja na proizvodnju, biomasa utječe i na optička svojstva vodenog stupca te posljedično i na raspoloživu svjetlost, a time i na primarnu proizvodnju.

POVRATNA VEZA FITOPLANKTONA I KOEFICIJENTA ATENUACIJE

Fitoplankton utječe na rasprostiranje svjetlosti kroz morsku vodu tako što apsorbira i raspršuje svjetlost (Kirk, 2011). Oba procesa su u izloženom modelu predstavljena koeficijentom atenuacije. Koeficijent atenuacije je tretiran kao neovisan o biomasi i vertikalno uniforman. Zanemarivanje veze biomase i koeficijenta atenuacije za posljedicu ima nepostojanje gornje granice dnevne proizvodnje u modelu (Baumert i Uhlmann, 1983; Platt i sur., 1990). Dopušten je neograničen rast uz uvjet da ima dovoljno svjetlosti kao izvora energije. Povećanjem površinske iradijance svjetlost prodire sve dublje kroz vodeni stupac i više biomase sudjeluje u fotosintezi. To ponašanje modela se jasno očituje na grafu funkcije $f(I_*^m)$ (vidi sliku 4). Pošto u modelu atenuacija svjetlosti ne ovisi o biomasi, porast biomase primarnom proizvodnjom ne bi uzrokovao dodatno smanjenje iradijance. Realnija

pretpostavka je izražavanje koeficijenta atenuacije ovisnog o biomasi, prema izrazu (20):

$$K = K_w + k_b B. \quad (163)$$

U tom slučaju biomasa uzrokuje atenuaciju svjetlosti i pri većim koncentracijama biomase svjetlost biva više prigušena.

Kada je biomasa vertikalno uniformna rješenje (30) vrijedi i za slučaj koeficijenta atenuacije danog prethodnim izrazom:

$$P_{Z,T} = \frac{B}{K_w + k_b B} P_m^B Df(I_*^m). \quad (164)$$

Sada više ovisnost $P_{Z,T}$ o biomasi nije linearna što je posljedica uvažavanja atenuacije svjetlosti uzrokovane biomasom. Za analizu ovisnosti $P_{Z,T}$ o biomasi jednostavno se derivira dobiveni izraz po biomasi:

$$\frac{\partial P_{Z,T}}{\partial B} = \frac{K_w}{(K_w + k_b B)^2} P_m^B Df(I_*^m). \quad (165)$$

Ako postoji gornja granica proizvodnje, s obzirom na biomasu, derivacija $P_{Z,T}$ bi trebala iščezavati za visoke vrijednosti biomase. Da je to doista slučaj lako se provjeri računanjem limesa prethodnog izraza u slučaju kada biomasa teži u beskonačnost:

$$\lim_{B \rightarrow \infty} \frac{\partial P_{Z,T}}{\partial B} = 0. \quad (166)$$

Dobiveni izraz pokazuje kako biomasa može proizvoljno rasti, ali porast proizvodnje ne prati uvijek linearno porast biomase, već proizvodnja postaje ograničena. S rastom biomase atenuacija svjetlosti se pojačava i sama biomasa sprječava proizvodnju. Pri visokim vrijednostima biomase za koeficijent atenuacije se može pisati $K \approx k_b B$ (Platt i sur., 1990). Gornja granica proizvodnje vodenog stupca u ovom slučaju glasi:

$$P_{Z,T} = P_m^B Df(I_*^m) \lim_{B \rightarrow \infty} \left(\frac{B}{K_w + k_b B} \right) = \frac{P_m^B D}{k_b} f(I_*^m). \quad (167)$$

Sada sam fitoplankton značajno ograničava prodiranje svjetlosti kroz vodeni stupac te posljedično ograničava i proizvodnju vodenog stupca. Taj efekt je izražen tek za visoke vrijednosti biomase, točnije visoke koncentracije fitoplanktona. Pri niskim koncentraci-

jama fitoplanktona proizvodnja vodenog stupca $P_{Z,T}$ je dobro aproksimirana korištenjem samo K_w za koeficijent atenuacije. Povećanjem biomase raste proizvodnja, ali i koeficijent atenuacije $K_w + k_b B$. Konačno dominira utjecaj atenuacije svjetlosti uzrokovan visokom koncentracijom fitoplanktona i za gornju granicu proizvodnje se dobije (167).

U praksi je teško razlučiti iznose različitih doprinosa atenuaciji svjetlosti u morskoj vodi. Često je na raspolaganju samo integralno mjerenje iradijance kroz fotičku zonu, kojim se određuje koeficijent atenuacije. Također nije rijetkost da se samo zabilježi dubina pri kojoj iradijanca doseže određeni postotak površinske vrijednosti. Tipično je to dubina pri kojoj iradijanca doseže 1% ili 10% površinske vrijednosti. Iz tih vrijednosti se može odrediti vertikalno usrednjeni koeficijent atenuacije. U modelima primarne proizvodnje tako određen koeficijent atenuacije je sasvim dovoljan za računanje iznosa dnevne proizvodnje. Pri modeliranju dnevne proizvodnje nema potrebe za razlaganjem koeficijenta atenuacije jer je u ovako postavljenom modelu bitan samo njegov iznos za procjenu raspoložive svjetlosti u vodenom stupcu te time i ukupnu proizvodnju vodenog stupca. Tek kada se model koristi za predviđanje biomase na duljim vremenskim skalama, efekti poput ovdje opisanog postaju bitni. Modeli s vremenskom komponentom biomase se često nazivaju modeli rasta fitoplanktona. Veza modela primarne proizvodnje i modela rasta je razmatrana u sljedećem poglavlju.

6.3 MODELI RASTA FITOPLANKTONA I PRIMARNA PROIZVODNJA

Pod modelima rasta fitoplanktona podrazumijevaju se dinamički modeli koji opisuju prostorno-vremensku distribuciju biomase (Williams, 2006). Tipičan model tog tipa sastoji se od diferencijalne jednadžbe koja opisuje dinamiku biomase (Gentleman, 2002). Takve jednadžbe čine sastavni dio ekoloških modela u kojima su pridružene hidrodinamičkim jednadžbama i jednadžbama koje opisuju ostatak ekosustava (Franks, 2002). U jednadžbi rasta fitoplanktona osnovni član je funkcija svjetlosnog zasićenja koja opisuje rast biomase uzrokovan fotosintezom. Rješenje jednadžbe daje vremenski razvoj biomase koji je povezan s primarnom proizvodnjom (Huppert i sur., 2002).

Kako bi se pokazala veza modela rasta i primarne proizvodnje razmotrit će se jednostavni model rasta sljedećeg oblika:

$$\frac{\partial}{\partial t} B(z, t) = \frac{1}{\chi} P^B(z, t) B(z, t), \quad (168)$$

gdje je normalizirana proizvodnja jednaka $P^B(z, t) = p^B [I(z, t)]$, a χ je omjer koncentracija ugljika i klorofila (Sathyendranath i sur., 2009). Za potrebe ove demonstracije χ je konstantan. Rješenje ove jednadžbe u trenutku D glasi:

$$B(z, D) = B(z, 0) \exp\left(\frac{1}{\chi} P_T^B(z)\right). \quad (169)$$

Zapisivanjem eksponencijalne funkcije kao sume (45) prethodni izraz postaje:

$$B(z, D) = B(z, 0) + B(z, 0) \left[\frac{1}{\chi} P_T^B(z) + \sum_{n=2}^{\infty} \frac{1}{n!} \left(\frac{1}{\chi} P_T^B(z) \right)^n \right]. \quad (170)$$

Članovi ove sume imaju prilično jednostavnu interpretaciju. Svaki član sume predstavlja ukupnu sintetiziranu biomasu u slučaju da je ukupna početna biomasa jednaka prethodnom članu:

$$B(z, 0) \left(\frac{1}{\chi} P_T^B(z) \right)^n = \left[B(z, 0) \left(\frac{1}{\chi} P_T^B(z) \right)^{n-1} \right] P_T^B(z). \quad (171)$$

Pošto je primarna proizvodnja jedini proces kojim se biomasa akumulira u ovom jednostavnom modelu rasta, svi članovi unutar zagrada u izrazu (170) odgovaraju primarnoj proizvodnji na dubini z . Primarna proizvodnja je proces s konačnim izvorom energije koji se odvija u konačnim dimenzijama vodenog stupca te stoga članovi u razvoju (170) trebaju konvergirati. Eksponencijalna funkcija je konvergentna preko cijelog skupa realnih brojeva te je ovaj razvoj konvergentan, što znači da se članovi višeg reda mogu zanemariti u prvoj aproksimaciji. Zadržavanjem samo prvog člana unutar zagrada dobije se aproksimacija prvog reda biomase u trenutku D :

$$B(z, D) \approx B(z, 0) + \frac{1}{\chi} B(z, 0) P_T^B(z). \quad (172)$$

Time je implicitno pretpostavljeno da je akumulacija biomase dominantno uzrokovana početnom biomasom, a doprinos od same novosintetizirane biomase zanemariv. Drugi član na desnoj strani je dnevna proizvodnja definirana pod (10), podijeljena s χ . Stoga profil proizvodnje daje prvu aproksimaciju promjene profila biomase uzrokovane primarnom proizvodnjom ako se u modelu dozvoli rast biomase. Za dobivanje prve aproksimacije

biomase u vodenom stupcu u trenutku D , prethodni izraz se vertikalno integrira:

$$\int_0^{\infty} B(z, D) dz \approx \int_0^{\infty} B(z, 0) dz + \frac{1}{\chi} \int_0^{\infty} B(z, 0) P_T^B(z) dz. \quad (173)$$

Drugi integral na desnoj strani je jednostavno proizvodnja vodenog stupca definirana pod (13), podijeljena s χ . Ova jednadžba pokazuje da je prva aproksimacija promjene ukupne biomase vodenog stupca jednaka proizvodnji vodenog stupca. Potrebno je naglasiti da početna biomasa može biti proizvoljno zadana. Također, normalizirana proizvodnja $P^B(z, t)$ može biti izračunata pomoću bilo koje funkcije svjetlosnog zasićenja.

U slučaju izmješanog sloja, može se izvesti izraz koji povezuje akumulaciju biomase i proizvodnju vodenog stupca. Razmotrimo izmješani sloj dubine Z_m u kojem je miješanje dovoljno intenzivno da ne nastupa stratifikacija biomase. Neka je ukupna biomasa izmješanog sloja jednaka $B_{Z_m}(t) = \int_0^{Z_m} B(z, t) dz$, a početna biomasa $B_{Z_m}(0) = B_0 Z_m$. Jednadžba rasta biomase, uz pretpostavku trenutnog miješanja sintetizirane biomase, u ovom slučaju glasi:

$$\frac{\partial}{\partial t} B_{Z_m}(t) = \frac{1}{\chi Z_m} P_{Z_m}^B(t) B_{Z_m}(t), \quad (174)$$

gdje je $P_{Z_m}^B(t) = \int_0^{Z_m} P^B(z, t) dz$. Rješenje ove jednadžbe u trenutku D je jednostavno:

$$B_{Z_m}(D) = B_{Z_m}(0) \exp \left[\frac{1}{\chi Z_m} \int_0^D P_{Z_m}^B(t) dt \right]. \quad (175)$$

Za Plattovu funkciju svjetlosnog zasićenja (6) integral u eksponencijalnoj funkciji je već riješen (34). Kombinirajući početni uvjet s rješenjem (34) dobije se rješenje za biomasu:

$$B_{Z_m}(D) = B_0 Z_m \exp \left[\frac{P_m^B D}{\chi Z_m K} \left(f(I_*^m) - f(I_*^m e^{-K Z_m}) \right) \right]. \quad (176)$$

Prvi izraz u argumentu eksponencijalne funkcije je analitičko rješenje (30), podijeljeno s χZ_m . Dakle, za uniformnu biomasu nađena je veza između analitičkog rješenja (34) i rješenja diferencijalne jednadžbe (174). Proizvodnja izmješanog sloja je sada jednaka razlici $B_Z(D)$ i $B_Z(0)$ pomnoženoj s χ :

$$P_{Z_m, T} = \chi B_0 Z_m \left[\exp \left[\frac{P_m^B D}{\chi Z_m K} \left(f(I_*^m) - f(I_*^m e^{-K Z_m}) \right) \right] - 1 \right]. \quad (177)$$

Osim utjecaja na biomasu, u trenutku D rast biomase (168) ima posljedice i za profil proizvodnje koji ima centralu ulogu u inverznom modelu. Prema (169), za vremenski ovisnu biomasu profil dnevne proizvodnje je jednak:

$$P_T(z) = \chi B(z, 0) \left[\exp \left(\frac{1}{\chi} P_T^B(z) \right) - 1 \right]. \quad (178)$$

U inverznom modelu je pretpostavljeno da je izmjereni profil normalizirane proizvodnje jednak omjeru dnevne proizvodnje i početne biomase (107). Taj pristup je u skladu s (11) jer normalizirana proizvodnja ne ovisi o biomasi. U slučaju modela rasta, izneseni pristup više ne vrijedi, što se jasno vidi iz prethodnog izraza, gdje se profil normalizirane proizvodnje javlja u drugoj ulozi u ovom rješenju. Kada bi se koristio profil proizvodnje iz modela rasta (178) optimalnu funkciju trebalo bi definirati dnevnom proizvodnjom, umjesto dnevnom normaliziranom proizvodnjom. Tada se javlja dodatni parametar χ čiju vrijednost treba procijeniti. Koliki je utjecaj χ na profil proizvodnje u modelu rasta može se jednostavno analizirati izražavanjem eksponencijalne funkcije u prethodnom izrazu kao sume i sređivanjem:

$$P_T(z) = \left[1 + \sum_{n=2}^{\infty} \frac{1}{n! \chi^{n-1}} (P_T^B(z))^{n-1} \right] B(z, 0) P_T^B(z). \quad (179)$$

Utjecaj χ na profil proizvodnje se očituje tek kao faktor drugog reda. Zaključak je da dva modela daju ekvivalentni profil proizvodnje u prvoj aproksimaciji.

Dinamički efekti rasta biomase na dnevnu proizvodnju do sada nisu detaljno istraživani. Uvažavanje vremenske dinamike biomase otvara nova zanimljiva pitanja o utjecaju rasta biomase na primarnu proizvodnju. Za inverzni model i njime procijenjene vrijednosti parametra važno je znati ograničenja kojima su podložni, ne samo model, već i upotreba dobivenih vrijednosti parametara. Parametri procijenjeni inverznim modelom se mogu koristiti u modelima rasta, ali samo u onima u kojima je vremenska dimenzija značajno dulja od jednog dana. To je nužna posljedica činjenice da je biomasa u modelu zadana kao konstantna tijekom inkubacija. Time je implicitno pretpostavljeno da je varijabilnost biomase značajna tek na duljim vremenskim skalama. U ekološkim modelima s vremenskom skalom reda veličine mjeseca ili godine, opravdano je korištenje fotosintetskih parametara procijenjenih iz *in situ* profila proizvodnje.

6.4 PROFIL PROIZVODNJE KAO DINAMIČKA STRUKTURA

Profil proizvodnje je teoretska struktura koja pojednostavnjuje kompleksnu dinamičku interakciju svjetlosti i fitoplanktona prožetu kroz vodeni stupac. Primarna proizvodnja, točnije fotosinteza, dinamički je proces čije su temeljne prostorne skale znatno manje od dubine fotičke zone, a vremenske skale znatno kraće od jednog dana (Rabinowitch i Govindjee, 1969; Kirk, 2011). U kontekstu mjerenja primarne proizvodnje *in situ*, prostorna skala problema je reda veličine fotičke zone dok je vremenska skala reda veličine jednog dana. U kontekstu modeliranja primarne proizvodnje prostorna skala može sezati i preko cijelog oceana, a time i vremenska skala nužno prelazi jedan dan. Tipično je cilj izračun godišnje primarne proizvodnje, pri čemu je važno razlučivanje godišnjeg hoda. To nije slučaj u ovom radu jer se inverzni model povezuje s *in situ* mjerenjima čija je karakteristična vremenska skala jedan dan.

Gledano iz perspektive duljih vremenskih skala (mjesec, godina), sam profil dnevne proizvodnje postaje dinamička veličina. Kako se mijenjaju fizikalni uvjeti i fiziološki status fitoplanktona tako se mijenja i dnevni profil proizvodnje što se na koncu odražava na fotosintetske parametre određene inverznim modelom. U modelu ovoga tipa varijable predstavljaju neku vrstu „prosjeaka” raznovrsnih fizioloških karakteristika jedinki koje sačinjavaju fitoplanktonsku populaciju. U prirodi se fiziološki status jedinki mijenja tijekom vremena, što se u modelu prikazuje promjenom vrijednosti fizioloških parametara, u ovom slučaju početnog nagiba α^B i asimilacijskog broja P_m^B . U ovom radu parametri su tretirani kao konstante tijekom vremenskog intervala od jednog dana što je nužna pretpostavka s obzirom da su inkubacije u tom trajanju. To je uobičajena praksa pri modeliranju primarne proizvodnje (Platt i Sathyendranath, 1988). Za kraće vremenske skale bile bi potrebne kraće inkubacije.

Nadalje, fotosintetski aparat protegnut kroz vodeni stupac se ovdje tretirao kao kompaktan fotosintetski sustav prema ideji koju je prvi zastupao Talling (1957). Prema Tallingu, cijeli vodeni stupac djeluje kao svojevrsni fotosintetski aparat s jedinstvenim fiziološkim karakteristikama. U ovom radu je prihvaćena ta pretpostavka koja se matematički očituje u vertikalno neovisnim fotosintetskim parametrima. To je bilo nužno kako bi se cijelom vodenom stupcu pridružila samo dva fotosintetska parametra, što je omogućilo prilagođavanje vrijednosti fotosintetskih parametara izmjenjenom profilu proizvodnje.

Profil proizvodnje je u većini dosadašnjih istraživanja služio kao sredstvo za određivanje proizvodnje vodenog stupca (Barber i Hilting, 2002), veličine koja predstavlja gornju granicu produktivnosti cijelog ekosustva (Kirk, 2011). No, postoje i istraživanja koja fokus prebacuju na sam profil proizvodnje, od kojih je ovdje izloženi rad jedan primjer. Sličan pristup ovome prate Siegel i sur. (2001) pri procijenjivanju parametara za profil proizvodnje, kao i Behrenfeld i Falkowski (1997) u svom vertikalno generaliziranom modelu proizvodnje. Međutim, ti pristupi ne koriste fundamentalne fotosintetske parametre funkcije svjetlosnog zasićenja (α^B i P_m^B), već promijenjene parametre, skrojene za upotrebu u njihovim modelima. Ti parametri imaju ograničen raspon primjene izvan samih modela za koje su napravljeni. Navedeni autori priznaju raskorak između parametara njihovih modela i parametara funkcije svjetlosnog zasićenja.

Na primjer, model razvijen od Behrenfelda i Falkowskog (1997) za procjenu primarne proizvodnje na regionalnim skalama uz pomoć satelitskih podataka, koristi parametar P_{opt}^B temeljen na analizi profila primarne proizvodnje mjerenih *in situ*. Ovaj parametar je maksimalna normalizirana proizvodnja opažena u proizvoljnom profilu dnevne primarne proizvodnje. Pošto tijekom dana raspoloživa svjetlost varira od nule u zoru do maksimuma, tipično u podne po lokalnom vremenu bez naoblake, te natrag do nule u sumrak, proizvodnja je ograničena svjetlošću samo dijelom dana i možda zasićena svjetlošću kroz ostatak dana. Stoga P_{opt}^B leži negdje između α^B i P_m^B te teži prema α^B ako intenzitet svjetlosti ostaje nizak tijekom dana, a prema P_m^B ako intenzitet svjetlosti ostaje pri intenzitetu dovoljnom za zasićenje tijekom većeg dijela dana. Interpretacija P_{opt}^B i usporedba s ovdje korištenim modelom je stoga nezgodna jer je P_{opt}^B reprezentativan parametar samo za promjenjive svjetlosne uvjete koji su vladali za vrijeme *in situ* mjerenja.

Ovdje upotrebljen model sadrži upravo α^B i P_m^B i to je ključna karakteristika koja ga odvađa od ostalih modela profila proizvodnje. Fotosintetski parametri ovdje korištenog modela se mogu procijeniti iz *in vitro* i *in situ* mjerenja, u usporedbi s drugim modelima koji koriste ili *in vitro* ili *in situ* procijenjene parametre, ali ne oboje. Početni nagib α^B i asimilacijski broj P_m^B , procijenjeni inverznim modelom, su pravi parametri funkcije svjetlosnog zasićenja. Oni služe za računanje proizvodnje u promjenjivim svjetlosnim uvjetima. Ako je cilj modeliranje proizvodnje u različitim svjetlosnim uvjetima, tada se upotrebljavaju α^B i P_m^B .

Tipični modeli koji koriste funkciju svjetlosnog zasićenja kod modeliranja vertikalne strukture primarne proizvodnje i biomase su modeli rasta fitoplanktona opisani u prethodnom poglavlju. Profil proizvodnje se u tim modelima ne tretira kao odvojena struktura. U takvim modelima su također često opisani procesi advekcije i miješanja. Potrebno je naglasiti da u jednadžbama tih modela članovi vezani za advekciju i miješanje utječu na biološku dinamiku samo kroz regulaciju distribucije biomase, te nemaju utjecaja na reakcijske članove. Strogo gledajući, distribucija biomase također utječe na optička svojstva morske vode i raspoloživu svjetlost, te posljedično i na primarnu proizvodnju, ali za procese koji se odvijaju na vremenskoj skali od jednog dana, taj proces nije od presudne važnosti. Međutim, kada svjetlost nije jedini faktor, advekcija i miješanje mogu znatnije utjecati na primarnu proizvodnju, mijenjajući temperaturni profil i distribuciju nutrijenata koji isto utječu na normaliziranu proizvodnju. Općenito se advekcija i miješanje smatraju faktorima koji kontroliraju akumulaciju biomase u fotičkoj zoni, a ne akumulaciju biomase pojedine stanice fitoplanktona (Vernet i Smith, 2007). U trenutku kada se uzmu uzorci morske vode te kada se inkubiraju i postave na željene dubine, advekcija i miješanje u prirodnim uvjetima su prekinuti. Primarna proizvodnja izmjerena *in situ* nije pod utjecajem advekcije i miješanja, iz jednostavnog razloga jer su uzorci fiksirani na zadanim dubinama, što eliminira advekciju, a miješanje unutar uzoraka se odvija na znatno manjim skalama od onih koje su parametrizirane koeficijentom turbulentnog miješanja u tipičnim modelima (Balch i Byrne, 1994). Stoga je model profila proizvodnje u ovom radu fokusiran isključivo na opis fotosinteze pod pretpostavkom da je upravo fotosinteza dominantni proces u inkubiranim uzorcima. Advekcija i miješanje su zanemareni.

Osim advekcije i miješanja, spektralni efekti su također zanemareni, premda njihov utjecaj nije eliminiran pri *in situ* mjerenju. Fotosinteza je proces ovisan o spektralnom sastavu svjetlosti koji je u moru ovisan o dubini (Kirk, 2011). Fitoplankton nije jednako efikasan pri iskorištavanju svjetlosti svih valnih duljina, točnije, odziv fotosintetskog aparata je spektralno ovisan. Spektralni efekti utječu na ishode modela, no još važnije od toga mijenjaju i samu strukturu modela te definicije fotosintetskih parametara u spektralnim modelima ne ostaju iste. Rezultati spektralnih modela se razlikuju od rezultata nespektralnih modela na poznat i sistematičan način (Sathyendranath i Platt, 2007). Implementacija spektralnih modela je složenija jednostavno zbog broja dodatnih parametara koji se javljaju u spektralnim modelima.

6.5 SPEKTRALNI EFEKTI

Dio modela koji opisuje odziv fitoplanktona na svjetlosnu pobudu je dakako funkcija svjetlosnog zasićenja koja predstavlja efikasnost fotosintetskog aparata u korištenju raspoložive svjetlosti. Kada je svjetlost monokromatska, dva parametra su dovoljna za opis odziva fitoplanktona: početni nagib α^B i asimilacijski broj P_m^B . Asimilacijski broj nije spektralno ovisan jer parametrizira fotosintetske procese neovisne o svjetlosti, takozvane „tamne reakcije” (Behrenfeld i Falkowski, 1997). Početni nagib α^B je spektralno ovisan jer parametrizira fotosintetske procese ovisne o svjetlosti (Sathyendranath i Platt, 1989). Početni nagib je u suštini mjera efikasnosti iskorištavanja svjetlosti pri fotosintezi. Spektralno raslojavanje ove efikasnosti se naziva akcijski spektar i označava se $\alpha^B(\lambda)$ (Kyewalyanga i sur., 1992), gdje je λ valna duljina. Akcijski spektar je uvelike određen apsorpcijskim spektrom fotosintetskih pigmenata i određuje efikasnost s kojom je svjetlost određene valne duljine iskorištena u fotosintezi (Sathyendranath i Platt, 1989).

Kada se razmatra spektralni sastav svjetlosti, iradijanca se promatra kao funkcija valne duljine:

$$I = \int_{\lambda} I(\lambda) d\lambda, \quad (180)$$

gdje je sada $I(\lambda)$ iradijanca po jedinici valne duljine. Kako bi se akcijski spektar uključio u model potrebno je povezati svjetlost određene valne duljine s efikasnošću iskorištavanja svjetlosti pri toj valnoj duljini. Za valnu duljinu λ produkt $\alpha^B(\lambda)I(\lambda)$ je normalizirana proizvodnja po valnoj duljini uzrokovana svjetlošću te valne duljine, uz pretpostavku da je iradijanca $I(\lambda)$ malena. Ukupna normalizirana proizvodnja je sada integral efikasnosti preko spektra vidljive svjetlosti. U literaturi je česta oznaka za ovaj integral Π_{λ}^B :

$$\Pi_{\lambda}^B = \int_{\lambda} \alpha^B(\lambda)I(\lambda) d\lambda. \quad (181)$$

Sada se u funkciji svjetlosnog zasićenja javlja Π_{λ}^B na mjestu $\alpha^B I$, tako da funkcija svjetlosnog zasićenja koja uvažava spektralne efekte glasi (Sathyendranath i Platt, 1989):

$$p^B(I(\lambda)) = P_m^B \left(1 - \exp(-\Pi_{\lambda}^B / P_m^B) \right). \quad (182)$$

Za računanje proizvodnje na dubini treba uvažiti i ovisnost iradijanca o dubini koja se

jednostavno zadaje kao $I(\lambda, z, t)$ te je iradijanca na dubini z sada:

$$I(\lambda, z, t) = I_0(\lambda, t) \exp(-K(\lambda)z), \quad (183)$$

gdje je $K(\lambda)$ spektralno razložen koeficijent atenuacije. Uz iste pretpostavke analitičkog modela profil dnevne normalizirane proizvodnje glasi:

$$P_T^B(z) = \int_0^D P_m^B \left[1 - \exp \left(- \left(\int_{\lambda} \alpha^B(\lambda) I_0^m(\lambda) e^{-K(\lambda)z} d\lambda \right) \sin(\pi t/D) / P_m^B \right) \right] dt. \quad (184)$$

Ovaj izraz je matematički istovjetan izrazu (31), s razlikom da se na mjestu produkta $\alpha^B I_0^m e^{-Kz}$ javlja integral $\int_{\lambda} \alpha^B(\lambda) I_0^m(\lambda) e^{-K(\lambda)z} d\lambda$. Ovaj integral nema vremensku ovisnost te je posljedično i rješenje za dnevnu normaliziranu proizvodnju istovjetno, također s razlikom da se na mjestu $\alpha^B I_0^m e^{-Kz}$ u rješenju (42) javlja $\int_{\lambda} \alpha^B(\lambda) I_0^m(\lambda) e^{-K(\lambda)z} d\lambda$, kroz što se očituje utjecaj spektralnog sastava svjetlosti na profil proizvodnje. Kako bi ovo rješenje bilo od praktične koristi, potrebno je poznavanje akcijskog spektra koje pak zahtijeva značajno više mjerenja od onih dostupnih na standardnim oceanografskim krstarenjima što je najveća mana spektralnog modela iz perspektive implementacije.

Jasno je da asimilacijski broj ne ovisi o spektralnom sastavu svjetlosti te procijenjen inverznim modelom ostaje identičan asimilacijskom broju procijenjenom iz *in vitro* mjerenja. No, to nije slučaj za početni nagib. Pri *in vitro* eksperimentima spektralna kvaliteta izvora svjetlosti određuje početni nagib (Kirk, 2011). Idealan slučaj je spektralno neutralan izvor svjetlosti pomoću kojeg se dobiva spektralno neutralan početni nagib. No, ako je izvor svjetlosti monokromatski, početni nagib tada karakterizira odziv fotosinteze za određenu valnu duljinu. U suštini, tako se i određuje akcijski spektar. Niz inkubacija, od kojih je svaka inkubacija izložena pojedinačnoj monokromatskoj vidljivoj svjetlosti, se obavi preko vidljivog spektra te se u konačnici rekonstruira akcijski spektar (Bjorn, 2002).

U prirodnim uvjetima je nemoguće imati spektralno neutralan izvor, iz očitog razloga što je izvor Sunce, a spektar Sunčevog zračenja nije uniforman. Dodatna komplikacija je promjena spektralnog sastava svjetlosti s dubinom. Pri većim dubinama proizvodnja je ograničena raspoloživom svjetlošću, linearno je ovisna o iradijanci i asimilacijski broj ima maleni utjecaj na proizvodnju jer ne dolazi do zasićenja fotosinteze. Stoga inkubacije na većim dubinama sadrže više informacija o početnom nagibu. S obzirom da u moru

plava svjetlost dominira pri većim dubinama, može se reći da je početni nagib procijenjen inverznim modelom pristran prema plavoj svjetlosti. No, važno je primijetiti da se utjecaj početnog nagiba ne vidi isključivo pri većim dubinama nego i kroz cijeli vodeni stupac. Dokaz tome je činjenica da je u analitičkom rješenju funkcija $f_z(I_*^m e^{-Kz}) < 1$. Da je funkcija $f_z(I_*^m e^{-Kz})$ jednaka jedinici za određeni I_*^m , proizvodnja bi bila jednaka $P_m^B D$, što nije slučaj. To govori da se kroz cijeli vodeni stupac u određenim trenucima javlja proizvodnja ispod stope zasićenja određene asimilacijskim brojem. Jednostavno objašnjenje je da se zbog vremenski ovisne površinske iradijance javljaju razdoblja niskog intenziteta svjetlosti koji uzrokuju proizvodnju ispod stope P_m^B . Očiti primjeri su jutro i sumrak. Također, naoblaka uzrokuje smanjenje iradijance i proizvodnje kroz vodeni stupac, u odnosu na proizvodnju koja bi nastupila bez naoblake. Početni nagib i asimilacijski broj se procijenjuju iz mjerenja profila proizvodnje, a pošto kroz cijeli vodeni stupac oba parametra imaju utjecaj na proizvodnju, može se zaključiti da je početni nagib procijenjen inverznim modelom analogan početnom nagibu procijenjenom iz *in vitro* mjerenja.

Uz uvažavanje spektralne ovisnosti početnog nagiba također se mijenja i definicija fotoadaptacijskog parametra $I_k = P_m^B / \alpha^B$. Uvažavajući akcijski spektar, nova definicija fotoadaptacijskog parametra glasi:

$$I_{k,\lambda} = \frac{P_m^B}{\Pi_\lambda^B} \int_\lambda I(\lambda) d\lambda. \quad (185)$$

Prema ovoj definiciji $I_{k,\lambda}$ je funkcija spektralnog sastava svjetlosti. Kako se spektralni sastav svjetlosti mijenja s dubinom, mijenja se i vrijednost fotoadaptacijskog parametra. Posljedica ove definicije je vertikalna ovisnost fotoadaptacijskog parametra, čak i u slučaju kada su $\alpha^B(\lambda)$ i P_m^B vertikalno homogeni. U nespektralnim modelima, poput modela korištenog u ovom radu, Π_λ^B je aproksimiran s $\Pi_\lambda^B = \langle \alpha^B \rangle \int_\lambda I(\lambda) d\lambda$ što odgovara pretpostavci da je akcijski spektar uniforman. Uz tu pretpostavku slijedi da je i fotoadaptacijski parametar neovisan o dubini. U tom slučaju, on se može procijeniti jednostavno kao omjer P_m^B / α^B , što je i napravljeno u inverznom modelu.

6.6 ALTERNATIVE INVERZNOM MODELU

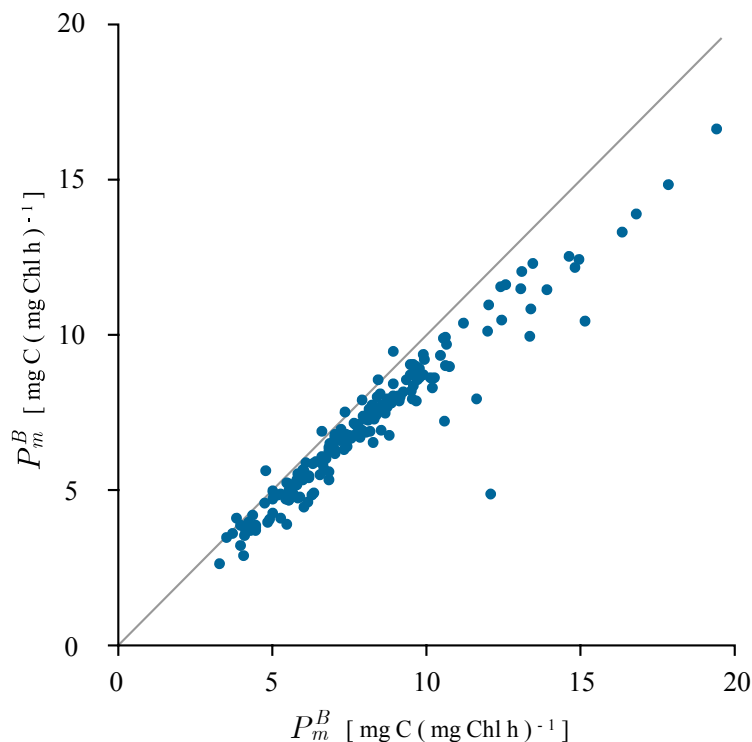
Ideja određivanja vrijednosti fotosintetskih parametara na temelju *in situ* mjerenja je relativno stara (Herman i Platt, 1986; Platt i Sathyendranath, 1993a; Behrenfeld i Falkowski, 1997). Iz literature najbližnji pristup ovdje izloženom inverznom modelu prate Herman i Platt (1986). Oni također razmatraju profil proizvodnje kao funkciju fotosintetskih parametara i procijenjuju vrijednosti fotosintetskih parametara na temelju izmjenjenog profila proizvodnje. Njihov model također sadrži fotosintetske parametre funkcije svjetlosnog zasićenja. Glavna razlika s ovdje predstavljenim pristupom je da oni pretpostavljaju početne vrijednosti parametara i ne minimiziraju optimalnu funkciju ovoga oblika već je statistički korigiraju da bi smanjili pretragu na proizvoljno zadani dio parametarskog prostora. Također, u njihovom radu (Herman i Platt, 1986) nije jednoznačno objašnjeno koriste li izmjereno ili modelirano solarno zračenje.

Za razliku od Hermana i Platta (1986), neki autori ne koriste cijeli profil proizvodnje pri određivanju P_m^B iz *in situ* mjerenja, već određuju P_m^B samo na temelju rezultata mjerenja na najplićoj razini. Pri tom nerijetko pretpostavljaju zasićenje proizvodnje tijekom cijelog dana. Cjelodnevno zasićenje proizvodnje nije moguće zbog dnevnog hoda iradijance, ali unatoč tome ne mora nužno biti loše slaganje vrijednosti parametara procijenjenih na taj način s onima dobivenim inverznim modelom. Prethodno spomenuti radovi Behrenfelda i Falkowskog (1997) i Siegela i sur. (2001) su tipičan primjer ovog pristupa.

Opravdanje za tretiranje trenutne proizvodnje konstantnom za najpliću dubinu leži u tome da se raspoloživa iradijanca smatra dovoljno visokom da uzrokuje zasićenje proizvodnje tijekom većeg dijela dana, ne samo za najpliću razinu, već i do prve optičke dubine $1/K$. Je li to zaista slučaj lako se provjeri razmatrajući vrijednost funkcije $f_z(I_*^m e^{-Kz})$. Za visoke vrijednosti $I_*^m e^{-Kz}$ funkcija $f_z(I_*^m e^{-Kz})$ teži u 1. Na slici 38 se jasno vidi kako točke koje imaju visoku vrijednost $I_*^m e^{-Kz}$ također imaju i vrijednost funkcije $f_z(I_*^m e^{-Kz})$ jako blizu 1. To upućuje na opravdanost aproksimacije normalizirane proizvodnje na prvoj dubini mjerenja s $P_T^B(z_1) \approx P_m^B D$. Pod tim uvjetom lako se odredi asimilacijski broj kao:

$$\hat{P}_m^B = \tilde{P}_T(z_1) / \left(\tilde{B}(z_1) D \right). \quad (186)$$

Odnos ovako procijenjenih vrijednosti asimilacijskog broja i vrijednosti dobivenih inverznim modelom je prikazan na slici 45. Sa slike se vidi da je P_m^B uglavnom blago podcijenjen



Slika 45. Usporedba procijenjenih vrijednosti asimilacijskog broja dobivenih inverznim modelom (analitički model) i pomoću aproksimacije (186). Na apscisi su vrijednosti iz inverznog modela dok su na ordinati vrijednosti iz aproksimacije. U aproksimaciji (186) koristi se samo $\tilde{P}_T^B(z_1)$ dok se u inverznom modelu koristi cijeli izmjereni profil proizvodnje.

u odnosu na vrijednosti koje se dobiju inverznim modelom. Razlog tome je pretpostavka zasićenja proizvodnje tijekom cijelog dana. U tom slučaju, P_m^B u modelu ne mora biti visok da bi dosegao izmjerenu vrijednost proizvodnje. Time procijenjene vrijednosti P_m^B bivaju priklonjene nižim vrijednostima. U analitičkom rješenju normalizirana proizvodnja je uvijek manja od $P_m^B D$ i zato P_m^B doseže veću vrijednost u inverznom modelu nego kada se proizvodnja pri z_1 aproksimira s $P_m^B D$. Iako je dobro slaganje vrijednosti P_m^B dobivenih ovim putem i vrijednosti dobivenih pomoću inverznog modela, ne znači da je unaprijed opravdano pretpostaviti zasićenje proizvodnje pri najplićim dubinama. Za postaju Aloha to je doista slučaj, ali ta pretpostavka ne mora nužno vrijediti svugdje. Mana pristupa Behrenfelda i Falkowskog (1997) i Siegela i sur. (2001) je upravo u tome da ti autori unaprijed pretpostavljaju zasićenje proizvodnje pri površini, što je često korištena pretpostavka, te se slaganje vrijednosti asimilacijskog broja procijenjenih *in vitro* metodom i vrijednosti asimilacijskog broja procijenjenih prema (186) smatra unaprijed dobrim (Cullen i sur., 1992).

Ponešto drugačiji pristup predlažu Platt i Sathyendranath (1993a) te testiraju Forget i sur. (2007). Temeljnu ideju njihovog pristupa tvori linearizacija analitičkog rješenja za proizvodnju vodenog stupca. Tu linearizaciju kombiniraju s omjerom proizvodnje vodenog stupca $P_{Z,T}$ i ukupne dozračene energije tijekom dana I_T . Zapisivanje omjera $P_{Z,T}/I_T$ kao funkcije fotosintetskih parametara omogućilo im je određivanje vrijednosti samih parametara pomoću iterativnog postupka. Njihova metoda koristi profil proizvodnje samo kao sredstvo za računanje $P_{Z,T}$. Stoga vrijednosti parametara dobivene tim postupkom nisu optimalne s obzirom na profil proizvodnje. Kao posljedica linearizacije rješenja za $P_{Z,T}$ procijenjene vrijednosti parametara vrijede samo u rasponu I_*^m za koji je linearizacija dobra aproksimacija pravog rješenja.

Pristup Forget i sur. (2007) bi možda postigao bolju točnost da su umjesto $P_{Z,T}$ razmatrali $P_{Z,T}^B$. U tom slučaju se može pratiti sljedeći postupak. Prvo je važno opaziti dobro slaganje dnevne normalizirane proizvodnja dane analitičkim rješenjem (160) i mjerenja (slika 39). To upućuje na mogućnost određivanja početnog nagiba poznavajući asimilacijski broj i izmjerenu normaliziranu proizvodnju vodenog stupca. Uvrštavanjem prethodno određenog asimilacijskog broja (186) u (160) dobije se:

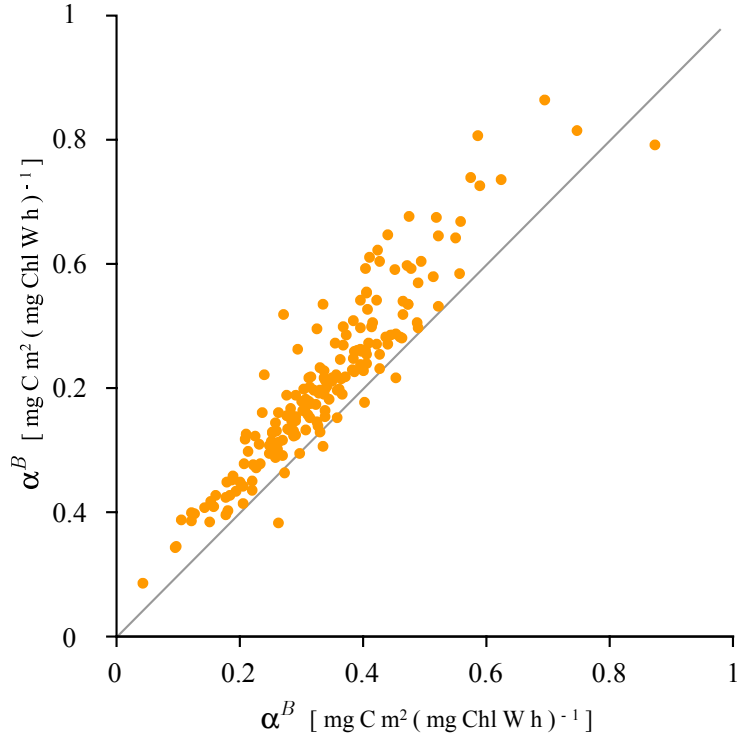
$$\tilde{P}_{Z,T}^B = \tilde{P}_T^B(z_1) f(I_*^m) / \tilde{K}, \quad (187)$$

gdje je $\tilde{P}_{Z,T}^B = \zeta \tilde{P}_T^B$. U dobivenom izrazu $f(I_*^m)$ je jedina veličina čija je vrijednost nepoznata. Ta činjenica se može iskoristiti za određivanje početnog nagiba korištenjem definicije skalirane podnevne iradijance $I_*^m = I_0^m \alpha^B / P_m^B$. Pošto je funkcija $f(I_*^m)$ poznata, za odrediti α^B treba iz vrijednosti $f(I_*^m)$ odrediti vrijednost argumenta I_*^m :

$$I_*^m = f^{-1} \left(\tilde{P}_{Z,T}^B \tilde{K} / \tilde{P}_T^B(z_1) \right). \quad (188)$$

Inverznu funkciju $f(I_*^m)$ je komplicirano naći jer je $f(I_*^m)$ beskonačna suma te se I_*^m može odrediti numerički, za što postoji niz metoda na raspolaganju (Atkinson, 1989). Za odrediti α^B , jednostavno ga se izluči iz $I_*^m = I_0^m \alpha^B / P_m^B$, te se uvrštavanjem prethodnog izraza za I_*^m i (186) za P_m^B konačno dobije:

$$\hat{\alpha}^B = f^{-1} \left(\tilde{P}_{Z,T}^B \tilde{K} / \tilde{P}_T^B(z_1) \right) \tilde{P}_T^B(z_1) / \left(\tilde{I}_0^m D \right). \quad (189)$$



Slika 46. Usporedba procijenjenih vrijednosti početnog nagiba dobivenih inverznim modelom (analitički model) i pomoću aproksimacije (189). Na apscisi su vrijednosti iz inverznog modela dok su na ordinati vrijednosti iz aproksimacije. U aproksimaciji (189) koristi se $\tilde{P}_{Z,T}^B$ i $\tilde{P}_T^B(z_1)$, dok se u inverznom modelu koristi izmjereni profil proizvodnje.

Odnos ovako procijenjenih vrijednosti početnog nagiba i vrijednosti dobivenih inverznim modelom, s analitičkim rješenjem, je prikazan na slici 46. Za razliku od P_m^B , α^B je uglavnom precijenjen u usporedbi s vrijednostima dobivenim pomoću inverznog modela. To je i očekivano jer podcijenjeni P_m^B zahtjeva veći α^B da bi model dosegao $\tilde{P}_{Z,T}^B$. Kao posljedica određivanja α^B na temelju $P_{Z,T}^B$ ova kombinacija α^B i P_m^B drži normaliziranu proizvodnju vodenog stupca jednaku izmjerenoj, što je poželjno svojstvo modela.

Da bi se u prethodnom koraku moglo pretpostaviti dobro slaganje analitičkog rješenja za $P_{Z,T}^B$ i mjerenja, trebalo je prvo istražiti „sposobnost“ analitičkog modela u opisivanju primarne proizvodnje. Za to je trebalo procijeniti vrijednosti parametara inverznim modelom te ih iskoristiti za modeliranje $P_{Z,T}^B$. Tek nakon što je demonstrirano dobro slaganje modela i mjerenja (slika 39), točnije da je struktura analitičkog modela adekvatna za modeliranje $P_{Z,T}^B$, opravdano je smatrati da analitički model može opisati normaliziranu proizvodnju vodenog stupca. Zatim je opravdano određivati parametre na temelju te pretpostavke.

Svojstvo analitičkog modela da precizno opisuje $P_T^B(z)$ i $P_{Z,T}^B$ se očituje tek kada su vrijednosti parametara optimalne. Mana pristupa Platta i Sathyendranath (1993a) je, slično kao kod Behrenfelda i Falkowskog (1997), pretpostavljanje slaganja mjerenja i aproksimativnih modela bez provjeravanja je li slaganje moguće za pravi model koji ne sadrži aproksimacije. Premda se tim postupcima može odrediti približna vrijednost α^B i P_m^B , postupci zanemaruju informacije sadržane u profilu proizvodnje. Konkretno, tada P_m^B nije optimalan za cijeli profil, već je samo prikladan za prvu dubinu mjerenja. Početni nagib je optimalan za $\tilde{P}_{Z,T}^B$, ali nije za profil proizvodnje. Iako se $\tilde{P}_{Z,T}^B$ određuje iz profila proizvodnje, sve informacije sadržane u profilu proizvodnje se svode na jedan broj.

6.7 FIZIOLOŠKA INTEPRETACIJA FOTOSINTETSKIH PARAMETARA

Izloženi model i metode mjerenja primarne proizvodnje tretiraju fotosintetski aparat, a time i sintezu organske tvari, kao „crnu kutiju”. Ulaz u model je svjetlost, a izlaz količina asimiliranog ugljika. Modeli ovoga tipa uvažavaju kinetiku fotosinteze i predviđaju brzinu odvijanja procesa, ali ne ulaze u samu strukturu procesa, točnije, ne razmatraju fiziologiju fitoplanktona. Isto vrijedi za *in vitro* i *in situ* inkubacije. Kombinacijom mjerenja i modela mogu se naknadno odrediti vrijednosti fotosintetskih parametara koji parametriziraju ovisnost primarne proizvodnje o svjetlosti. Kao što je već spomenuto, elementi modela koji predstavljaju fiziološki status fitoplanktona su upravo fotosintetski parametri. Za povezivanje fotosintetskih parametara s pojedinim fiziološkim obilježjima potrebni su modeli fotosintetskog aparata koji se temelje na fiziološkim mehanizmima te se počevši od njih dolazi do funkcija svjetlosnog zasićenja (Eilers i Peeters, 1988).

U jednostavnom modelu, fotosintetski aparat stanice se sastoji od takozvanih fotosintetskih jedinica (Crill, 1977). Pojedina fotosintetska jedinica se sastoji od reakcijskog centra i antene. Antena se sastoji od pigmenata koji apsorbiraju svjetlost, s klorofilom *a* kao dominantnim apsorpcijskim pigmentom (Rabinowitch i Govindjee, 1969). Nakon što antena apsorbira foton, energija se prenosi u klorofil reakcijskog centra. Svjetlost koju klorofil apsorbira služi za odvijanje procesa unutar reakcijskog centra. Reakcijski centar se u svakom trenutku nalazi u jednom od dva stanja: ili zauzet ili slobodan (Eilers i Peeters, 1988). Dok je slobodan može procesirati apsorbirani foton, a dok je zauzet ne može.

Neka fotosintetska jedinica sadrži u prosjeku Q molekula klorofila (tipično $Q \sim 10^3$) i neka je stopa apsorpiranja fotona jednaka $I\kappa$, gdje je κ efektivni apsorpcijski presjek molekule klorofila. Fotosinteza se ne odvija trenutno već je za procesiranje jednog fotona potrebno određeno vrijeme, takozvano vrijeme preokreta τ („turnover time“). Prema tome, prosječan broj fotona koji padnu na antenu fotosintetske jedinice u vremenu τ je jednak $QI\kappa\tau$. Prema Petersonu i sur. (1987) vjerojatnost da je jedan foton pao na antenu fotosintetske jedinice $Pr(> 0)$ je jednaka:

$$Pr(> 0) = 1 - \exp(-QI\kappa\tau). \quad (190)$$

Taj rezultat se temelji na shvaćanju procesa apsorpcije kao procesa s dva stanja (ili ima ili nema fotona) te na Poissonovoj distribuciji vjerojatnosti da je u $n\tau$ vremenskom intervalu pao $QI\kappa\tau$ broj fotona na antenu reakcijskog centra. Navedeni izraz opisuje saturacijski proces koji ovisi o iradijanci I koja se u ovom kontekstu interpretira kao tok fotona (Peterson i sur., 1987). Kada je tok fotona I nizak, eksponencijalni član je visok i vjerojatnost da je antena apsorpirala foton je malena. Pri niskom toku fotona reakcijski centar mora čekati sljedeći foton nakon obrade jednog fotona. Time je i vjerojatnost zauzeća reakcijskog centra malena. Povećanjem toka fotona I opada eksponencijalni član te raste vjerojatnost apsorpcije fotona, a time i vjerojatnost zauzeća reakcijskog centra. Što je češće zauzet reakcijski centar veća će biti i fotosintetska stopa. Pri visokom I , reakcijski centar je konstantno zauzet i fotosintetska stopa se ne može povećati rastom I .

Desna strana izraza (190) se također može interpretirati kao broj fotosintetskih jedinica u danoj stanici koje su u proizvoljnom trenutku zauzete zbog izloženosti toku fotona I . Prema Falkovskom (1981), asimilacijski broj P_m^B po definiciji odgovara produktu broja svih fotosintetskih jedinica i broja obrađenih atoma ugljika u jedinici vremena. Stoga, kada su sve fotosintetske jedinice zauzete stopa proizvodnje je jednaka P_m^B . U kombinaciji s izrazom (190) za normaliziranu proizvodnju se dobije:

$$P^B = P_m^B \left(1 - \exp(-QI\kappa\tau) \right). \quad (191)$$

Ovaj izraz se može usporediti s Plattovom funkcijom svjetlosnog zasićenja (6):

$$p^B(I) = P_m^B \left(1 - \exp(-\alpha^B I / P_m^B) \right), \quad (192)$$

iz čega izravno slijedi:

$$I_k = 1/Q\kappa\tau, \quad (193)$$

što pokazuje vezu fotoadaptacijskog parametra i fizioloških karakteristika fitoplanktona: broja molekula klorofila po fotosintetskoj jedinici Q , apsorpcijskog presjeka molekule klorofila κ i vremena obrade jednog fotona τ . Od triju parametara, promjena vrijednosti fotoadaptacijskog parametra se najčešće manifestira kroz promjenu prosječnog broja molekula klorofila po fotosintetskoj jedinici, koja se javlja kao posljedica prilagodbe na promjenu iradijance (Dubinsky i sur., 1986). Pri povećanoj iradijanci koncentracija klorofila tipično pada dok pri smanjenoj raste.

Na tragu ovog razmatranja može se proučiti godišnji hod fotoadaptacijskog parametra na postaji Aloha. S tim ciljem, iz skupa procijenjenih vrijednosti fotosintetskih parametara za svaki dan u godini izračunate su prosječne vrijednosti fotoadaptacijskog parametra koje padaju u interval od 31 dana oko pojedinog dana. Kao reprezentativni parametri uzeti su parametri procijenjeni analitičkim modelom. Na godišnji hod tako dobivenih srednjih mjesečnih vrijednosti I_k prilagođena je suma dvije sinusoide superponirane na srednju vrijednost. Prva sinusoida ima godišnji period, a druga polugodišnji. Godišnji hod prosječnih mjesečnih vrijednosti fotoadaptacijskog parametra je aproksimiran na ovaj način. Dobiveni rezultati su prikazani na slici 47. Vidi se kako fotoadaptacijski parametar ima izražen godišnji hod, s maksimumom u lipnju, nakon čega počinje opadati, doseže minimum u siječnju i raste opet od veljače do svibnja. Uzimajući I_k kao mjeru fotoadaptacije, vidi se da ima niže vrijednosti tijekom zime, kada je intenzitet svjetlosti slabiji, te poprima veće vrijednosti tijekom ljeta, kada je intenzitet svjetlosti jači. Ovo je snažan argument za fotoadaptaciju i ide u prilog prethodnom razmatranju.

Razmatranje visokih intenziteta svjetlosti i zasićenja reakcijskih centara je omogućilo uspostavljanje veze (193). Pri niskim intenzitetima svjetlosti situacija je ponešto drugačija. Kada je tok fotona nizak, reakcijski centar nije zauzet između dolazaka dvaju sukcesivnih fotona. U tom slučaju potrebno je razmotriti apsorbirane fotone, a ne raspoložive. Neka je s I_a označena apsorbirana iradijanca, određena brojem fotona koje je apsorbirao klorofil. Ekvivalentno početnom nagibu funkcije svjetlosnog zasićenja definira se maksimalni kvantni odziv fotosinteze kao:

$$\phi_m = \left. \frac{dP^B}{dI_a} \right|_{I_a \rightarrow 0} \quad (194)$$

(Bannister, 1974). Kvantni odziv se koristi u takozvanim modelima apsorbirane svjetlosti, koji se razlikuju od modela korištenog u ovom radu po tome što se ne temelje na raspoloživoj već na apsorbiranoj svjetlosti I_a (Sathyendranath i Platt, 2007). Za uspostaviti vezu dvaju tipova modela i time pokazati fiziološki aspekt početnog nagiba potrebno je razmotriti izračun primarne proizvodnje pri niskim intenzitetima svjetlosti. S tim ciljem razmotrimo sloj debljine Δz i biomase B koji je izložen iradijanci I . Proizvodnja po jediničnom volumenu sloja je jednaka $P = B\alpha^B I$, a ukupna proizvodnja sloja je:

$$\Delta P = P\Delta z = \alpha^B IB\Delta z. \quad (195)$$

Iradijanca koju je fitoplankton apsorbirao u sloju je jednaka:

$$\Delta I_a = a_*^B IB\Delta z, \quad (196)$$

gdje je a_*^B specifični apsorpcijski koeficijent klorofila. Za izračunati primarnu proizvodnju na temelju apsorbirane svjetlosti iskoristi se definicija maksimalnog kvantnog odziva (194) te se dobije:

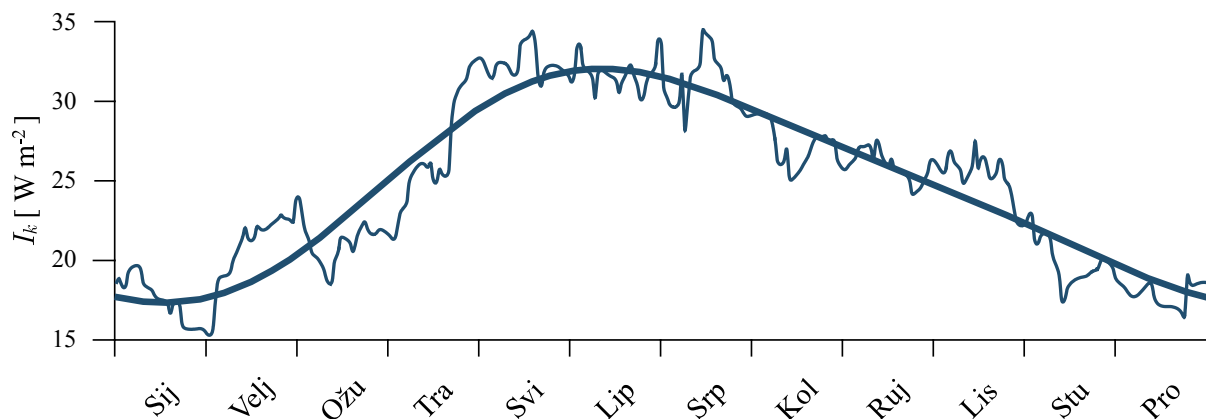
$$\Delta P = \phi_m a_*^B IB\Delta z. \quad (197)$$

Usporedbom (197) i (195) dolazi se do veze početnog nagiba i kvantnog odziva:

$$\alpha^B = a_*^B \phi_m, \quad (198)$$

koji su prvi demonstrirali Platt i Jassby (1976). Prema dobivenom izrazu početni nagib je razdvojen na dva svojstva: maksimalni kvantni odziv fotosinteze, koji je biološko svojstvo, i specifični apsorpcijski koeficijent klorofila, koji je fizikalno svojstvo.

Maksimalni kvantni odziv fotosinteze ima teorijsku gornju granicu od $0.125 \text{ mol O}_2 \text{ E}^{-1}$, gdje je E mol fotona (Falkowski i Raven, 2007). Vrijednost ϕ_m od $0.125 \text{ mol O}_2 \text{ E}^{-1}$ dolazi jer je pri fotosintezi za oslobađanje jedne molekule kisika potrebno osam fotona (Rabinowitch i Govindjee, 1969). To je takozvani kvantni zahtjev fotosinteze („quantum requirement”) i zbog toga maksimalni kvantni odziv fotosinteze ne može prijeći $1/8$. Ova vrijednost bi bila opažena jedino kada bi svi apsorbirani fotoni bili iskorišteni u fotokemijskim procesima. Niže vrijednosti se očekuju jer svjetlost mogu apsorbirati pigmenti koji



Slika 47. Godišnji hod srednjih mjesečnih vrijednosti fotoadaptacijskog parametara I_k za postaju Aloha. Tanka krivulje odgovara mjesečnim srednjacima za svaki dan u godini, koji su izračunati iz procijenjenih vrijednosti parametara 15 dana prije i 15 dana poslije određenog dana. Debela krivulja je suma sinusoida koje su prilagođene mjesečnim srednjacima.

nisu povezani s fotosintetskim aparatom te disipiraju apsorbiranu energiju (Anderson i sur., 1995). Većina varijabilnosti ϕ_m dolazi upravo zbog varijabilnosti udjela pigmentata koji mogu prebaciti primljenu energiju u reakcijski centar (MacIntyre i sur., 2002). Varijacija specifičnog apsorpcijskog koeficijenta klorofila je također uzrokovana udjelom klorofila među apsorpcijskim pigmentima, a dijelom i veličinom stanice i raspodjelom pigmentata (Morel i Bricaud, 1981; Berner i sur., 1989). Opće je prihvaćeno da je glavnina varijabilnosti početnog nagiba uzrokovana promjenama a_*^B zbog kompleksnosti pigmentnih struktura (MacIntyre i sur., 2002).

Prema svemu navedenom, iako izloženi model korišten u inverznom postupku ima empirijski karakter, također ima i vezu s fiziološkim obilježjima fitoplanktona. Ta veza je značajna jer se njome otvaraju vrata interpretaciji i konstrukciji kompleksnijih modela koji povezuju fotokemijske, biofizičke i metaboličke procese fitoplanktona s mjerljivim veličinama, poput ukupne asimilacije ugljika. Time je pokazano da su modeli zaista fizikalno povezani s procesom fotosinteze, a da nisu samo matematičke tvorevine nužne za opisivanje primarne proizvodnje u pelagičkom ekosustavu.

7 ZAKLJUČAK

Od uvođenja ^{14}C metode za mjerenje fitoplanktonske primarne proizvodnje (Stemann Nielsen, 1952) pa do danas, razvile su se dvije implementacije te metode: *in vitro* i *in situ*, od kojih se samo jedna koristi za procjenjivanje vrijednosti fotosintetskih parametara, a to je *in vitro*. U ovom radu je upotrebljen već postojeći model primarne proizvodnje od Platta i sur. (1990), detaljno je analiziran, nadopunjen novim rješenjima i novim formalizmom te je iskorišten u inverznom modelu za procjenu vrijednosti fotosintetskih parametara iz *in situ* mjerenja primarne proizvodnje.

Model koristi relativno malen broj pretpostavki u odnosu na kompleksnost procesa primarne proizvodnje. Temeljne pretpostavke opisuju: odziv fitoplanktonske proizvodnje na svjetlosnu pobudu, dnevni hod površinske iradijance i optička svojstva vodenog stupca. Pomoću njih uspostavljen je model dnevne primarne proizvodnje i nađeno je analitičko rješenje za profil proizvodnje, te uz dodatnu pretpostavku o vertikalnoj ovisnosti biomase, i analitičko rješenje za proizvodnju vodenog stupca u tom slučaju. Navedena analitička rješenja nadopunjuju do sada razvijenu teoriju primarne proizvodnje u pelagičkom ekosustavu i prva su analitička rješenja tih problema.

Strogo gledano, analitičko rješenje za profil dnevne proizvodnje vrijedi kada je hod površinske iradijance sinusoidalna, što je dobra aproksimacija na dan bez naoblake. Ujedno vrijedi i za optički nehomogen vodeni stupac te je prvo analitičko rješenje i toga problema. Analitička rješenja su nađena samo za Plattovu funkciju svjetlosnog zasićenja dok su za ostale funkcije numeričkom integracijom rješavani integrali za profil proizvodnje i ukupnu proizvodnju vodenog stupca. S tim ciljem je razvijen matrični model primarne proizvodnje koji, u jedinstvenom formalizmu, objedinjuje numeričku verziju analitičkog modela.

Centralni element novog formalizma čini matrica iradijance koja sadrži vrijednosti iradijance u svim vremenskim koracima i pri svim dubinama. Djelovanjem funkcije svjetlosnog zasićenja na pojedini element matrice iradijance stvorena je matrica proizvodnje, koja sadrži vrijednosti trenutne primarne proizvodnje modela. Matrica proizvodnje je kasnije korištena za modeliranje profila proizvodnje i za modeliranje proizvodnje vodenog stupca. Prednost matričnog modela nad analitičkim se očituje u tome što matrični model može upotrijebiti izmjereni dnevni hod iradijance, izmjerenu biomasu i proizvoljnu funkciju svjetlosnog zasićenja.

Nakon uspostavljanja analitičkog i matičnog modela za profil proizvodnje razvijen je inverzni model koji određuje vrijednosti fotosintetskih parametara iz rezultata *in situ* inkubacija. Problem određivanja vrijednosti fotosintetskih parametara je u inverznom modelu tretiran kao optimizacijski problem u kojem je cilj naći vrijednosti parametara za koje model najmanje odstupa od mjerenja. Rješenja za profil proizvodnje iz analitičkog i matičnog modela su objedinjena u inverznom modelu kao podmodeli za modeliranje vertikalne strukture primarne proizvodnje. Usporedbom modela i *in situ* izmjerenih profila proizvodnje otvorena su vrata za procjenjivanje vrijednosti fotosintetskih parametara.

U sklopu inverznog modela analiziran je odnos modela i mjerenja te su definirana odstupanja i relativne greške modela. Pokazana je jedinstvenost minimuma, napravljena analiza parametarskog prostora i demonstrirana dobra definirana inverznog problema. Analizirana su ograničenja primjenjivosti inverznog modela i uvjeti u kojima se inverzni model može uspješno primijeniti za procjenu vrijednosti oba fotosintetska parametra. Također, nađeno je važno svojstvo modela prema kojemu se dnevna proizvodnja u modelu uvijek smanjuje s povećanjem dubine, što je posljedica pretpostavke vertikalne uniformnosti fotosintetskih parametara.

Kao konačni ishod, inverzni model predstavljen u ovom radu može procijeniti vrijednosti fotosintetskih parametara funkcija svjetlosnog zasićenja iz *in situ* profila fitoplanktonske proizvodnje. Parametri procijenjeni ovom metodom nisu limitirani samo na ovaj model, već su općeniti i mogu se koristiti u bilo kojem modelu primarne proizvodnje koji sadrži fotosintetske parametre funkcija svjetlosnog zasićenja.

Izvedeni model, u analitičkom ili matičnom obliku, do sada je jedini model primarne proizvodnje čiji se fiziološki parametri mogu odrediti na temelju *in vitro* i *in situ* mjerenja. Ekološka važnost ovog rada leži u novostvorenoj mogućnosti dobivanja informacija o vrijednostima fotosintetskih parametara iz podataka koji originalno nisu bili namijenjeni za tu svrhu, niti su od uvođenja *in situ* implementirane ^{14}C metode 1952. godine pa do danas bili korišteni u tu svrhu.

Izloženi pristup dodaje vrijednost *in situ* mjerenju primarne proizvodnje na način da dvije različite implementacije iste metode, koje su smatrane odvojenima i nekompatibilnima, zaista mogu dati isti ishod. Taj ishod su vrijednosti fotosintetskih parametara. *In vitro* eksperimenti su konstruirani isključivo s tim ciljem dok su *in situ* eksperimenti konstruirani s ciljem procjenjivanja proizvodnje vodenog stupca. S obzirom na procje-

njivanje vrijednosti fotosintetskih parametara, dva pristupa su ovdje konsolidirana te su jednoznačno povezani fotosintetski parametri određeni na temelju *in situ* i *in vitro* mjerenja primarne proizvodnje (Kovač i sur., 2016a,b).

Konvergencijom za svaki skup podataka sa 194 krstarenja s HOT-a, iterativni postupak procjenjivanja fotosintetskih parametara se pokazao robustan. Svi potrebni podatci za inverzni model se mjere dobro uspostavljenim metodologijama na oceanografskim krstarenjima. Podatci na kojima je model testiran su prvi put prikupljeni 1988. godine, a sam program mjerenja traje i do danas, dakle, mjerenja obuhvaćaju period od 28 godina. Model pokrenut s optimalnim vrijednostima parametara daje dobre procjene dnevne proizvodnje vodenog stupca, iako je relativno jednostavan u usporedbi s kompleksnijim spektralnim modelima primarne proizvodnje (Sathyendranath i Platt, 1989).

Inverzni model se može primijeniti za procjenu vrijednosti fotosintetskih parametara kad god opisana ograničenja modela nisu narušena. Procijenjene vrijednosti parametara se mogu koristiti u algoritmima za satelitske podatke pri procjeni primarne proizvodnje (Platt i Sathyendranath, 1988; Longhurst i sur., 1995) i u ekološkim modelima u jednadžbama koje opisuju prostorno-vremensku dinamiku fitoplanktona (Fennel i Boss, 2003; Platt i sur., 2003a).

U usporedbi sa spektralnim algoritmom za modeliranje proizvodnje vodenog stupca na temelju satelitskih podataka, pokazano je kako poznavanje vrijednosti fotosintetskih parametara zaista povećava točnost procjena. Ovdje izveden model je relativno jednostavan u usporedbi sa spektralnim modelom koji je korišten u algoritmu za procjenu primarne proizvodnje iz satelitskih podataka. Ali za razliku od tog modela, ima preciznije određene parametre te je zbog toga uspješniji. Dakle, preciznost procjena modela dolazi više zbog preciznosti parametarskih vrijednosti nego zbog same strukture modela.

Kao jedan od rezultata inverznog modela, Plattova funkcija svjetlosnog zasićenja je sada jedina funkcija koja se u analitičkom izrazu koristi pri procjeni vrijednosti fotosintetskih parametara iz *in vitro* i *in situ* mjerenja primarne proizvodnje. Za ostale funkcije svjetlosnog zasićenja korišten je matrični model. Analitički i matrični model se međusobno razlikuju po dnevnom hodu površinske iradijance. Analitički model pretpostavlja sinusoidalni dnevni hod dok matrični model koristi izmjereni dnevni hod površinske iradijance. Tretiranje površinskog hoda iradijance nije imalo presudnu ulogu na procjenu vrijednosti fotosintetskih parametara za podatke s HOT-a.

Sve korištene funkcije svjetlosnog zasićenja su se pokazale jednako dobrima za modeliranje izmjerene proizvodnje na postaji Aloha, a razlike koje se javljaju između vrijednosti procijenjenih fotosintetskih parametara uzrokovane korištenjem različitih funkcija svjetlosnog zasićenja nemaju značajan utjecaj na točnost samog modela.

Iako su kontrole primarne proizvodnje u području gdje je smještena postaja Aloha znatno kompleksnije nego što je pretpostavljeno u ovom modelu (Karl, 1999), zanimljivo je primijetiti da model, bilo u analitičkom ili matricnom obliku, opisuje preko 95% varijabilnosti izmjerene dnevne proizvodnje i preko 95% varijabilnosti izmjerene proizvodnje vodenog stupca. To pokazuje da s točnim vrijednostima fotosintetskih parametara model daje precizne procjene primarne proizvodnje i također naglašava količinu informacija koju implicitno sadržavaju fotosintetski parametri. Zbog toga ovdje uspostavljen arhiv fotosintetskih parametara može poslužiti za dodatno otkrivanje povezanosti *in situ* primarne proizvodnje i faktora okoliša koji utječu na primarnu proizvodnju. Kako se s vremenom arhiv podataka postaje Aloha bude povećavao, procjene srednjih vrijednosti i varijabilnosti parametara će biti pouzdanije, što će potencijalno omogućiti bolju analizu godišnjih hodova parametara.

Potrebno je naglasiti vrijednost HOT programa za ovu vrstu modeliranja. Kvaliteta podataka i potpunost bio-optičkih mjerenja potrebnih za razvoj modela čini ovaj skup podataka neprocjenjivim. U isto vrijeme, inverzni model predstavljen u ovom radu daje dodatnu vrijednost HOT programu jer se pomoću njega mogu procijeniti vrijednosti fotosintetskih parametara iz *in situ* profila primarne proizvodnje koji se rutinski mjere na HOT krstarenjima. Prije nego što je inverzni model razvijen, za dobivanje vrijednosti fotosintetskih parametara bila su potrebna *in vitro* mjerenja pod kontroliranim svjetlosnim uvjetima, koja se ne provode rutinski u tom laboratoriju.

Uz to, ova metoda se može primijeniti i na druge vremenske nizove poput: Bermuda Atlantic Time Series, Cariaco Ocean Time Series, Monterey Bay Time Series i ostale (Chavez et al., 2011; Church et al., 2013). Potencijal također postoji i za primjenu metode na vremenske nizove u Jadranskom moru, poput vremenskog niza mjerenja na postaji Stončica ili u Kaštelanskom zaljevu, koji počinju u ranim 1960-ima i jedni su od duljih u svijetu (Marasović i sur., 2005). Na svim prethodno navedenim vremenskim nizovima mjerenje primarne proizvodnje se obavlja *in situ* pomoću ^{14}C metode, a mjerenje klorofila se obavlja prema Stricklandu i Parsons (1972).

Budućom primjenom inverznog modela povećat će se arhiv fotosintetskih parametara koji će se moći upotrijebiti u ekološkim modelima ili u algoritmima za procjenu primarne proizvodnje iz satelitskih podataka. Kao što je demonstrirano u ovom radu, poznavanje vrijednosti fotosintetskih parametara povećava točnost procjena proizvodnje vodenog stupca na temelju satelitskih podataka. Također, fotosintetski parametri se mogu promatrati i kao ekološki indikatori te se u tom kontekstu, analizom vremenskih nizova, mogu proučavati promjene ekološkog statusa fitoplanktonske populacije na području mjerenja. Izložena analitička rješenja se mogu koristiti u budućim teorijskim razmatranjima i u modelima primarne proizvodnje.

Analize izložene u diskusiji mogu poslužiti kao temelj za buduće algoritme za procjenu primarne proizvodnje i analize grešaka satelitskih procjena koje nastaju na temelju nedovoljnog poznavanja vrijednosti parametara ili profila biomase. Za to je odgovorna teorijska relacija koja povezuje proizvodnju vodenog stupca s uniformnom biomasom i proizvodnju s proizvoljnom biomasom. Značenje tog izraza se očituje u tome da je površinska biomasa dostupna mjerenju putem satelita te je time greška procjene satelitskih algoritama po prvi put odvojena kao aditivni član od proizvodnje vodenog stupca s uniformnom biomasom. Uz to, izložene alternative inverznom modelu mogu poslužiti za procjenu fotosintetskih parametara bez korištenja inverznog modela. Time je točnost procjena smanjena, ali ako se ne traži prevelika točnost, ili ako potrebni podatci i modeli za inverzno modeliranje nisu dostupni, mogu poslužiti ovdje izložene alternative. Ako su pak podatci i modeli dostupni, sam inverzni model je poželjan alat koji se može koristiti kao pouzdano sredstvo za određivanje vrijednosti fotosintetskih parametara iz *in situ* profila proizvodnje.

8 NOTACIJA

- a_*^B - specifični apsorpcijski koeficijent klorofila.
- α^B - početni nagib funkcije svjetlosnog zasićenja.
- $\alpha^B(\lambda)$ - akcijski spektar.
- B - biomasa.
- $B(z, t)$ - biomasa kao funkcija dubine i vremena.
- B_0 - vertikalno uniformna biomasa.
- B^* - specifična koncentracija klorofila po stanici.
- \mathbf{B} - matrica biomase.
- b_{nm} - element matrice biomase.
- D - duljina dana (vrijeme od izlaska do zalaska sunca).
- ϕ_m - maksimalni kvantni odziv fotosinteze.
- h - integral biomase pod Gaussovom krivuljom.
- H - maksimum biomase zadane Gaussovom funkcijom.
- $\Delta\alpha^B$ - relativni omjer početnih nagiba dvaju funkcija svjetlosnog zasićenja.
- ΔP_m^B - relativni omjer asimilacijskih brojeva dvaju funkcija svjetlosnog zasićenja.
- ΔT - vremenski korak matičnog modela.
- $f(I_*^m)$ - bezdimenzionalna funkcija iz rješenja za proizvodnju vodenog stupca.
- $f_z(I_*^m e^{-Kz})$ - bezdimenzionalna funkcija iz rješenja za profil dnevne proizvodnje.
- η - koeficijent ekspanzije.
- I - iradijanca.
- $I(z, t)$ - iradijanca kao funkcija dubine i vremena.
- $I(\lambda)$ - iradijanca kao funkcija valne duljine.
- $I_0(t)$ - površinska iradijanca kao funkcija vremena.
- I_0^m - iradijanca u podne.
- I_*^m - skalirana podnevna iradijanca.
- I_a - apsorbirana iradijanca.

- I_T - ukupna dozračena energija po metru kvadratnom tijekom dana.
 \mathbf{I} - matrica iradijance.
 I_{nj} - element matrice iradijance.
 I_{0j} - površinska iradijanca matričnog modela.
 I_k - fotoadaptacijski parametar.
 $I_{k,\lambda}$ - fotoadaptacijski parametar sa uvažanim spektralnim efektima.
 K - koeficijent atenuacije.
 $K(\lambda)$ - spektralno raslojen koeficijent atenuacije.
 K_w - koeficijent atenuacije morskse vode.
 k_b - specifični atenuacijski koeficijent fitoplanktona.
 κ - efektivni apsorpcijski presjek molekule klorofila.
 ξ - koeficijent refleksije.
 λ - valna duljina.
 Π_λ^B - integral fotosintetske efikasnosti preko spektra vidljive svjetlosti.
 μ - koeficijent kontrakcije.
 ν - koeficijent suženja.
 P - primarna proizvodnja.
 P^B - normalizirana primarna proizvodnja.
 $p^B(I)$ - funkcija svjetlosnog zasićenja.
 $P(z, t)$ - proizvodnja kao funkcija dubine i vremena.
 $P^B(z, t)$ - normalizirana proizvodnja kao funkcija dubine i vremena.
 $P_T(z)$ - profil proizvodnje.
 $P_T^B(z)$ - profil normalizirane proizvodnje.
 \mathbf{P} - matrica proizvodnje.
 p_{nj} - element matrice proizvodnje.
 \mathbf{P}^B - matrica normalizirane proizvodnje.
 p_{nj}^B - element matrice normalizirane proizvodnje.
 P_m^B - asimilacijski broj.

- $P_{n,T}$ - aproksimacija dnevne proizvodnje sumom.
 $P_{n,T}^B$ - aproksimacija dnevne normalizirane proizvodnje sumom.
 \mathbf{p}_T - diskretni profil dnevne proizvodnje.
 \mathbf{p}_T^B - diskretni profil dnevne normalizirane proizvodnje.
 \mathbf{p} - vektor modela.
 p_n - element vektora modela.
 $\tilde{\mathbf{p}}$ - vektor podataka.
 \tilde{p}_n - element vektora podataka.
 $\Delta\mathbf{p}$ - vektor odstupanja modela.
 \mathcal{P} - optimalna funkcija.
 $P_{Z,T}$ - dnevna proizvodnja vodenog stupca.
 $P_{Z,T}^B$ - dnevna normalizirana proizvodnja vodenog stupca.
 $\Delta P_{Z,T}$ - dodatni član u rješenju za dnevnu proizvodnju vodenog stupca kada je biomasa zadana Gaussovom funkcijom.
 σ - širina maksimuma biomase zadane Gaussovom funkcijom.
 R - relativna greška proizvodnje vodenog stupca.
 r - relativna greška profila modela.
 τ - vrijeme preokreta fotosintetske jedinice.
 $\boldsymbol{\tau}$ - vremenski vektor matričnog modela.
 χ - omjer koncentracija ugljika i klorofila.
 Q - broj molekula klorofila po fotosintetskoj jedinici.
 z_n - dubina n -te vertikalne razine.
 Δz_n - vertikalni inkrement oko n -te vertikalne razine.
 z_m - dubina maksimuma biomase zadane Gaussovom funkcijom.
 $\boldsymbol{\zeta}$ - vektor vertikalnih inkremenata matričnog modela.

9 LITERATURA

- Aalderink, R. H., i Jovin, R. (1997). Estimation of the photosynthesis/irradiance (P/I) curve parameters from light and dark bottle experiments. *Journal of Plankton Research*, 19, 1713–1742.
- Aksnes, D. W. (2003). Characteristics of highly cited papers. *Research Evaluation*, 12, 159–170. doi: 10.3152/147154403781776645.
- Anderson, J. A., Chow, W. S., i Park, Y. I. (1995). The grand design of photosynthesis, acclimation of the photosynthetic apparatus to environmental stress. *Photosynthesis Research*, 46, 129–139.
- Atkinson, K. E. (1989). *An Introduction to Numerical Analysis*. (2nd ed.). John Wiley and Sons.
- Balch, W. M., i Byrne, C. F. (1994). Factors affecting the estimate of primary production from space. *Journal of Geophysical Research*, 99, 7555–7570. doi: 10.1029/93JC03091.
- Baldick, R. (2006). *Applied Optimization: Formulation and Algorithms for Engineering Systems*. (1st ed.). Cambridge University Press.
- Baly, E. C. C. (1935). The kinetics of photosynthesis. *Proceedings of the Royal Society of London*, 117B, 218–239.
- Bannister, T. T. (1974). Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. *Limnology and Oceanography*, 19, 1–12. doi: 10.4319/lo.1974.19.1.0001.
- Barber, R. T., i Hilting, A. K. (2002). History of the study of plankton productivity. In *Phytoplankton Productivity - Carbon Assimilation in Marine and Freshwater Ecosystems* (pp. 16–43). Blackwell Science. doi: 10.1002/9780470995204.
- Baumert, H. (1996). On the theory of photosynthesis and growth in phytoplankton. part I: Light limitation and constant temperature. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 81, 109–139. doi: 10.1002/iroh.19960810113.
- Baumert, H., i Uhlmann, D. (1983). Theory of the upper limit to phytoplankton production per unit area in natural waters. *International Review of Hydrobiology*, 68, 753–783. doi: 10.1002/iroh.3510680602.
- Beckman, A., i Hense, I. (2007). Beneath the surface: Characteristics of oceanic ecosystems under weak mixing conditions - A theoretical investigation. *Progress in Oceanography*, 75, 771–796. doi: 10.1016/j.pocean.2007.09.002.
- Behrenfeld, M. J., i Falkowski, P. G. (1997). Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography*, 42, 1–20. doi: 10.4319/lo.1997.42.1.0001.

- Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., McClain, C. R., Feldman, G. C., Los, S. O., Tucker, C. J., Falkowski, P. G., Field, C. B., Frouin, R., Esaias, W. E., Kolber, D. D., i Pollack, N. H. (2001). Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science*, *291*, 2594–2597. doi: 10.1126/science.1055071.
- Behrenfeld, M. J., Prasil, O., Babin, M., i Bruyant, F. (2004). In search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis. *Journal of Phycology*, *40*, 4–25. doi: 10.1046/j.1529-8817.2004.03083.x.
- Behrenfeld, M. J., Halsey, K. H., i Milligan, A. J. (2008). Evolved physiological responses of phytoplankton to their integrated growth environment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *363*, 2687–2703. doi: 10.1098/rstb.2008.0019.
- Berner, T., Dubinsky, Z., Wyman, K., i Falkowski, P. G. (1989). Photoadaptation and the package „effect” in *Dunaliella Tertiolecta* (Chlorophyceae). *Journal of Phycology*, *25*, 70–78.
- Bjorn, L. O. (2002). *Photobiology: The Science of Light and Life*. (1st ed.). Springer Netherlands. doi: 10.1007/978-94-010-0581-4.
- Blackman, F. F. (1905). Optimal and limiting factors. *Annals of Botany*, *19*, 281–295.
- Buitenhuis, E. T., Hashioka, T., i Quéré, L. (2013). Combined constraints on global ocean primary production using observations and models. *Global Biogeochemical Cycles*, *27*, 847–858. doi: 10.1002/gbc.20074.
- Chavez, F. P., Messié, M., i Pennington, J. T. (2011). Marine primary production in relation to climate variability and change. *Annual Review of Marine Science*, *3*, 227–60. doi: 10.1146/annurev.marine.010908.163917.
- Chiswell, S. M., Calil, P. H. R., i Boyd, P. W. (2015). Spring blooms and annual cycles of phytoplankton: A unified perspective. *Journal of Plankton Research*, *37*, 500–508. doi: 10.1093/plankt/fbv021.
- Church, M. J., Lomas, M. W., i Muller-Karger, F. (2013). Sea change: Charting the course for biogeochemical ocean time-series research in a new millennium. *Deep-Sea Research II*, *93*, 2–14. doi: 10.1016/j.dsr2.2013.01.035.
- Cloern, J. E. (1996). Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Reviews of Geophysics*, *34*, 127–168. doi: 10.1029/96RG00986.
- Cloern, J. E., Foster, S. Q., i Kleckner, A. E. (2014). Phytoplankton primary production in the world’s estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences*, *11*, 2477–2501. doi: 10.5194/bg-11-2477-2014.
- Crill, P. A. (1977). The photosynthesis-light curve: A simple analog model. *Journal of Theoretical Biology*, *6*, 503–516.

- Cullen, J. J. (1982). The deep chlorophyll maximum: Comparing vertical profiles of chlorophyll *a*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *39*, 791–803.
- Cullen, J. J. (1990). On models of growth and photosynthesis in phytoplankton. *Deep-Sea Research*, *37*, 667–683. doi: 10.1016/0198-0149(90)90097-F.
- Cullen, J. J., Xiaolong, Y., i MacIntyre, H. L. (1992). Nutrient limitation of marine photosynthesis. In *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea* (pp. 69–88). Plenum Press. doi: 10.1007/978-1-4899-0762-2.
- Cushman-Roisin, B., i Beckers, J. M. (2011). *Introduction to Geophysical Fluid Dynamics: Physical and Numerical Aspects*. (2nd ed.). Academic Press.
- Denman, K. L. (2003). Modelling planktonic ecosystems: Parametrizing complexity. *Progress in Oceanography*, *57*, 429–452. doi: 10.1016/S0079-6611(03)00109-5.
- Doney, S. C., Lima, I., Lindsay, K., Moore, J. K., Dutkiewicz, S., Friedrichs, M. A. M., i Matear, R. J. (2001). Marine biogeochemical modeling: Recent advances and future challenges. *Oceanography*, *14*, 93–107. doi: 10.5670/oceanog.2001.10.
- Dubinsky, Z., Falkowski, P. G., i Wyman, K. (1986). Light harvesting and utilization by phytoplankton. *Plant and Cell Physiology*, *27*, 1335–1349.
- Eilers, P. H. C., i Peeters, J. C. H. (1988). A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in plankton. *Ecological Modelling*, *42*, 199–215. doi: 10.1016/0304-3800(88)90057-9.
- Eppley, R. W. E., Stewart, E., Abbott, M. R., i Heyman, U. (1985). Estimating ocean primary production from satellite chlorophyll. Introduction to regional differences and statistics for the Southern California Bight. *Journal of Plankton Research*, *7*, 57–70. doi: 10.1093/plankt/7.1.57.
- Falkowski, P. G. (1981). Light-shade adaptation and assimilation numbers. *Journal of Plankton Research*, *3*, 203–216. doi: 10.1093/plankt/3.2.203.
- Falkowski, P. G. (1992). Molecular ecology of phytoplankton photosynthesis. In *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea* (pp. 47–68). Plenum Press, New York.
- Falkowski, P. G. (2002). The ocean's invisible forest. *Scientific American*, *287*, 54–61.
- Falkowski, P. G., i Raven, J. A. (2007). *Aquatic Photosynthesis*. (2nd ed.). Princeton University Press.
- Falkowski, P., Scholes, R. J., Boyle, E., Canadell, J., Canfield, D., Elser, J., Gruber, N., Hibbard, K., Hogberg, P., Linder, S., Mackenzie, F. T., Moore, B., Pedersen, T., Rosenthal, Y., Seitzinger, S., Smetacek, V., i Steffen, W. (2000). The global carbon cycle: A test of our knowledge of Earth as a system. *Science*, *290*, 291–296. doi: 10.1126/science.290.5490.291.

- Fennel, K., i Boss, E. (2003). Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model. *Limnology and Oceanography*, *48*, 1521–1534. doi: 10.4319/lo.2003.48.4.1521.
- Field, C. B. (1998). Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, *281*, 237–240. doi: 10.1126/science.281.5374.237.
- Fischer, A. D., Moberg, E. A., Alexander, H., Brownlee, E. F., Hunter-Cevera, K. R., Pitz, K. J., Rosengard, S. Z., i Sosik, H. M. (2014). Sixty years of Sverdrup: A retrospective of progress in the study of phytoplankton blooms. *Oceanography*, *27*, 222–235. doi: 10.5670/oceanog.2014.26.
- Forget, M. H., Sathyendranath, S., Platt, T., Pommier, J., Vis, C., Kyewalyanga, M. S., i Hudon, C. (2007). Extraction of photosynthesis-irradiance parameters from phytoplankton production data: Demonstration in various aquatic systems. *Journal of Plankton Research*, *29*, 249–262. doi: 10.1093/plankt/fbm012.
- Franks, P. J. S. (2002). NPZ models of plankton dynamics: Their construction, coupling to physics, and application. *Journal of Oceanography*, *58*, 379–387. doi: 10.1023/a:1015874028196.
- Frenette, J., Demers, S., i Legendre, L. (1993). Lack of agreement among models for estimating the photosynthetic parameters. *Limnology and Oceanography*, *38*, 679–687. doi: 10.4319/lo.1993.38.3.0679.
- Friedland, B. (2005). *Control System Design: An Introduction to State-Space Methods*. (1st ed.). Dover Publications.
- Friedrichs, M., Carr, M.-E., Barber, R., Scardi, M., Antoine, D., Armstrong, R., Asanuma, I., Behrenfeld, M., Buitenhuis, E., Chai, F., Christian, J., Ciotti, A., Doney, S., Dowell, M., Dunne, J., Gentili, B., Gregg, W., Hoepffner, N., Ishizaka, J., Kameda, T., Lima, I., Marra, J., Mélin, F., Moore, J., Morel, A., O'Malley, R., O'Reilly, J., Saba, V., Schmeltz, M., Smyth, T., Tjiputra, J., Waters, K., Westberry, T., i Winguth, A. (2009). Assessing the uncertainties of model estimates of primary productivity in the tropical Pacific Ocean. *Journal of Marine Systems*, *76*, 113–133. doi: 10.1016/j.jmarsys.2008.05.010.
- Gallegos, C. L., i Platt, T. (1981). Photosynthesis measurements on natural populations of phytoplankton: Numerical analysis. In *Physiological Bases of Phytoplankton Ecology* (pp. 103–112). Canadian bulletin of fisheries and aquatic sciences.
- Gargett, A., i Marra, J. (2002). Effects of upper ocean physical processes (turbulence, advection and air-sea interaction) on oceanic primary production. In *The Sea* (pp. 19–49). John Wiley i Sons, New York.
- Gentleman, W. (2002). A chronology of plankton dynamics in silico: How computer models have been used to study marine ecosystems. *Hydrobiologia*, *480*, 69–85. doi: 10.1023/A:1021289119442.

- Ghosal, S., Rogers, M., i Wray, A. (2000). The turbulent life of phytoplankton. In *Proceedings of the Summer Program 2000* (pp. 31–45). Center for Turbulence Research.
- Glover, D. M., Jenkins, W. J., i Doney, S. C. (2011). *Modeling Methods for Marine Science*. (1st ed.). Cambridge University Press.
- Gregg, W. W., Conkright, M. E., Ginoux, P., O'Reilly, J. E., i Casey, N. W. (2003). Ocean primary production and climate: Global decadal change. *Geophysical Research Letters*, *30*, 1809 – 1903. doi: 10.1029/2003GL016889.
- Hannah, C., Vezina, A., i St. John, M. (2010). The case for marine ecosystem models of intermediate complexity. *Progress in Oceanography*, *84*, 121–128. doi: 10.1016/j.pocean.2009.09.015.
- Hayking, S. (2005). *Neural Networks: A Comprehensive Foundation*. (2nd ed.). Pearson Education.
- Hayter, A. (2012). *Probability and Statistics for Engineers and Scientists*. (4th ed.). Brooks/Cole, Cengage Learning.
- Herman, A. W., i Platt, T. (1986). Primary production profiles in the ocean: Estimation from a chlorophyll/light model. *Oceanologica Acta*, *9*, 31–40.
- Hodges, B. A., i Rudnick, D. L. (2004). Simple models of steady deep maxima in chlorophyll and biomass. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *51*, 999–1015. doi: 10.1016/j.dsr.2004.02.009.
- Honjo, S., Manganini, S. J., Krishfield, R. A., i Francois, R. (2008). Particulate organic carbon fluxes to the ocean interior and factors controlling the biological pump: A synthesis of global sediment trap programs since 1983. *Progress in Oceanography*, *76*, 217–285. doi: 10.1016/j.pocean.2007.11.003.
- Huisman, J., i Weissing, F. J. (1994). Light-limited growth and competition for light in well-mixed aquatic environments: An elementary model. *Ecology*, *75*, 507–520. doi: 10.2307/1939554.
- Huisman, J., van Oostveen, P., i Weissing, F. J. (1999). Critical depth and critical turbulence: Two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms. *Limnology and Oceanography*, *44*(7), 1781–1787. doi: 10.4319/lo.1999.44.7.1781.
- Huisman, J., Arrayas, M., Ebert, U., i Sommeijer, B. (2002). How do sinking phytoplankton species manage to persist? *The American Naturalist*, *159*, 245–254. doi: 10.1086/338511.
- Huisman, J., Pham Thi, N. N., Karl, D. M., i Sommeijer, B. (2006). Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature*, *439*, 322–325. doi: 10.1038/nature04245.
- Huppert, A., Blasius, B., i Stone, L. (2002). A model of phytoplankton blooms. *The American Naturalist*, *159*, 156–171. doi: 10.1086/324789.

- Iqbal, M. (1984). *Introduction to Solar Radiation*. (1st ed.). Academic Press. doi: 10.1016/B978-0-12-373750-2.50001-X.
- Ishii, H., i Takagi, I. (1982). Global stability of stationary solutions to a nonlinear diffusion equation in phytoplankton dynamics. *Journal of Mathematical Biology*, *16*, 1–24. doi: 10.1007/BF00275157.
- Jassby, A. D., i Platt, T. (1976). Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, *21*, 540–547. doi: 10.4319/lo.1976.21.4.0540.
- Jones, C. T., Craig, S. E., Barnett, A. B., MacIntyre, H. L., i Cullen, J. J. (2014). Curvature in models of the photosynthesis-irradiance response. *Journal of Phycolgy*, *50*, 341–355. doi: 10.1111/jpy.12164.
- Karl, D. M. (1999). A sea of change: Biogeochemical variability in the North Pacific Subtropical Gyre. *Ecosystems*, *2*, 181–214. doi: 10.1007/s100219900068.
- Karl, D. M., i Lukas, R. (1996). The Hawaii Ocean Time-series (HOT) program: Background, rationale and field implementation. *Deep-Sea Research II*, *43*, 129–156. doi: 10.1016/0967-0645(96)00005-7.
- Karl, D. M., i Church, M. J. (2014). Microbial oceanography and the Hawaii Ocean Time-series programme. *Nature Reviews Microbiology*, *12*, 1–15. doi: 10.1038/nrmicro3333.
- Karl, D. M., Dore, J. E., Lukas, R., Michaels, A. F., Bates, R. N., i Knap, A. (2001). Building the long-term picture: The U. S. JGOFS time-series programs. *Oceanography*, *14*, 6–17. doi: 10.5670/oceanog.2001.02.
- Karl, D. M., Bidigare, R. M., Church, M. J., Dore, J. E., Letelier, R. M., i Mahaffey, C. (2008). Nitrogen in the marine environment. In *The Nitrogen Cycle in the North Pacific Trades Biome: An Evolving Paradigm* (p. 705–769). Academic Press.
- Karl, D. M., Bidigare, R. R., i Letelier, R. M. (2011). Long-term changes in plankton community structure and productivity in the North Pacific Subtropical Gyre: The domain shift hypothesis. *Deep-Sea Research II*, *48*, 1449–1470. doi: 10.1016/S0967-0645(00)00149-1.
- Kirk, J. T. O. (2011). *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. (3rd ed.). Cambridge University Press. doi: 10.1017/CB09780511623370.
- Kolokolnikov, T., Ou, C., i Yuan, Y. (2009). Profiles of self-shading, sinking phytoplankton with finite depth. *Journal of Mathematical Biology*, *59*, 105–122. doi: 10.1007/s00285-008-0221-z.
- Kovač, Ž., Platt, T., Sathyendranath, S., Morović, M., i Jackson, T. (2016a). Recovery of photosynthesis parameters from *in situ* profiles of phytoplankton production. *ICES Journal of Marine Science*, *73* (2), 275–285. doi: 10.1093/icesjms/fsv204.

- Kovač, Ž., Platt, T., Sathyendranath, S., i Morović, M. (2016b). Analytical solution for the vertical profile of daily production in the ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 121. doi: 10.1002/2015JC011293.
- Kyewalyanga, M., Platt, T., i Sathyendranath, S. (1992). Ocean primary production calculated by spectral and broad-band models. *Marine Ecology Progress Series*, 85, 171–185. doi: 10.3354/meps085171.
- Lagarias, J. C., Reeds, J. A., Wright, M. H., i Wright, P. E. (1998). Convergence properties of the Nelder-Mead simplex method in low dimensions. *SIAM Journal on Optimization*, 9, 112–147. doi: 10.1137/S1052623496303470.
- Le Quere, C., Harrison, S. P., Prentice, I. C., Buitenhuis, E. T., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Contrim da Cunha, L., Geider, R., Giraud, X., Klaas, K., Kohfeld, K. E., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R. B., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A. J., i Wolf-Gladrow, D. (2005). Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology*, 11, 2016–2040. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.01004.x.
- Letelier, R. M., Dore, J. E., Winn, C. D., i Karl, D. M. (1996). Seasonal and interannual variations in photosynthetic carbon assimilation at station ALOHA. *Deep-Sea Research*, 43, 467–490. doi: 10.1016/0967-0645(96)00006-9.
- Levy, M. (2015). Exploration of the critical depth hypothesis with a simple NPZ model. *ICES Journal of Marine Science*, 72, 1916–1925. doi: 10.1093/icesjms/fsv016.
- Longhurst, A. R., i Harrison, W. G. (1989). The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography*, 22, 47–123. doi: 10.1016/0079-6611(89)90010-4.
- Longhurst, A., Sathyendranath, S., i Platt, T. (1995). An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Journal of Plankton Research*, 17, 1245–1271. doi: 10.1093/plankt/17.6.1245.
- MacIntyre, H. L., Kana, T. M., Anning, T., i Geider, R. (2002). Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalge and cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 38, 17–38. doi: 10.1046/j.1529-8817.2002.00094.x.
- Mann, K. H., i Lazier, J. R. N. (2006). *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological–Physical Interactions in the Oceans*. (3rd ed.). Blackwell Publishing. doi: 10.1002/9781118687901.
- Mann, P., Gahagan, L., i Gordon, M. B. (2001). Tectonic setting of the world's giant oil and gas fields. In *Giant Oil and Gas Fields of the Decade, 1990–1999* (pp. 15–105). American Association of Petroleum Geologists.

- Marasović, I., Ninčević, Ž., Kušpilić, G., Marinović, S., i Marinov, S. (2005). Long-term changes of basic biological and chemical parameters at two stations in the middle Adriatic. *Journal of Sea Research*, 54, 3–14. doi: 10.1016/j.seares.2005.02.007.
- Marra, J. (2002). Approaches to the measurements of plankton production. In *Phytoplankton Productivity - Carbon Assimilation in Marine and Freshwater Ecosystems* (pp. 78–108). Blackwell Science. doi: 10.1002/9780470995204.
- Marra, J., i Barber, R. T. (2004). Phytoplankton and heterotrophic respiration in the surface layer of the ocean. *Geophysical Research Letters*, 31, L09314. doi: 10.1029/2004GL019664.
- May, C. L., Koseff, J. R., Lucas, L. V., Cloern, J. E., i Schoellhamer, D. H. (2003). Effects of spatial and temporal variability of turbidity on phytoplankton blooms. *Marine Ecology Progress Series*, 254, 111–128. doi: 10.1016/j.ecss.2014.05.011.
- McBride, G. B. (1992). Simple calculation of daily photosynthesis by means of five photosynthesis-light equations. *Limnology and Oceanography*, 37, 1796–1808. doi: 10.4319/lo.1992.37.8.1796.
- Mélin, F., i Hoepffner, N. (2011). Monitoring phytoplankton productivity from satellite. In *Handbook of Satellite Remote Sensing Image Interpretation: Applications for Marine Living Resources Conservation and Management* (pp. 79–93). EU PRESPO and IOCCG.
- Michaels, A. F., i Knap, A. H. (1996). Overview of the U. S. JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study and the Hydrostation S Program. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 43, 157–198. doi: 10.1016/0967-0645(96)00004-5.
- Milligan, A., Hasley, K. M., i Behrenfeld, M. J. (2015). Advancing interpretations of ¹⁴C-uptake measurements in the context of phytoplankton physiology and ecology. *Journal of Plankton Research*, 37, 692–698. doi: 10.1093/plankt/fbv051.
- Monteith, J. L., i Unsworth, M. H. (2008). *Principles of Environmental Physics*. (4th ed.). Academic Press, Elsevier.
- Morel, A., i Smith, R. C. (1974). Relation between total quanta and total energy for aquatic photosynthesis. *Limnology and Oceanography*, 19, 591–600. doi: 10.4319/lo.1974.19.4.0591.
- Morel, A., i Bricaud, A. (1981). Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton. *Deep Sea Research*, 28A, 1375–1393. doi: 10.1016/0198-0149(81)90039-X.
- Nelder, J. A., i Mead, R. (1965). A simplex method for function minimization. *Computer Journal*, 7, 308–313. doi: 10.1093/comjnl/7.4.308.
- Pauly, C., i Christensen, V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374, 255–257. doi: 10.1038/374255a0.

- Peterson, B. J. (1980). Aquatic primary production and the ^{14}C - CO_2 method: A history of the productivity problem. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, *11*, 359–385. doi: 10.1146/annurev.es.11.110180.002043.
- Peterson, D. H., Perry, M. J., Bencala, K. E., i Talbot, M. C. (1987). Phytoplankton productivity in relation to light intensity: A simple equation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *24*, 813–832. doi: 10.1016/0272-7714(87)90154-5.
- Platt, T. (1986). Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: Algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Research*, *33*, 149–163. doi: 10.1016/0198-0149(86)90115-9.
- Platt, T., i Jassby, A. (1976). The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *Journal of Phycology*, *12*, 421–430. doi: 10.1111/j.1529-8817.1976.tb02866.x.
- Platt, T., i Gallegos, C. L. (1980). Modelling primary production. In *Environmental Science Research* (pp. 339–362). Plenum Publishing Corporation. doi: 10.1007/978-1-4684-3890-1.
- Platt, T., i Sathyendranath, S. (1988). Oceanic primary production: Estimation by remote sensing at local and regional scales. *Science*, *241*, 1613–1620. doi: 10.1126/science.241.4873.1613.
- Platt, T., i Sathyendranath, S. (1991). Biological production models as elements of coupled, atmosphere-ocean models for climate research. *Journal of Geophysical Research*, *96*, 2585–2592. doi: 10.1029/90JC02305.
- Platt, T., i Sathyendranath, S. (1993a). Estimators of primary production for interpretation of remotely sensed data on ocean color. *Journal of Geophysical Research*, *98*, 14561–14576. doi: 10.1029/93JC01001.
- Platt, T., i Sathyendranath, S. (1993b). Fundamental issues in measurement of primary production. In *Measurement of Primary Production from the Molecular to the Global Scale, ICES Marine Science Symposium* (pp. 3–8). volume 197.
- Platt, T., i Sathyendranath, S. (2007). Modelling primary production. URL: www.geosafari.org/kochi/Forms/PPMOMNI.pdf.
- Platt, T., Denman, K. L., i Jassby, A. D. (1977). Modelling the productivity of phytoplankton. In *The Sea: Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas* (pp. 807–856). Wiley, New York.
- Platt, T., Gallegos, C. L., i Harrison, W. G. (1980). Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, *38*, 687–701.
- Platt, T., Sathyendranath, S., Caverhill, C. M., i Lewis, M. R. (1988). Ocean primary production and available light: Further algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Research*, *35*, 855–879. doi: 10.1016/0198-0149(88)90064-7.

- Platt, T., Sathyendranath, S., i Ravindran, P. (1990). Primary production by phytoplankton: Analytic solutions for daily rates per unit area of water surface. *Proceeding of the Royal Society B*, *241*, 101–111. doi: 10.1098/rspb.1990.0072.
- Platt, T., Bird, D. F., i Sathyendranath, S. (1991a). Critical depth and marine primary production. *Proceeding of the Royal Society B*, *246*, 205–217. doi: 110.1098/rspb.1991.0146.
- Platt, T., Caverhill, C., i Sathyendranath, S. (1991b). Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic. *Journal of Geophysical Research*, *96*, 15147–15159. doi: 10.1029/91JC01118.
- Platt, T., Woods, J. D., Sathyendranath, i Barkmann, W. (1994). Net primary production and stratification in the ocean. *Geophysical Monograph*, *85*, 247–254. doi: 10.1029/GM085p0247.
- Platt, T., Sathyendranath, S., Longhurst, A., Wilson, T. R. S., Woods, J. i Takahashi, T. (1995). Remote sensing of primary production in the ocean: Promise and fulfilment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, *348*, 191–202. doi: 10.1098/rstb.1995.0061.
- Platt, T., Broomhead, D. S., Sathyendranath, S., Edwards, A. M., i Murphy, E. J. (2003a). Phytoplankton biomass and residual nitrate in the pelagic ecosystem. *Proceeding of the Royal Society A*, *459*, 1063–1073. doi: 10.1098/rspa.2002.1079.
- Platt, T., Sathyendranath, S., Edwards, A. M., Broomhead, D. S., i Ulloa (2003b). Nitrate supply and demand in the mixed layer of the ocean. *Marine Ecology Progress Series*, *254*, 3–9. doi: 10.3354/meps254003.
- Platt, T., Sathyendranath, S., Forget, M., White, G. N., Caverhill, C., Bouman, H., Devred, E., i Son, S. (2008). Operational estimation of primary production at large geographical scales. *Remote Sensing of Environment*, *112*, 3437–3448. doi: 10.1016/j.rse.2007.11.018.
- Prentice, I. C., Farquhar, G. D., Fasham, M. J. R., Goulden, M. L., Heimann, M., Jaramillo, F. J., Kheshgi, H. S., Le Quere, C., Scholes, R. J., i Wallace, D. W. R. (2001). The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In *Climate Change 2001: The Scientific Basis* (p. 185–237). Cambridge University Press.
- Rabinowitch, E. I. (1945). *Photosynthesis and Related Processes*. (1st ed.). Interscience Publishers, New York.
- Rabinowitch, E., i Govindjee (1969). *Photosynthesis*. (1st ed.). Wiley.
- Rai, H. (2002). Radioactive isotope (^{14}C incorporation) technique for measuring rate of primary production (photosynthesis) and photosynthetically fixed dissolved organic carbon (PDOC) of phytoplankton. In *Pelagic Ecology Methodology* (pp. 155–161). A. A. Balkema Publishers.

- Rey, F. (1991). Photosynthesis-irradiance relationships in natural phytoplankton populations of the Barents Sea. In *Proceedings of the Pro Mare Symposium on Polar Marine Ecology* (pp. 105–116). Wiley, New York. doi: 10.1111/j.1751-8369.1991.tb00638.x.
- Rii, Y. M., Brown, S. L., Nencioli, F., Kuwahara, V., Dickey, T., Karl, D., i Bidigare, R. (2008). The transient oasis: Nutrient-phytoplankton dynamics and particle export in Hawaiian lee cyclones. *Deep-Sea Research II*, 55, 1275–1290. doi: 10.1016/j.dsr2.2008.01.013.
- Riley, G. A., Stommel, H., i Bumpus, D. F. (1949). Quantitative ecology of the plankton of the Western North Atlantic. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*, 3, 1–169.
- Rodhe, W. (1965). Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. In *Primary Productivity in Aquatic Environment* (pp. 365–381). University of California Press.
- Ryabov, A. B., i Blasius, B. (2008). Population growth and persistence in a heterogeneous environment: The role of diffusion and advection. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 3, 42–86. doi: 10.1051/mmnp:2008064.
- Ryther, J. H. (1956). Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnology and Oceanography*, 1, 61–70. doi: 10.4319/lo.1956.1.1.0061.
- Ryther, J. H., i Yentsch, C. S. (1957). The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnology and Oceanography*, 11, 281–286. doi: 10.1002/lno.1957.2.3.0281.
- Ryther, J. H., i Menzel, D. W. (1959). Light adaptation by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 4, 492–497. doi: 10.4319/lo.1959.4.4.0492.
- Saba, V., Friedrichs, M., Carr, M.-E., Antoine, A., Armstrong, R., Asanuma, I., Aumont, O., Behrenfeld, M., Bennington, V., Bopp, L., Bruggeman, J., Buitenhuis, E., Church, M., Ciotti, A., Doney, S., Dowell, M., Dunne, J., Dutkiewicz, S., Gregg, W., Hoepffner, N., Hyde, K., Ishizaka, J., Kameda, T., Karl, D., Lima, I., Lomas, M., Marra, J., McKinley, G., Mélin, F., Moore, J., Morel, A., O'Reilly, J., Salihoglu, B., Scardi, M., Smyth, T., Tang, S., Tjiputra, J., Uitz, J., Vichi, M., Waters, K., Westberry, T., i Yool, A. (2010). The challenges of modeling depth integrated marine primary productivity over multiple decades: A case study at BATS and HOT. *Global Biogeochemical Cycles*, 24, GB3020. doi: 10.1029/2009GB003655.
- Saba, V., Friedrichs, M., Antoine, A., Armstrong, R., Asanuma, I., Behrenfeld, M., Ciotti, A., Dowell, M., Hoepffner, N., Hyde, K., Ishizaka, J., Kameda, T., Marra, J., Mélin, F., Morel, A., O'Reilly, J., Scardi, M., Smith, W., Smyth, T., Tang, S., Uitz, J., Waters, K., i Westberry, T. (2011). An evaluation of ocean color model estimates of marine primary productivity in coastal and pelagic regions across the globe. *Biogeosciences*, 8, 489–503. doi: 10.5194/bg-8-489-2011.

- Sarmiento, J. L., i Gruber, N. (2006). *Ocean Biogeochemical Cycles*. (1st ed.). Princeton University Press.
- Sathyendranath, S., i Platt, T. (1989). Computation of aquatic primary production: Extended formalism to include the effect of angular and spectral distribution of light. *Limnology and Oceanography*, *34*, 188–198. doi: 10.4319/10.1989.34.1.0188.
- Sathyendranath, S., i Platt, T. (2007). Spectral effects in bio-optical control on the ocean system. *Oceanologia*, *49*, 5–39.
- Sathyendranath, S., Cota, G., Stuart, V., Maass, H., i Platt, T. (2001). Remote sensing of phytoplankton pigments: A comparison of empirical and theoretical approaches. *International Journal of Remote Sensing*, *22*, 249–273. doi: 10.1080/014311601449925.
- Sathyendranath, S., Stuart, V., Nair, A., Oka, K., Nakane, T., Bouman, H., Forget, M., Maass, H., i Platt, T. (2009). Carbon-to-chlorophyll ratio and growth rate of phytoplankton in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, *383*, 73–84. doi: 10.3354/meps07998.
- Sathyendranath, S., Ji, R., i Browman, H. I. (2015). Revisiting Sverdrup's critical depth hypothesis. *ICES Journal of Marine Science*, *72*, 1892–1896. doi: 10.1093/icesjms/fsv110.
- Saux Picart, S., Sathyendranath, S., Dowell, M., Moore, T., i Platt, T. (2013). Remote sensing of assimilation number for marine phytoplankton. *Remote Sensing of Environment*, *146*, 87–96. doi: 10.1016/j.rse.2013.10.032.
- Scott, B. D. (2002). Carbon-14 uptake incubation methods. In *Pelagic Ecology Methodology* (pp. 145–153). A. A. Balkema Publishers.
- Shigesada, N., i Okubo, A. (1981). Analysis of the self-shading effect on algal vertical distribution in natural waters. *Journal of Mathematical Biology*, *12*, 311–326. doi: 10.1007/BF00276919.
- Siegel, D. A., Westberry, M. C., O'Brien, M. C., Nelson, N. B., Michaels, A. F., Morrison, J. R., Scott, A., Caporelli, E. A., Sorensen, J. C., Maritorena, S., Garver, S. A., Brody, E. A., Ubante, J., i Hammer, M. A. (2001). Bio-optical modeling of primary production on regional scales: the Bermuda Bio Optics project. *Deep-Sea Research II*, *48*, 1865–1896. doi: 10.1016/S0967-0645(00)00167-3.
- Sigman, D. M., i Boyle, D. M. (2000). Glacial/interglacial variations in atmospheric carbon dioxide. *Nature*, *407*, 859–869. doi: 10.1038/35038000.
- Silvert, W. (1979). Practical curve fitting. *Limnology and Oceanography*, *24*, 767–773. doi: 10.4319/10.1979.24.4.0767.
- Smith, E. L. (1936). Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States*, *22*, 504–511.

- Smith, R. C., i Baker, K. S. (1978). The bio-optical state of ocean waters and remote sensing. *Limnology and Oceanography*, *23*, 247–259. doi: 10.4319/1o.1978.23.2.0247.
- Steele, J. H. (1962). Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnology and Oceanography*, *7*, 137–150. doi: 10.4319/1o.1962.7.2.0137.
- Steele, J. H., i Yentsch, C. S. (1960). The vertical distribution of chlorophyll. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *39*, 217–226. doi: 10.1017/S0025315400013266.
- Steemann Nielsen, E. (1952). The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, *18*, 117–140. doi: 10.1093/icesjms/18.2.117.
- Stengel, R. F. (1994). *Optimal Control and Estimation*. (2nd ed.). Dover Publications.
- Strickland, J. D. H., i Parsons, T. R. (1972). *A Practical Handbook on Seawater Analysis*. Fisheries research Board of Canada. doi: 10.1002/iroh.19700550118.
- Sverdrup, H. U. (1953). On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, *18*, 287–295. doi: 10.1093/icesjms/18.3.287.
- de Swart, H. E., Schuttelaars, H. M., i Talke, S. A. (2009). Initial growth of phytoplankton in turbid estuaries. *Continental Shelf Research*, *29*, 136–147. doi: 10.1016/j.csr.2007.09.006.
- Talling, J. F. (1957). The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytologist*, *56*, 133–149. doi: 10.1111/j.1469-8137.1957.tb06962.x.
- Taylor, J. R., i Ferrari, R. (2011). Shutdown of turbulent convection as a new criterion for the onset of spring phytoplankton blooms. *Limnology and Oceanography*, *56*(6), 2293–2307. doi: 10.4319/1o.2011.56.6.2293.
- Thurman, H. V. (1997). *Introductory Oceanography*. (8th ed.). Prentice Hall. doi: 10.5962/bh1.title.59942.
- Vernet, M., i Smith, R. C. (2007). Measuring and modeling primary production in marine pelagic ecosystems. In *Principles and Standards for Measuring Primary Production* (pp. 142–173). Oxford University Press. doi: 10.1093/acprof:oso/9780195168662.001.0001.
- Webb, W. L., Newton, M., i Starr, D. (1974). Carbon dioxide exchange of *Alnus Rubra*: A mathematical model. *Oecologia (Berl.)*, *17*, 281–291. doi: 10.1007/BF00345747.
- Westberry, T., Behrenfeld, M. J., Siegel, D. A., i Boss, E. (2008). Carbon-based primary productivity modeling with vertically resolved photoacclimation. *Global Biogeochemical Cycles*, *22*, GB2024. doi: 10.1029/2007GB003078.

- Williams, P. J. I. (1993). On the definition of plankton production terms. *ICES Marine Science Symposia*, 197, 9–19.
- Williams, B. J. (2006). *Hydrobiological Modelling*. (1st ed.). University of Newcastle, NSW, Australia.
- Williams, R. G., i Follows, M. J. (2011). *Ocean Dynamics and the Carbon Cycle*. (1st ed.). Cambridge University Press. doi: 10.1017/CB09780511623370.
- Williams, P. J. B., Thomas, D. N., i Reynolds, C. S. (2002). *Phytoplankton Productivity: Carbon Assimilation in Marine and Freshwater Ecosystems*. (1st ed.). Blackwell Science Ltd. doi: 10.1002/9780470995204.
- Winder, M., i Cloern, J. E. (2010). The annual cycles of phytoplankton biomass. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 3215–3226. doi: 10.1098/rstb.2010.0125.
- Zonneveld, C. (1997). Modeling effects of photoadaptation on the photosynthesis-irradiance curve. *Journal of Theoretical Biology*, 186, 381–388. doi: 10.1006/jtbi.1997.0400.
- Zonneveld, C. (1998). Light-limited microalgal growth: A comparison of modelling approaches. *Ecological Modelling*, 113, 41–54. doi: 10.1016/S0304-3800(98)00133-1.

10 ŽIVOTOPIS

Žarko Kovač je rođen 19. listopada 1986. godine u Splitu. Pohađao je osnovnu školu Knez Mislav u Kaštel Sućurcu, a u srednju školu je išao u II gimnaziju Split. 2005. godine upisuje preddiplomski studij Inženjerske fizike pri Prirodoslovno matematičkom fakultetu Sveučilišta u Splitu, a 2008. diplomski studij Inženjerska fizika - mehanički sustavi pri istom fakultetu. Godine 2010. uspješno brani diplomski rad naslova „Analiza gibanja sustava tijela i industrijska primjena” pod mentorstvom prof. dr. sc. Željana Lozine sa Fakulteta elektrotehnike strojarstva i brodogradnje Sveučilišta u Splitu. Zapošljava se kao znanstveni novak u Laboratoriju za fiziku mora Instituta za oceanografiju i ribarstvo 2011. godine. Pod mentorstvom dr. sc. Mire Morović upisuje poslijediplomski studij Oceanologije na Prirodoslovno matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu. Polaze sve ispite s prosjekom ocjena 5.0, te 2015. godine brani temu doktorske disertacije.

Sudjelovao je u znanstveno-istraživačkom projektu Kooscilacije atmosfere i mora važne za Jadranski ekosustav u razdoblju od 2011. do 2013. godine. Trenutno sudjeluje na sljedećim znanstveno-istraživačkim projektima: MARIPLAN - Morski plankton kao alat za procjenu klimatskog i antropogenog utjecaja, SCOOOL - Sklerokronologija kao alat za otkrivanje dugoročnih okolišnih promjena u Jadranu i MESSI - Meteotsunamis, destructive long ocean waves in the tsunami frequency band: from observations and simulations towards a warning system.

Stručno se usavršavao na Primary production workshop 2013. u Indiji, Advanced summer school on data assimilation 2013. u Italiji, Regional ocean modelling system workshop 2014. u Hrvatskoj i Workshop for less experienced users of hardware 2015. u Italiji. Dobitnik je POGO Ocean Visiting Scholarship 2013. godine u sklopu koje je proveo tri mjeseca na Plymouth Marine Laboratory u Ujedinjenom Kraljevstvu te iste godine. 2015. godine provodi dva tjedna na Central Marine Fisheries Research Institute u Indiji i dva tjedna na Plymouth Marine Laboratory u Ujedinjenom Kraljevstvu. Dobitnik je British Scholarship Trust stipendije 2016. godine za dvomjesečni boravak na Plymouth Marine Laboratory u Ujedinjenom Kraljevstvu. Prvi je autor posterskih priopćenja na International Liège Colloquium 2016. i Colour and Light in the Ocean from Earth Observation 2016. godine. Koautor je dva konferencijska priopćenja na Pan Ocean Remote Sensing Conference 2012., konferencijskog priopćenja na CIESM Congress 2013. i 12th Biennial Conference of Pan Ocean Remote Sensing 2014. godine. Prvi autor je na tri, a koautor na jednom znanstvenom radu.

11 POPIS OBJAVLJENIH RADOVA

Kovač, Ž., Platt, T., Sathyendranath, S. i Morović, M. (2016). Analytical solution for the vertical profile of daily production in the ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 121. doi: 10.1002/2015JC011293.

Kovač, Ž., Platt, T., Sathyendranath, S., Morović, M., i Jackson, T. (2016). Recovery of photosynthesis parameters from in situ profiles of primary production. *ICES Journal of Marine Science*, 73(2), 275-285. doi: 10.1093/icesjms/fsv204.

Morović, M., Ivanov, A., Oluić, M., **Kovač, Ž.** i Terleeva, N. (2015). Oil spills distribution in the Middle and Southern Adriatic Sea as a result of intensive ship traffic. *Acta Adriatica*, 56(2), 145-156.

Kovač, Ž., Morović, M. i Matić, F. (2014). Uncovering spatial and temporal patterns of the Adriatic Sea color with self-organizing maps. *International Journal of Remote Sensing*, 35(6), 2105-2117. doi: 10.1080/01431161.2014.885667.