

国际海洋水色协调工作组报告及论著
国际科联海洋研究科学委员会（SCOR）项目
国际卫星对地观测委员会合作机构
IOCCG 报告 15, 2014

从太空 研究浮游植物功能类型

CONG TAIKONG YANJIU FUYOU ZHIWU GONGNENG LEIXING

[加] IOCCG (国际海洋水色协调工作组) 编
余景 于杰 姚立军 译

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

从太空研究浮游植物功能类型 / 加拿大 IOCCG (国际海洋水色协调工作组) 编; 余景, 于杰, 姚立军译. —北京: 中国农业出版社, 2016. 12

ISBN 978-7-109-22317-2

I. ①从… II. ①加… ②余… ③于… ④姚… III. ①浮游植物—研究 IV. ①Q948. 8

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2016) 第 303349 号

北京市版权局著作权合同登记号: 图字 01-2016-5773

中国农业出版社出版
(北京市朝阳区麦子店街 18 号楼)

(邮政编码 100125)

责任编辑 刘 珮

文字编辑 李 蕊

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2016 年 12 月第 1 版 2016 年 12 月北京第 1 次印刷

开本: 700mm×1000mm 1/16 印张: 12.25

字数: 180 千字

定价: 30.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

编辑：Shubha Sathyendranath (英国普利茅斯海洋实验室)

国际海洋水色协调工作组 (IOCCG) 关于浮游植物功能类型的报告编纂工作，由 Shubha Sathyendranath 主持，报告人如下 (按字母顺序排序)：

Jim Aiken, Severine Alvain, Ray Barlow, Heather Bouman, Astrid Bracher, Robert J. W. Brewin, Annick Bricaud, Christopher W. Brown, Aurea M. Ciotti, Lesley Clementson, Susanne E. Craig, Emmanuel Devred, Nick Hardman-Mountford, Takafumi Hlrata, Chuanmin Hu, Tlhomir S. Kostadlnov, Samantha Lavender, Hubert Loisel, Tlm S. Moore, Jesus Morales, Cyril Moulin, Colleen B. Mouw, Anitha Nair, Dionysios Raitsos, Collin Roesler, Shubha Sathyendranath, Jamie D. Shutler, Heidi M. Sosik, Inia Soto, Venetia Stuart, Ajit Subramaniam and Julia Uitz.

主编：Venetia Stuart

本次发行之正确引用：

IOCCG (2014) . 从太空研究浮游植物功能类型 Sathyendranath, S. (编辑), 国际海洋水色协调工作组报告, 第 15 卷, 加拿大达特茅斯 IOCCG。

国际海洋水色协调工作组 (IOCCG) 系由卫星海洋水色领域的专家组成的机构, 系海洋水色方面的用户、管理者和各类机构联络及沟通的平台。

国际海洋水色协调工作组 (IOCCG) 由法国国家空间研究中心 (CNES)、加拿大太空署 (CSA)、澳大利亚联邦科学与工业研究组织 (CSIRO)、加拿大渔业和海洋部 (贝德福德海洋研究所)、欧洲空间局 (ESA)、欧洲气象卫星开发组织 (EUMETSAT)、亥姆霍兹联合会 (德国)、巴西国家空间研究所 (INPE)、印度空间研究组织 (ISRO)、日本宇宙航空研究开发机构 (JAXA)、欧盟联合研究中心 (JRC)、韩国海洋科技研究所 (KIOST)、美国国家航空和航天局 (NASA)、国家地球观测中心 (英国)、美国国家海洋和大气管理局 (NOAA)，中国国家海洋局第二海洋研究所 (SIO) 赞助支持。

网址: <http://www.ioccg.org>

国际海洋水色协调工作组发行

(加拿大, B2Y 4A2, 新斯科舍省, 达特茅斯, 邮箱 1006)

ISSN: 1098-6030 ISBN: 978-1-896246-50-5

© IOCCG 2014

美国国家海洋和大气管理局 (NOAA) 印刷

目 录

CONTENTS

● 第1章 概述 / 1

- 1.1 背景 / 1
- 1.2 什么是功能类型? / 2
- 1.3 一些常见浮游植物群落的分布 / 7
- 1.4 为什么要研究浮游植物的功能类型? / 9
- 1.5 为什么要从太空研究浮游生物的功能类型? / 14
- 1.6 补充方法的必要性 / 16
- 1.7 结语 / 17

● 第2章 测量浮游植物功能类型的原位法 / 19

- 2.1 简介 / 19
- 2.2 显微镜法 / 19
- 2.3 流式细胞术 / 21
- 2.4 HPLC 方法 / 23
- 2.5 分子方法 / 27
- 2.6 浮游植物光谱内在光学特性 / 28
- 2.7 浮游植物的荧光激发光谱和发射光谱 / 30
- 2.8 通过连续过滤得出的浮游植物粒径结构 / 32
- 2.9 结论 / 32

● 第3章 利用遥感技术探测主要藻华 / 35

- 3.1 简介 / 35
- 3.2 硅藻藻华的探测 / 36
 - 3.2.1 背景 / 36
 - 3.2.2 分布 / 36
 - 3.2.3 光学特性 / 36

3.2.4 硅藻识别与测绘中的遥感算法 / 37
3.3 颗石藻藻华的探测 / 40
3.3.1 背景 / 40
3.3.2 采用地球观测进行探测 / 42
3.4 短裸甲藻和米氏凯伦藻藻华的探测 / 45
3.4.1 背景 / 45
3.4.2 短裸甲藻藻华的探测 / 46
3.4.3 米氏凯伦藻藻华的探测 / 50
3.4.4 总结 / 51
3.5 束毛藻藻华的探测 / 51
3.5.1 背景 / 51
3.5.2 藻华探测 / 52
3.5.3 其他蓝藻藻华 / 54
3.6 浸苔藻华的探测 / 56
3.6.1 背景 / 56
3.6.2 藻华探测 / 57
3.7 马尾藻藻华的探测 / 58
3.7.1 背景 / 58
3.7.2 藻华探测 / 59
3.8 总结与讨论 / 61

① 第4章 利用遥感技术探测浮游植物的粒径结构 / 63

4.1 简介 / 63
4.2 以丰度为基础的方法 / 64
4.2.1 以离散营养级别为基础的粒径结构 / 64
4.2.2 基于丰度连续测量的浮游植物粒级结构 / 66
4.2.3 以丰度为基础的各种方法的比较 / 69
4.3 以光谱为基础的方法 / 71
4.3.1 以吸收光谱为基础的方法 / 72
4.3.2 后向散射方法 / 78
4.4 讨论 / 84
4.4.1 以光谱为基础的方法：吸收还是后向散射？ / 84
4.4.2 以丰量为基础和以光谱为基础的方法的优缺点 / 85

4.4.3 新方法以及今后可能出现的方法 / 86

4.5 总结 / 88

● 第5章 多种浮游植物类型的遥感算法 / 90

5.1 简介 / 90

5.2 基于光谱算法的统计学方法 / 91

5.2.1 建立全球现场数据库进行卫星配对 / 91

5.2.2 去除叶绿素浓度的影响 / 92

5.2.3 反射率异常与浮游植物类型 / 92

5.2.4 方法实现 / 94

5.2.5 PHYSAT 的理论解释 / 94

5.3 以吸收为基础的微分方法 / 96

5.4 丰度法 / 100

5.5 生态学算法 / 102

5.6 海洋水色模型非线性反演为基础的方法 / 105

5.7 讨论与总结 / 107

● 第6章 整体讨论和总结 / 110

6.1 粒径结构和群落结构 / 110

6.2 单变量和多变量方法 / 111

6.3 产品中的不确定性和探测的局限性 / 113

6.4 建立现场数据库的必要性 / 114

6.5 有害藻华 / 114

6.6 2类水体 / 114

6.7 今后工作的方向 / 115

6.8 服务于用户群体 / 116

6.9 总结 / 117

参考文献 / 118

缩略语 / 155

第1章 概述

Shubha Sathyendranath, Heidi M. Sosik, Jim Aiken, Severine Alvain, Ray Barlow, Lesley Clementson, Cyril Moulin, Nick Hardman-Mountford, Takafumi Hirata, Jesus Morales, Anitha Nair, Colleen Mouw, Venetia Stuart

1.1 背景

海洋水色卫星遥感为生物海洋学家和地球观测科学家研究浮游植物参与的过程提供了独一无二的观测能力。它以较高的时空分辨率（约 1km 或更佳，每日或更佳）和时空范围（全球范围，从数年到数十年）为我们提供上层海水光学特性的全貌，这是任何其他观测方法都无法实现的。

因为海岸带扫描仪担负着“概念验证”的使命，海洋水色研究的主要焦点一直以来都是对叶绿素 a，即海洋上层浮游植物主要色素信息进行提取（如：Gordon 等，1983）。虽然这一焦点持续至今（Morel 和 Antoine, 2000; O'Reilly 等, 1998; 2000），而且目前为止叶绿素浓度一直是海洋水色卫星数据应用最多的产品，但是近年来人们对包括浮游植物群落组成等特征提取方面的兴趣日益增强。值得注意的是浮游植物群落可以用粒径结构、分类学组成或者功能来描述。

人们将浮游植物功能类型（PFT）概念与一系列生态和生物地球化学问题，尤其是建模研究相结合（Le Quéré 等, 2005; Hood 等, 2006）。在功能类型这一概念框架下，每一个 PFT 代表一组聚集在一起且具有不同功能特性的种类。由于想要认识浮游植物在海洋主要元素和微量元素（如碳、氮、硫、铁）全球循环中所扮演的角色，需要对其复杂的功能型进行更加深入的描述，所以这种方法得到越来越多的关注。随之而来的海洋水色数据中更加复杂特性的提取及 PFT 提取理论和数值模型的诞生，是形成本报告的动因。

因此，我们需要实现下列目标：

- ❖ PFT 概念概述；
- ❖ 从太空提取 PFT 的方法综述；
- ❖ 未来展望，包括可能存在的局限；
- ❖ 对任务的特性、算法发展和验证研究提出建议。

本章中，我们介绍相关的术语和概念，验证不同主题间的相关性，讨论遥感技术对相关问题的帮助，并重点讨论为了获得全貌而采用补充方法的必要性。

1.2 什么是功能类型？

“功能类型”开始在生物地球化学模型中使用是它的特别应用，它尤其注重有机体在生物-调节的生物地理化学转化中所发挥的特殊作用。在更广义的生态背景下，功能类型或功能组表示根据某些明确的特点而集合的有机体，这些特点决定了它们在系统中的角色或“功能”。这个定义明显缺乏具体性，所以目前没有唯一或者通用的解释（Reynolds 等，2002）：功能的选择将依赖于感兴趣的问题或难题。比如：在氮-浮游植物-浮游动物（NPZ）模型中，P 和 Z 可以拿来代表功能类型，即生产者和消费者。这个集合体可以用于某些应用，但是对于其他应用可能过于粗糙甚至不合适。Reynolds 等（2002）提出，某个功能组中的种类均具有能够将其与其他物种区别开来的“专门适应性和需求”。哪种适应性能引起我们的关注，取决于所研究的栖息地或者条件，以及正在研究的特定问题。

这些观点与生态学研究的早期成果相似，比如生态位的定义（Hutchinson, 1957）和 Root (1967) 关于生态同功群的经典工作。Root (1967) 把同功群定义为“一组以相似方式利用同一级别的环境资源的种类”，这与当前功能类型应用的概念上是相似的。框 1.1 中总结了与功能类型概念相关的各种术语。

根据这些观点，在上文提到的全球生物地球化学模型框架下，PFT 或者浮游植物生物地球化学等级常常被定义为：发生某种特定的化学过程，比如钙化、硅化、固氮作用或者生成二甲基硫化物的一组有机体（不考虑分类学从属关系）；这些有机体有时候也指“生物地球化学同功群”。框 1.2 从生物地球化学的角度列出了一些重要的浮游植物功能类型。要注意，其他功能可能被用来描述非浮游植物组的角色，比如：脱氮作用和再矿化作用（Hood 等，2006）。

框 1.1 功能类型以及功能类型的相关术语

功能类型：

功能类型这一术语的出现首先来源于生物地球化学研究。功能类型被定义为一组有机体，具有共同的生物地球化学特性，但是不一定具有共同的系统发育的生活史。

同功群：

这一术语指的是一组有机体，以相似的方式利用给定的环境资源 (Root, 1967)。这一术语最初用于关于生存竞争的生态研究，近年来用于浮游植物功能和海洋生物地球化学的相关研究 (Hood 等, 2006)。

特征：

特征是明确的、可测量的有机体性质，通常在个体层面进行测量，而使用时则覆盖大量种类 (McGill 等, 2006)。因此，某种特征可以用来识别某个功能类型。

功能多样性：

这一术语表示有机体在不同的时间和空间范围对环境变化的响应。这种响应可以是有机体相互之间的，也可能是有机体对环境的反应 (Steele, 1991)。

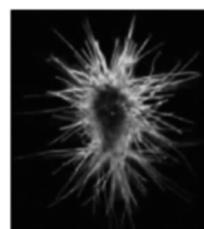
生态位：

根据 Odum (1959)，“有机体的生态位不仅取决于有机体生活的环境，还取决于生活的方式。类似地，从生态学意义上来说，可以说栖息地是有机体的‘地址’，生态位是其‘职业’。” Hutchinson (1957) 将生态位定义为：在多维的环境因素空间中，影响某个物种利益的区域 (多维超体积)。Odum 对生态位的定义侧重有机体的功能，而 Hutchinson 的定义则侧重特定有机体意图占有的栖息地。

框 1.2 一些重要的浮游植物功能类型

固氮植物：

所有浮游植物的生长都需要氮元素。一般来说，浮游植物都能以硝酸盐、亚硝酸盐或者氨的形式摄取氮元素。在有光照的海洋上层，这些物质通常处于呈现限制生长的浓度。但是对于浮游植物的子集，即人们所熟知的固氮细菌或固氮微生物，可以突破这种限制，因为它们能够利用 (“固定”) 溶解在海水中的氮气。它们属于蓝藻纲或蓝绿藻纲，在开放海域中最著名的是可以形成藻华的束毛藻。但是其他蓝藻纲植物，要么是独立的，要么是与其他类型的浮游植物共生，也被认为是为海洋氮固定做出了贡献 (参阅 Nair 等 2008 年的简要评估)。如果氮固定程度高，海洋的初级生产力可能从氮限制改变为磷限制，因此也会影响磷的循环。



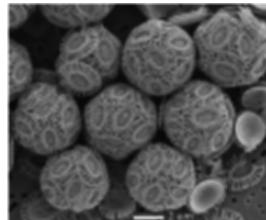
束毛藻群体

直径 2mm

(图片来自 Abby Heithoff WHOI, 美国)

钙化植物：

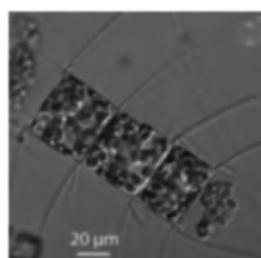
钙化的浮游植物生成碳酸钙外壳或者球石粒，并统称为颗石藻。它们属于普林藻纲（定鞭藻门，但是并非所有定鞭藻门的植物都是钙化的浮游植物）。在球石粒形成的过程中涉及的化学过程 ($\text{Ca} + 2\text{HCO}_3 \longrightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$) 去除了溶解在海水中的2价碳离子，但是增加了溶解 CO_2 ，因此降低了碱性。据估计，在全球范围内，海洋有机体（颗石藻、有孔虫和其他钙化植物）每年能产生0.6~1.2Gt方解石碳。有些物种（如：赫氏圆石藻）可以生成密集的球石粒悬浮水体，显著地改变海水的反射率，对下层海水的光照环境和热量收支带来影响。参阅赫氏圆石藻的网页内容（www.soes.soton.ac.uk/staff/tt/），获取关于颗石藻各种特性和功能的更多信息。



赫氏圆石藻细胞
(英国伦敦大学学院 Jeremy R. Young 提供)

硅化植物：

硅化植物是一种浮游植物（硅藻纲），俗称硅藻，具有包围并保护细胞的硅细胞膜。它们对硅的需求使其不同于其他浮游植物。硅藻一般细胞较大，再加上具有硅细胞膜，所以硅藻稍具负浮力。它们一般从海洋表层下降较快，有助于碳、氮和硅向深水转移。虽然硅藻是海洋中的主要硅化植物，但是有些金藻、硅鞭藻和黄藻也可称为硅化植物（Brownlee 和 Taylor, 2002）。



硅藻角毛藻圆束
(摘自 planktonnet.awi.de, 图片作者 Alexandra)

粒径结构：

从粒径范围来看，浮游植物包括了小到 $0.2\mu\text{m}$ 的浮游植物到大于 $200\mu\text{m}$ 的种类集合体。这个连续的区间可以细分成跨度广的粒径等级：超微型浮游植物 ($0.2\sim 2\mu\text{m}$)，微型浮游植物 ($2\sim 20\mu\text{m}$) 和小型浮游植物 ($20\sim 200\mu\text{m}$) (Sieburth 等, 1978)。（注：有些作者把微型浮游植物的粒径范围定义为 $5\sim 20\mu\text{m}$ ，把超微型浮游植物的粒径级别定义为 $2\sim 5\mu\text{m}$ 。）这些广泛的粒径级别按照不同的营养摄入能力、光捕获效率和穿过真光层的下沉速度，占据了不同的物理和化学生态位。

DMSP 生产者：

很多浮游植物生产二甲基硫基丙酸内盐(DMSP)，即二甲基硫(DMS)的前体，一种易挥发的有机化合物。在细胞内的DMSP向水中的DMS的转化中，会涉及多种与细胞衰减或伤害有关的过程。有些DMS逃离到大气中，因此常使人嗅到海水的特殊气味。属于沟鞭藻纲、定鞭藻纲(包括颗石藻)、金黄藻纲、浮生藻纲和绿枝藻纲的某些浮游植物，是已知的DMS的生产者，而其前体DMSP，据报告称甲藻和定鞭金藻的细胞内含量最高(Sunda等，2002)。



五边新角藻

(摘自 planktonnet.awi.de,

图片作者 Fatima Santos)

对于全球生物地球化学以外的应用，采用不同的方法来识别功能类型更加合适。一直以来，人们做了很多尝试来描述海洋中浮游植物的群落结构(Margalef, 1967; Raymond, 1980; Smayda, 1980)。有机体的数量、物种相对丰富度、生物特征和功能角色均已被用来描述浮游植物的群落结构(Reynolds, 2006)。

如果我们把浮游植物对下层海水光场的影响看作是它的功能，那么这种相关的特征就是浮游植物特定的吸收和散射特性，因此浮游植物可以按照它们的光学特性进行分类。事实上，人们已经普遍认识到，上层海水的光学特性受到浮游植物细胞大小的影响(Yentsch 和 Phinney, 1989)，因为颗粒的大小影响着光的散射和吸收(Morel 和 Bricaud, 1981; Stramski 和 Mobley, 1997; Cottti 等, 1999, Loisel 等, 2006; Devred 等, 2006.)。人们也认为从生态学和生物地球化学的角度来看，细胞粒径是浮游生物的重要特征(Sieburth 等, 1978)，并依据细胞粒径来开发模型从而表达其功能(Moloney 和 Field, 1991; Armstrong, 1999; Lima 等, 2002; Lima 和 Doney, 2004; Moore 等, 2004; Irwin 等, 2006)。甚至于通常把生物地球化学角色作为定义PFTs的基础的模型，一般也会具有更加普遍的以粒径为基础的PFTs，如“微微型浮游植物”(如:Lima 和 Doney, 2004; Le Quéré 等, 2005; Veldhuis 和 De Baar, 2005)。Reynolds 等(2002)从纯粹的生态学角度，强调某些特点，比如营养摄取关系、光捕获效率以及运动性对于描绘淡水浮游植物功能组来说具有重要意义。有趣的是，这些特点的某些方面也与细胞粒径相关。表 1.1 表明

各种功能类型的特征与其大小是如何相关的。

表 1.1 各种浮游植物功能群生长特点和需求 (光学条件和营养需求)

特征	微微型自养生物	固氮植物	钙化植物	硅化植物	DMS 生产者
细胞粒径 (μm)	0.7~2.0	可变	5~10	20~200	5
光照	高	高	低	低	高-低
营养需求		氮气	钙元素	硅	
铁	低	高	高	高	高-低
损失	进食	病毒感染	下沉	下沉	感染, 进食
生物-光学特性	高	UV 中 a_B^* 高, b_{bb}^* 高	高	低, 平 a_B^*	?
遥感	是	是	是	是	否

摘自 Nair 等, 2008, a_B^* 和 b_{bb}^* 分别代表浮游植物特定吸收和反向散射系数。不同功能类型的一般粒径范围采取 Le Quéré 等 (2005) 给出的范围。

功能性与分类学并不总是直接相关。一方面, 分属于不同纲的浮游植物, 细胞粒径和色素构成的范围也很广, 但是可能具有某一共同的功能, 如 DMSP 的生产。另一方面, 某个单一物种可能属于一个以上的功能类型。比如, 赫氏圆石藻既可以归为 DMSP 生产者, 也可以归为钙化植物。

功能群, 虽然在生态术语中常被定义为参与类似的生物化学反应过程 (如硅化或钙化) 的一组有机体, 但是更传统的定义是对所处环境表现出类似的生理反应 (如光合营养的利用) 的一组有机体。Margalef (1978) 率先引进了一种概念, 在温带地区, 浮游植物生长和季节演替受到其经历的物理力的制约。近年来, 人们将 Margalef 的框架进行优化 (Cullen 等, 2002) 用于反映开放海洋、微微型生物物种 (如原绿球藻) 以及关于特定环境中 (如铁限制) 等过程的最新知识, 目前普遍认为原绿球藻是贫营养水域最为丰富的浮游植物 (Chisholm 等, 1998) (图 1.1)。

如上所述, PFT 概念的应用根据所研究的科学问题以及解决问题可以利用或者所需的观测能力不同而存在差异。应用 PFT 概念的应用范围广泛, 从研究所有浮游植物对与其相关的环境因素 (如光、营养、湍流) 产生的生理适应性, 到可以通过特定的分析技术 (如色素类型) 量化的实践应用, 以及对从狭义角度定义的现象 (如有害藻华) 的适应性。因此, 利用浮游植物功能类型这概念时, 很重要的一点是选择经过明确的定义并且经过甄别而适合所研究问题的功能类型。

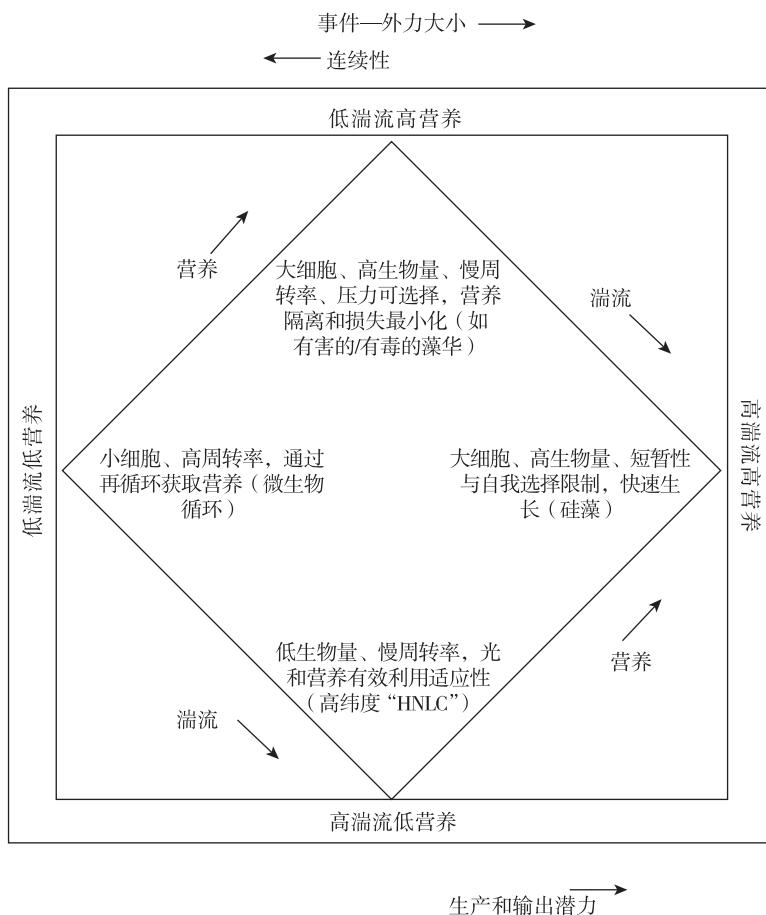


图 1.1 影响浮游植物分布的物理和化学作用在概念上的连续性
[摘自 Cullen 等, 2002, 在 Margalef (1978) 的概念框架之后发展而来]

1.3 一些常见浮游植物群落的分布

无论是近海还是开放海域, 中上层环境中仅仅包含一种藻类的情况很少见。各种藻群适应环境条件, 如强光或者弱光、营养物质的可用性、温度和扰动程度 (Aiken 等, 2008)。比如, 小细胞浮游植物, 如原绿球藻 ($<1\mu\text{m}$) 需要适应热带和亚热带的强光、贫营养、温暖的海水, 通常在水柱的较深层 (100~200m) 最丰富, 在 40° 纬度以北的地区一般不存在 (Partensky 等, 1999; Post, 2006)。原绿球藻是唯一一种具有叶绿素 a 和叶绿素 b 的二乙烯基衍生物的浮游植物, 这使得它利用位于真光层深处的蓝光的能力更强。

(Sathyendranath 与 Platt, 2007)。研究表明, 原绿球藻的丰度与营养物质条件存在负相关, 表明原绿球藻不能以与其他浮游植物相同的方式利用 NO_3^- (Moore 等, 1995; Cavender-Bares 等, 2001; McCarthy, 2002), 这或许可以解释, 至少是部分地解释它们的地理分布为何被限制在较温暖的水域。原绿球藻一般与微微型浮游植物聚球藻 ($1\sim 2\mu\text{m}$) 共生, 但是二者在水柱中占据不同的生态位 (Zwirglmaier 等, 2007; 2008), 一般聚球藻分布在真光层的表面和上层水域, 而原绿球藻分布在较深水域 (Partensky 等, 1999; Agustí, 2004)。

与原绿球藻相反, 大细胞硅藻 (属于藻纲) 在全球海洋中均可发现, 这是由它们的生理特征决定的, 它们一般在混合充分、高营养水域中占据主体, 比如在秘鲁和加利福尼亚等沿海区域中均可以发现 (Bruland 等, 2001; 2005)。很多硅藻种类, 当处于营养丰富的环境中时, 持续摄取宏量营养要素 (NO_3^- , PO_4^{3-} , 和/或 SiO_4) 以及某些微量营养要素 (如生物可用的铁), 超出其直接生长需要的量, 经常在真光层营养充足时引起生长时间延长或发生藻华。这就是所谓的“过度摄取”策略 (Godman 等, 1979), 这种策略与较高的内在生长率结合, 使得硅藻成为有营养盐周期性注入的环境中的高效竞争者。如果海水水柱变得更加稳定并发生分层, 那么硅藻在耗尽营养盐后, 就会穿过海水水柱下沉至海床。

在稳定的条件下, 一般在春末和夏季的几个月里, 自养性鞭毛浮游植物 (主要是甲藻) 会发生大量繁殖。甲藻是具有游动性的藻类, 在低能量的环境中能够控制其在海水水柱中的位置, 白天占据采光好的水层进行光合作用, 夜间下沉至较深水域摄取高浓度营养盐 (Eppley 等, 1968; Cullen, 1985; Lieberman 等, 1994; Smayda, 1997)。在海水水柱保持稳定时, 甲藻可以胜过其他无游动性的物种, 借助这种移动行为优势, 有时候形成近单一性的浮游植物群落, 有时导致有害藻华或者赤潮发生。

海洋中的固氮性浮游植物都属于蓝藻, 其中最常见并且已经被研究的物种是束毛藻。这些浮游植物生活在全球热带和亚热带温暖、光照强且营养贫瘠的寡营养水域, 通常凭借固定大气中的氮与其他种类竞争。束毛藻可以以丝状单独出现或聚集成群, 它存在的环境具有风应力小及水柱稳定的特征, 在海洋水色图像上, 聚集的束毛藻在海表形成膜, 可以覆盖几千千米的范围 (Dupouy 等, 1988; 2000)。这种表面膜的浓度可以改变光线向真光层的穿透能力。束毛藻细胞的气囊可以调节所受浮力的大小, 因此束毛藻群可以通过垂直方向的移动, 保持自身位于最佳的光照区域, 一般位于海洋表层中深度跨度较小的范围内。束毛藻并非唯一的固氮种类, 近年来相关研究证实了单细胞蓝藻的重要性 (Zehr 等, 2001; Moisander 等, 2010)。

近年来，人们已经观测一些固氮蓝藻（即胞内植生藻），与根管藻属和半管藻属浮游植物等的硅藻一起被观测到（Zehr 等，2001）。其他蓝藻如根管藻属眉藻，经发现与角毛藻和辐杆藻有共生关系（Foster 和 Zehr，2006），但是在得出这种相关性的分布之前，需要更多的研究工作。

我们对不同浮游植物功能类型的分布及其演化的认识，需要与物理环境的变化联系在一起。比如，在南大洋，DMS 制造者棕囊藻等或钙化植物硅藻等的分布与混合层厚度有关。硅藻多见于较浅的混合层，因而会形成藻华（Weber 和 El-Sayed，1987；Jochem 等，1995），而棕囊藻通常占据着较深的混合层区域（Arrigo 等，1999；Goffart 等，2000；Mangoni 等，2004）。

气候变化背景下的关键问题是浮游植物的这些功能类型的分布会发生怎样的变化来应对环境条件的变化。

1.4 为什么要研究浮游植物的功能类型？

在过去的几十年，浮游植物过程对全球碳循环所发挥的作用推动了我们对其的关注。所有浮游植物通过光合作用将大约 50 Gt 的碳固定到有机材料中，即初级生产力（Longhurst 等，1995；Antoine 等，1996；Field 等，1998；Behrenfeld 等，2001）。这一过程的量级相当于全球范围的陆地工厂的净生产（Longhurst 等，1995），是每年人为碳排放总量——据估计是大约每年 7 Gt——的几倍。（Sabine 等，2004）。因此，浮游植物在全球碳循环中扮演着重要的角色。在气候变化的背景下，越来越多的人认识到，我们需要了解浮游植物如何对这些变化做出响应，因为初级生产力的变化对全球碳循环具有重要影响（Sarmiento 和 Hughes，1999）。同时，我们认识到不同浮游植物群对碳循环的影响也不同（Maier-Reimer，1996；Bopp 等，2005）。一些研究表明，海洋表面和真光区的总颗粒碳可以通过卫星数据估算（Stamski 等，1999；Loisel 等，2002；Gardner 等，2006；Stamski 等，2008；Duforêt-Gaurier 等，2010）。另外，Loisel 等（2002）和 Duforêt-Gaurier 等（2010）认为，颗粒有机碳与叶绿素浓度的比值随着地区和季节的不同而变化。从这个意义上来说，这些变化可能与浮游植物群落结构有关，我们是否需要对浮游植物功能类型了解更多，从而理解颗粒有机碳的变化上存在争议。

通过光合作用固定碳的量从某种程度上来说取决于浮游植物的类型。比如，小型的浮游植物一般下沉较慢，因此可能在海洋表面的混合层中停留较长的时间。当它们呼吸，或者死亡或者被其他有机体进食的时候，它们把二氧化碳排回与大气直接联系的混合层。相反的，大细胞则有更多机会穿过混合层下沉，甚至在分解前抵达海底，与这些细胞相关的碳可能在几十年或者几百年之

内都不会再与大气接触。因此，为了量化全球碳循环中浮游植物的作用，我们不仅需要了解光合作用过程，还需要了解所生产的有机物质的含量。这个简单的例子展示了碳循环中细胞粒径的重要性。细胞粒径与其固碳能力相关的浮游植物其他特征包括在光照水平饱和的情况下叶绿素归一化生产率（Bouman 等，2005；Kameda 和 Ishizaka, 2005；Uitz 等, 2008；Brewin 等, 2010b）、量子效率（Aiken 等, 2008；Hirata 等, 2009）以及生长率（Maranon 等, 2013）。

除了参与初级生产之外，有些浮游植物可以形成钙质外壳，即球石粒，包围其细胞，其中比较典型的是颗石藻。这个过程会改变海水的碱性，因而改变二氧化碳在海水中的溶解度，相应地影响碳循环（图 1.2）。

要理解这一过程的程度和变化，我们不仅需要知道水域中浮游植物的数量，还要知道颗石藻出现的数量，以及他们是否会生成球石粒。

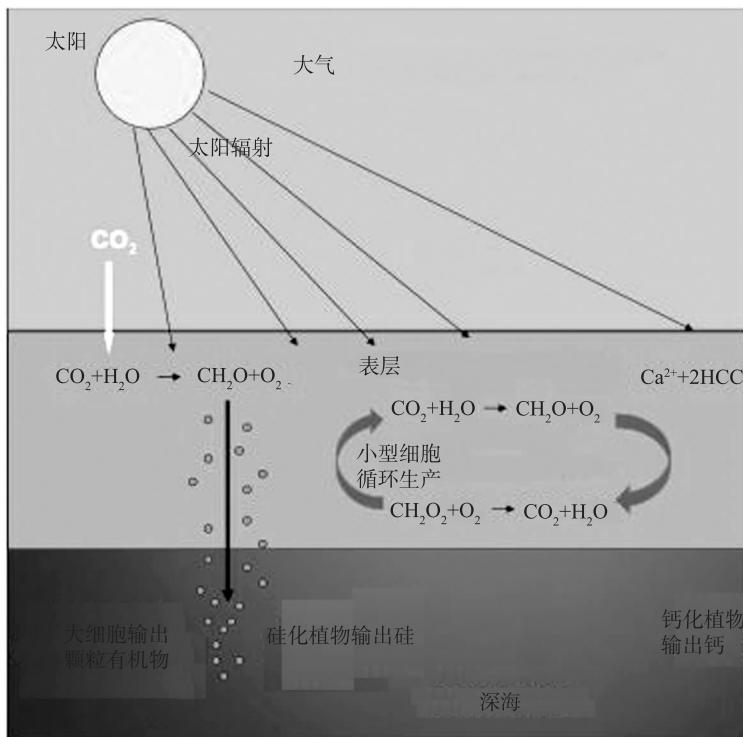


图 1.2 浮游植物生成的有机和无机颗粒
(摘自 Rost 和 Riebesell, 2004)

海洋生物面临的主要威胁之一是海洋酸化（Raven, 2005；Henderson, 2006；Doney 等, 2009）。随着人类向大气排放二氧化碳的增加，其中大部分

(25%~30%) (Sabine 等, 2004; Canadell 等, 2007) 都以某种方式进入海洋, 由于二氧化碳在空气-海洋交界面处的分压强不同, 有利于二氧化碳到海洋的净转移。因此, 海洋起到了隔离的作用, 降低了人类向大气排放二氧化碳的累积速率, 因此减缓了温室效应。但是海洋提供的这种服务是有代价的: 随着越来越多的二氧化碳溶解在海水中, 改变了海水的酸碱度, 使得海水酸性增加(或者更确切地说, 碱性降低)。很多海洋生物都具有碳酸钙部位(如骨架、壳体、珊瑚、球石粒), 研究表明在实验室中, 在二氧化碳浓度较高的条件下, 某些海洋浮游植物形成的方解石量可能降低(如 Riebesell 等, 2000)。如果海水的 pH 偏离了最适值, 可能会对这些有机体以一贯方式完成它们生命循环的能力构成威胁, 除非它们能做出调整来应对变化。但是, 了解物种对高浓度二氧化碳环境的响应, 还需要学习更多知识。可能很难想象没有珊瑚礁的地球是什么样子, 但是我们现在已经知道有些珊瑚对于海洋酸性的迅速升高可能无法适应。珊瑚的命运可能是海洋酸性增加对海洋生命构成威胁的最引人注目的案例, 但是海洋酸化对海洋中微生物的影响可能会改变碳循环从而更加深远地影响我们的生活。如上所述, 颗石藻作为海洋中的钙化植物, 形成碳酸钙结石, 在地质学时间范围一直对深海沉积物的碳储量有着重要的影响。这些机体如何能在碱性较低的海洋中存活? 研究海洋酸性增加的背景下浮游植物的作用, 研究它们对这种变化的响应, 我们不能再把浮游植物当作一个统一的单位。相反的, 我们需要把钙化浮游植物与其他浮游植物分开对待, 这再一次说明了研究功能类型的必要性。

浮游植物不仅在碳循环中是活跃的, 而且在其他元素的循环中也是如此, 比如氮和硅(图 1.2)。在初级生产的过程中, 浮游植物不仅摄取了碳, 还有营养物质和其他元素。所有浮游植物都能摄取氮, 以一种或多种最有效的生物利用形式: 硝酸盐、亚硝酸盐、氨, 利用形式不同, 其选择也不同。但是仅有部分浮游植物, 其中最典型的是某些单细胞蓝藻, 或蓝绿藻, 能够摄取溶解在海水中的氮。因此, 要研究氮循环, 我们需要把固氮浮游植物与其他浮游植物区分开来。另一方面, 硅藻形成由硅构成的细胞膜, 因此在海洋硅循环中发挥重要的作用, 这一点突出了在硅循环研究中把硅化浮游植物与其他浮游植物区分开来的必要性。

浮游植物作为重要的自然资源, 它的另一个作用是可以降低大气中的硫, 这已经得到了人们的关注。据估计, 通过海洋中浮游植物排放 DMS, 每年有 $15 \times 10^{12} \sim 35 \times 10^{12}$ 的硫排放到大气中(Kettle 和 Andreae, 2000; Simó, 2001; Lana 等, 2010)。DMS 通过形成硫酸盐气溶胶影响地球的气候。这些气溶胶通过云凝结核发挥作用, 合成的云可以减少抵达海洋表面的太阳光, 它也是酸雨的一种来源(Liss 等, 1997)。Krüger 和 Graßl (2011) 报告说, 在

南大洋，由于 DMS 产生的细小颗粒以及可能与浮游植物有关的橡胶基质产生的细小颗粒的增加，浮游植物增加了云层反照率，并由于含水颗粒统一凝结时间的延迟，而导致了降水量的下降。Charleson 等 (1987) 提出了 CLAW 假说 (CLAW 由 4 位作者名字的首字母缩略构成)，它假设 DMS 循环可能是地球温度受其制约的一种机制 (图 1.3)。根据这一假说，温度升高有利于更多的初级生产力，更多的浮游植物会生成更多的 DMS，因此有利于提高云层覆盖，从而会导致更多的太阳光反射回太空，最终产生冷却效应。在温度降低的条件下，这个过程将会相反。Lovelock (2007) 提出反 CLAW 假说：温度升高会增强层化，从而逐渐降低表面水的营养供应，因而降低初级生产力，最终导致 DMS 生产降低 (图 1.4)，这一过程将降低云凝结核，从而降低云层覆盖，并导致进一步的温度增加。在近年的一项评估中，Quinn 和 Bates (2011) 认为，生物群与云凝结核之间的关系比 CLAW 假说所想象的更加复杂。面对这些不同的观点，我们需要进一步地研究从而理解地球如何作为一个互相联系的系统来发挥功能，还要理解这一系统中各种浮游植物功能类型的作用，尤其是在气候变化的背景下。

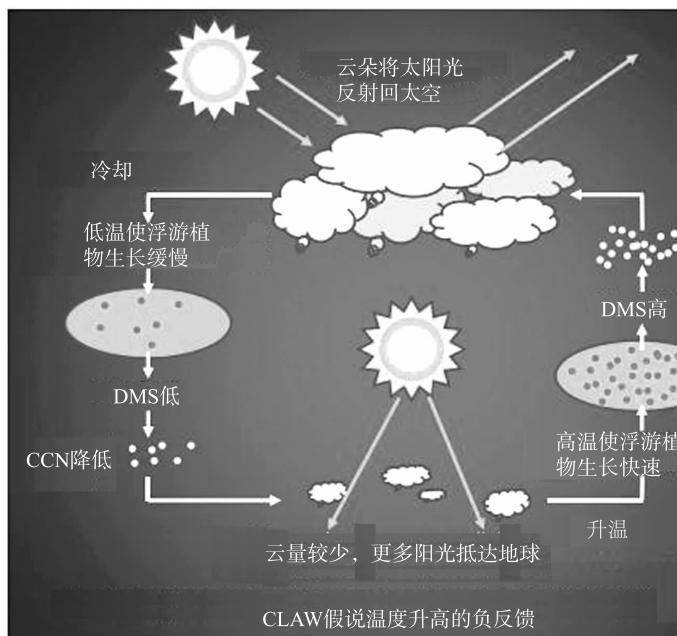


图 1.3 CLAW 假说
(图片摘自英国东英吉利大学，环境科学 Lucinda Spokes)

人类依赖于海洋获取食物，尤其是通过渔业和水产养殖获得高蛋白食物。另外，海洋中的鱼类最终依赖于浮游植物来保证自身的食物供应。长期以来形

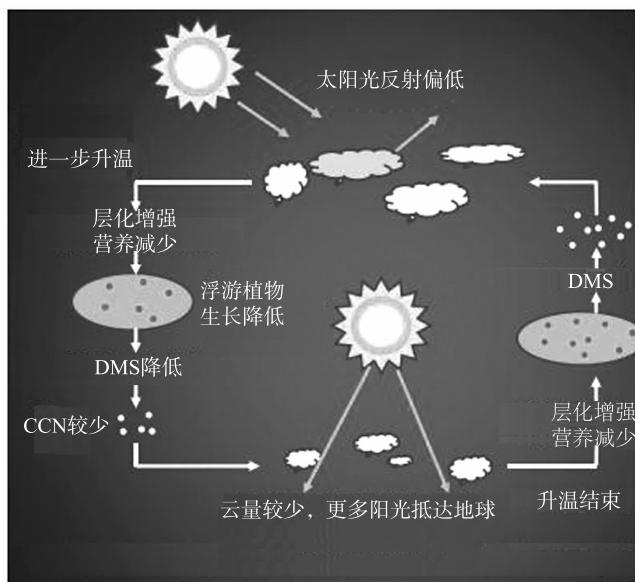


图 1.4 反 CLAW 假说：温度升高的正反馈

(反 CLAW 假说：温度升高将提高分层，从而逐渐降低表面水体的营养供应，因而降低初级生产力，最终导致 DMS 生产降低)

成共识，食物的可利用性是海洋中的鱼类和贝类生长的一个限制因素，如今人们越来越清楚地认识到海洋中的可利用的浮游植物类型可能是决定不同食物链网能量和特定环境中鱼类种类的一个重要的因素（Beaugrand, 2003；Beaugrand 和 Reid, 2003）。如 Cury 等（2008）的研究表明，在本格拉生态系统中，鞭毛藻有利于沙丁鱼的生长，而硅藻则有利于凤尾鱼的生长。因此，在鱼类生态学研究中也包括浮游植物类型相关，因而是以生态系统为基础的渔业可持续管理战略的重要组成部分。

某些类型的浮游植物，尤其是当这种浮游植物的存量较高时，可引起缺氧（低氧的环境），或者生成毒素，从而对环境产生负面影响。多种甲藻和硅藻已经受到了这种有害藻华的影响。比如，已知多列拟菱形藻这种硅藻可以生成神经毒素软骨藻酸。滤食这种浮游植物的贝类会富集数倍这种毒素，人类进食受到此类污染的贝类可以导致严重的健康问题，甚至发生死亡（Lelong 等, 2012）。环境条件变化可以导致沿海地区大量有害藻华的广泛性增加，（Hallegraeff, 1993；Anderson, 2007），影响地区和区域的渔业，并有可能对气候系统产生影响。

从更传统的生态系统角度来看，人们认识到生态系统功能与多样性之间存

在紧密的关系，这使得人们重新燃起兴趣去理解海洋生物多样性的各个方面。在大尺度上从物种水平研究海洋生物多样性仍然是一个棘手的问题，因为海洋中存在着成千上万个物种，无法在大尺度上轻易地进行分析（尽管新兴的遗传学方法让我们对未来看到些许希望）。考虑到在巨大而难以接近的动态环境中，对物种层面的微小生物研究是不切实际的，把浮游植物按照功能类型进行划分的方法在海洋多样性研究中，提供了一种既令人感兴趣又实用的折中处理方案，采用这种方案，我们可从功能层面探索多样性，而不是从物种层面。

因此，多种原因使我们对浮游植物功能类型的研究兴趣日益增长。发展和解释遥感 PFT 信息带来的挑战势必被为更好地了解局地—全球范围内一系列生态和生物地球化学过程的迫切性超越。比如，海洋的持续升温，有可能延伸某些 PFT 地理学上的范围，如固氮植物（如原绿球藻和聚球藻）和微微型浮游植物（如原绿球藻和聚球藻），而海洋酸性的增加（与大气中 CO₂ 的增加有关）可能影响钙化植物（如赫氏圆石藻），以及他们在碳循环中的角色 (Doney, 2006; Orr 等, 2005)。没有 PFT-解析概念和数字模型，就无法适当探索这些变化的影响和后果。

如下一节所述，近年来遥感技术的发展为我们通过海洋水色数据研究至少一些浮游植物功能类型提供了宝贵的机会。

1.5 为什么要从太空研究浮游生物的功能类型？

解译海洋水色数据的传统方法通常是提取叶绿素浓度作为浮游植物生物量的指数。标准的叶绿素算法 (Morel 和 ANtoine, 2000; O'Reilly 等, 2000) 主要依赖于经验关系，采用离水辐亮度或者亮度反射率光谱波段比例，一般是光谱中的蓝—绿部分。对于进行基于光谱的大气校正，以及广泛认可的空间辐射计的绝对校正等方面的挑战中，这些算法的应用相对简单且可靠。反演算法用来进行内在光学特性的定期提取（如反向散射系数、吸收系数），除了叶绿素浓度以外，是一种值得关注的方法，它不采用经验的波段比值算法（如：Maritorena 等, 2002; Smyth 等, 2006），不过仍旧测量总浮游植物浓度。近来，浮游植物群落特性提取的研究进一步得到发展，这些特性包括关键种、粒径结构，或者多种功能类型的同步探测。

突破叶绿素提取，从卫星数据直接探测浮游植物类型需要对海洋水色信号进行更加复杂的解析。幸运的是，这种突破在采用遥感技术处理某些浮游植物类型的时期已经出现了。人们所付出的这些努力中，有很多侧重于专门的算法，来探测具有特殊光学特性的某一分类单元，这种特性已知会影响可以从太空探测的离水辐亮度信号。虽然这些方法的有效性仍旧存在挑战，但是已经有

很多案例取得了成功，包括从太空对球石藻藻华进行量化 (Brown 和 Yoder, 1994; Iglesias-Rodríguez 等, 2002), 近水面束毛藻藻华 (Subramaniam 和 Carpenter, 1994; Subramaniam 等, 2002; Westberry 等, 2005), 单细胞蓝藻藻华 (Hu 等, 2010b), 硅藻藻华 (Sathyendranath 等, 2004b) 以及漂浮的马尾藻 (Gower 和 King, 2011)。有些算法也以多种浮游植物为目标 (Alvain 等, 2005; Uitz 等, 2006; Aiken 等, 2007; Bracher 等, 2009)。有趣的是, 利用遥感技术进行处理的很多分类群或类型也是“功能性”类型。比如, 颗石藻是钙化植物, 束毛藻是一种可形成藻华的重要蓝藻, 属于固氮功能型藻类, 而硅藻是硅化植物。

除了浮游植物生物地球化学类别, 浮游植物的粒径级别也可从卫星图像中提取。这些研究中, 有一些利用浮游植物浓度的估算值, 比如叶绿素浓度 (Uitz 等, 2006; Brewin 等, 2010a; Hirata 等, 2011; Devred 等, 2011) 或者浮游植物吸收 (Hirata 等, 2008a), 以及它们与浮游植物粒径的关系。其他方法则利用浮游植物的光谱光学特征来区分其类型。这些方法有的侧重吸收特性 (Ciotti 和 Bricaud, 2006; Devred 等, 2006; Uitz 等, 2008; Mouw 和 Yoder, 2010; Brewin 等, 2011a), 有的侧重散射特性 (Loisel 等, 2006; Hirata 等, 2008a; Kostadinov 等, 2009)。散射方法以总粒度分布为基础, 而不把浮游植物从所有的粒度中分化出来。但是, 这些散射方法利用了一个广泛的假设, 即开放海洋中的散射颗粒最有可能是浮游植物。Alvain 等 (2008) 和 Bricaud 等 (2012) 在 SeaWiFS 任务执行期间, 研究了大范围海域的 PFT, 并探索了细胞粒径的生物地理化学含义。

当今的海洋学家熟悉来自遥感器的遥感叶绿素图像的常规访问, 此类遥感器比如 SeaWiFS、MODIS 和 MERIS, 可以以 1~2d 的时间范围覆盖全球。随着遥感领域的发展, 计算机和概念发展的能力提高促进了三维的全球循环模型与日益复杂的生物地理化学模型相结合。在某些情况下, 这些模型拓展良好, 从三格式营养-浮游植物-浮游动物 (NPZ) 模型, 到统称为动态绿色海洋模型 (DGOM, Le Quéré 等, 2005; Kishi 等, 2007), 后者致力于更加真实地呈现浮游植物的类型以及它们的功能性 (Gregg 等, 2003; Blackford 等, 2004; Le Quéré 等, 2005; Veldhuis 和 De Baar, 2005; Hood 等, 2006; Jin 等, 2006)。更加复杂的生态系统模型为了满足解析重要海洋生物地理化学过程的需要而进行验证, 这些过程中有很多受到专门的生物类型的影响 (如钙化植物、硅化植物、固氮植物, 图 1.5)。这些生物类型相关丰度的时空信息对于此类模型的开发和验证具有很大的价值, 为了这一目标卫星观测被广泛应用 (如: Iglesias-Rodríguez 等, 2002; Gregg 等, 2003; Allen 等, 2010)。其他观测方法 (如观测船、观测浮标) 不能达到空中传感器的覆盖率和分辨率, 虽

然遥感 PFT 的分辨率较为粗糙而且不确定性相对较大，但是提取 PFT 信息是十分必要的。但是如果对产品中不确定性有定量的理解，卫星提取信息的应用性也会提高。

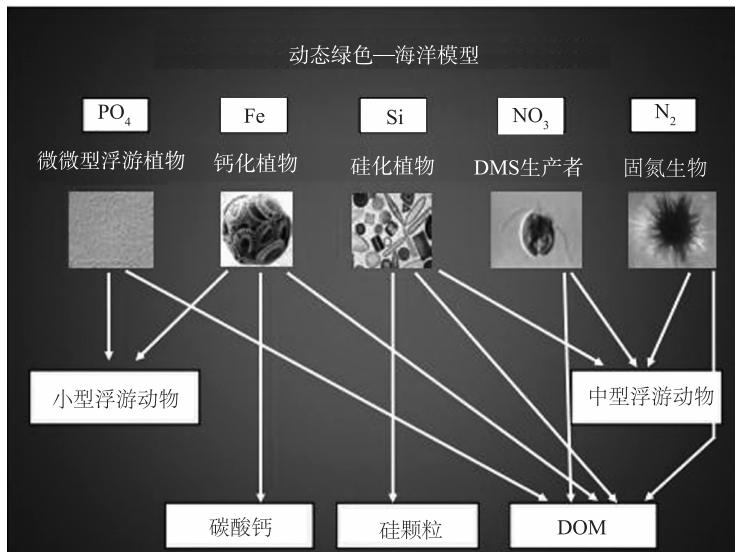


图 1.5 动态绿色海洋模型
(图片中的小型浮游动物和中型浮游动物指的是该模型中两种粒径级别的浮游动物)
(摘自 Aumont 等, 2003)

对于研究浮游植物功能类型对区域气候活动比如厄尔尼诺的响应时，遥感信息可以为我们带来独特和必要的信息。比如，人们普遍认为硅藻不是赤道太平洋区域浮游植物生物量的重要贡献者 (Kobayashi 和 Takahashi, 2002; Dandonneau 等, 2004)，但是根据现场观测，这一区域曾发生过大型藻华，(Archer 等, 1997; Chavez 等, 1999)，另外，凭借遥感技术，近年来也观测到硅藻在该区域具有大范围的覆盖率 (Alvain 等, 2008)。如果赤道上升流较为强烈，并且在空间上不再局限于沿海区域，那么硅藻藻华就可能发生，其后果相当于拉尼娜现象，会使大量的有机碳输出到海底 (Greene 等, 1991; Cavender-Bares 等, 1999)。

1.6 补充方法的必要性

利用 PFT 理念的根本挑战在于，与功能类型集合相关的群组功能或特性中的关键方面在很多重要的时间和空间范围无法直接观测得到。以实验室或现

场数据为基础描述功能特性，结合环境的描述和自然群落的分类识别是一种传统的方法（如 Root 1967；Reynolds 等，2002），但是人力和抵达研究地点所耗费的成本（如运送时间）严重地限制了这种方法的应用。对于浮游植物来说，显微镜分析和实验室培养（如¹⁴C 摄取、¹⁵N 变形等）仍然是评估组成和功能的传统标准。这些方法能够提供可见的质量、精准度和功能解析，但是牺牲了时间和空间分辨率（即个别离散样本），弥补了遥感方法。

这些传统方法的某些时空局限性可以通过各种新的采样和分析方法进行弥补，这样新方法均具有不同的优势和局限。几乎在所有情况下，必须在生物学细节和量化海洋 PFT 分布所需观测的时空分辨率之间做出取舍。因为生物海洋学中的很多问题，至少依赖于时空变化的信息，随着生物学细节的开发，研究基于卫星的功能类型分布显得非常必要，尽管这些观测中的生物学细节存在有限的范围。必须把遥感方法当作是现场观测的质量和详细程度与遥感可以达到的广泛的时空范围之间进行取舍的一部分。

1.7 结语

浮游植物功能类型概念作为对浮游植物进行归类的有效方法已经得到发展。广泛应用于解决当代某些科学和社会难题。但是，它的应用并非一帆风顺。如前所述，目前尚无普遍获得接受的功能类型集合，所采用的类型必须经过精挑细选，保证其适用需要解决的特定问题。功能类型的集合需要与所研究的浮游植物相匹配，这一点很重要。例如，在生物地理化学研究中，我们把浮游植物划分为硅化植物、钙化植物、DMS 生产者和固氮植物，这种做法就存在一定的风险，即该研究可能会忽略那些对上述功能没有特大贡献，但是可能对其他功能，比如初级生产力做出了较大贡献的浮游植物。这种考虑通常导致人们在各类模型中增加“其他浮游植物”这一类别，对该类别不制定明确的特征，但是对于研究浮游植物过程的紧密研究目标却是必需的。因为这一类别是不符合某一系列特征的所有浮游植物的统称，所以很难对其生理过程建模。我们对不同浮游植物功能的理解仍在提高，随着我们认知更多的功能，需要在融入越来越多的功能类型到各种模型中的需求与适当地识别并描绘这些功能类型所面临的观测困难之间取得平衡。有人提议采用建模的方法来应对功能类型增加的问题，比如：采用复杂的适应系统理论和无限多样化的系统，此观点在 Bruggemann 和 Kooijman (2007) 的工作中有所论述。但是遥感方法能够处理的仅仅是个别几个突出的功能类型。只要这些难题得以明确地解决，功能类型概念应该能以经济的方式，在认识浮游植物多样性的问题上，满足真正的需求，遥感技术可以持续作为有效的描述工具。

遥感浮游植物功能类型是一个新兴的领域，其潜力和局限性均未完全发掘。本报告将概述迄今为止所取得的进步，验证各种方法的优点和局限性，为进一步的发展提出建议。本章的概述旨在为后续章节中提到的遥感应用的详细研究做铺垫。

第二章将验证现有的各种观测浮游植物功能类型的现场方法，也将检验其与遥感技术的相关性。后续的章节将评估现有的和新兴的遥感方法的理论和经验基础；评估关于各种方法的局限性、假说、准确性或者预测能力；提供一些初步的比较分析；展望未来算法发展、有效性研究和新的卫星计划。

第2章 测量浮游植物功能类型的原位法

Heidi M. Sosik, Shubha Sathyendranath, Julia Uitz, Heather Bouman, Anitha Nair

2.1 简介

识别并描绘浮游植物的现场方法从早期以光学显微镜为基础，到目前的卫星遥感技术，已经取得了长足的进步。为了研究海洋中的浮游植物，作为显微镜方法的补充，很多全新的方法已经出现，其中较为先进的方法包括，利用高效液相层析仪描绘色素，将其作为浮游植物群的化学指标；利用流式细胞术根据自发荧光和光的散射特性描绘细胞的特征；开发自动化的细胞成像技术；利用分子方法和基因序列方法来描绘多样性。浮游植物的光学特性，如吸收、散射、荧光激发、发射光谱，作为广泛划分浮游植物类型的工具得到发展。另外，通过连续过滤，可以现场估测浮游植物的粒径级别。本章将归纳评估浮游植物类型的各种现场法，以及各自的优点和局限性。本章的部分资料来自 Nair 等 (2008) 中的内容。我们还将检验通过各种方法收集的现场数据如何与以卫星为基础的方法相关联，包括开发和评估卫星算法的前景。

2.2 显微镜法

光学显微镜法是识别浮游植物的传统方法，荧光显微镜和电子显微镜的出现显著地扩展了显微镜识别的能力 (Booth 1993; MacIsaac 和 Stockner, 1993)。如今显微镜法仍旧是从物种层面根据体形特征来识别多种浮游植物的必要工具。某些方法中，对细胞进行识别并计数之前需要用过滤器或渔网收集浮游植物。倒置显微镜或者 Utermohl 方法 (Utermohl, 1931) 在显微镜分析前使用沉降室来集中样本，这种方法对多种类型的小型浮游植物（即细胞粒径

>20 μm) 非常有效。

尽管显微镜法很重要，但是存在着普遍的局限性。其中最突出的是这种方法耗时，而且区分类别时严重依赖观测者的专业技能。分类鉴定以形体特征为基础，所以如果细胞在处理中受到了损坏，对于专家来说也很难辨别。利用光学显微镜很难辨别微微型浮游植物（细胞粒径<2 μm ）和超微型浮游植物（细胞粒径在2~20 μm ），因为它们的粒径过小，而且缺少独特的形体特征。荧光显微镜可以利用荧光特点辨别细胞，对于微微型浮游植物（原绿球藻 vs 聚球藻 vs 真核球藻）的部分描述来说尤其重要，但是对于很多识别问题仍旧缺乏足够的解决方法。这一空白可由各种类型的电子显微镜（传输和扫描）来填补，它是鉴定微微型浮游植物和超微型浮游植物之间形体区别的重要手段，而对于识别较大细胞的细节，比如硅藻的细胞膜特征，也可发挥重要的作用。这些先进的方法所需的时间、专业知识和成本等方面的局限性一般较大，比如仅有相对较少的样品可以用来分析，而且海洋中时空变化的定量评估费用过高。

显微镜法更加复杂的问题是，样品一般需要保存为后续分析之用，保存样品所采用的方法对于所有类群产生的效果可能存在差异，因此最终分析的结果可能有失偏颇。虽然普通显微镜方法在识别和计算较大细胞时一般较为有效，但是值得注意的是，如果样品中大细胞数量较少，可能会发生遗漏的情况。

对于从来没有操作过的人来说，可能很难全面了解在显微镜下识别、计算和测量浮游植物这一工作的难度。但是 Margalef (1994) 提供的一些数字，可以有效说明问题。他报告说在长达30年（1960—1991）的时期内，他从西北地中海收集了1 338份样品进行浮游植物分析，最终利用倒置显微镜进行研究的海水总体积达到了5.1 L，计算并测量的细胞总数为194 983，识别的物种总数为353〔这是一个较大的数字，根据 Sournia 等（1991）的报告，全球的海洋浮游植物仅有约4 400个物种〕，其中丰度最高的物种为旋链角毛藻，占计数总量的11%。值得注意的是，大约51个物种较为稀少，在整个研究期间仅用过1次。这些数字表明，仅仅依赖于显微镜分析作为全球范围内系统地识别浮游植物类型的常规方法，难度较大。

虽然存在这些挑战，但是目前有很多令人瞩目的工作正在进行。比如，利用连续浮游生物记录器（CPR）收集的样品进行浮游植物的连续计数。CPR采样是由海洋科学 Sir Alistair Hardy 基金会和它在全球范围内的兄弟机构组织的调查完成的。一定要注意 CPR 采用的270 μm 网目尺寸，它所利用的显微镜法使其调查结果对较大型浮游植物而言存在偏差（Richardson 等，2006）；虽然比其所用网目尺寸小得多的细胞可被 CPR 网的丝质纤维捕获，并有可能测算。尽管存在这些局限性，CPR 结果仍已为某些浮游植物遥感评估的提供

了方法 (Brewin 等, 2011b)。

在比较浮游植物类型的显微镜估测与卫星观测的时, 也会出现其他的挑战。除了识别和计数方面的困难之外, 单独依赖于显微镜计数来估测生物量或者生物体积也是非常复杂的。因为很多遥感算法将不同浮游植物类型作为色素生物量绝对或相对的贡献, 并非总能利用显微镜计数来评估算法; 单个细胞的叶绿素含量或其他换算系数必须进行假设 (Brotas 等, 2013)。最后, 卫星观测可提供几千平方米海表信息, 而显微镜计数只能针对极小体积 (几毫升) 的海水进行测量。这种空间尺度的不一致使得直接对比卫星观测和显微镜计数具有一定难度, 虽然空间尺度的不一致对于显微镜来说并不独特, 并非是现场观测与卫星估测进行比对中处于下风的主要原因。

2.3 流式细胞术

与人工显微镜方法相反, 流式细胞术以其能够快速测定水样中的浮游植物而著称。近 30 年以来, 这种以计量血液细胞数的医疗手段为基础演变而来的方法, 经证明对海洋中的浮游植物乃至细菌和病毒的研究都具有宝贵的价值 (如, Yentsch 和 Horan, 1989; Olson 和 Chisholm, 1990; Reckermann 和 Colijn, 2000; Sosik 等, 2010)。采用流式细胞术, 海水水样中的浮游植物细胞被迫单个通过小孔进入光场。在单个细胞流经光场时, 测量其荧光和散射等光学特性 (图 2.1a)。从大海中采集的水样中的大量细胞可以在短时间内以这种方式计量 (每秒钟 $>10^5$ 个细胞)。

流式细胞术的生物医学应用通常需要在分析前对细胞进行荧光染色或者探针处理, 但是最普通的海洋学应用需要测量未处理的浮游植物细胞, 即自然展示与其光和色素相关的荧光。叶绿素荧光的存在使得区分浮游植物与其他粒子成为可能, 流式细胞术分析可以对细胞特性, 比如粒径和天然颜色等进行计量和定量, 某种程度的分类, 光学和/或以粒径为基础的鉴定 (如原绿球藻、聚球藻、真核球藻、羽纹藻、颗石藻) (Olson 等, 1989; 1990b; Collier, 2000; Dubelaar 和 Jonker, 2000)。

常见的流式细胞术具有某些重要的限制。应用这种方法对细胞进行分析比采用显微镜法快得多, 但是样本体积仍旧很小 (几十微升到几毫升), 而且与自然环境的时空变化相比, 能够进行处理的离散样本相对较少。另外, 商业仪器一般都会进行优化, 从而对于小型 (微微型和超微型) 浮游植物是有效的, 但是会遗漏相对稀少且体型较大的小型浮游植物, 或者描述效果较差。同时, 很多商用流式细胞仪在探测粒径最小并且荧光较少的超微型浮游植物时, 缺乏足够的灵敏度, 而这类植物是开放海洋表层水域的常见物种。所以, 在浮游植

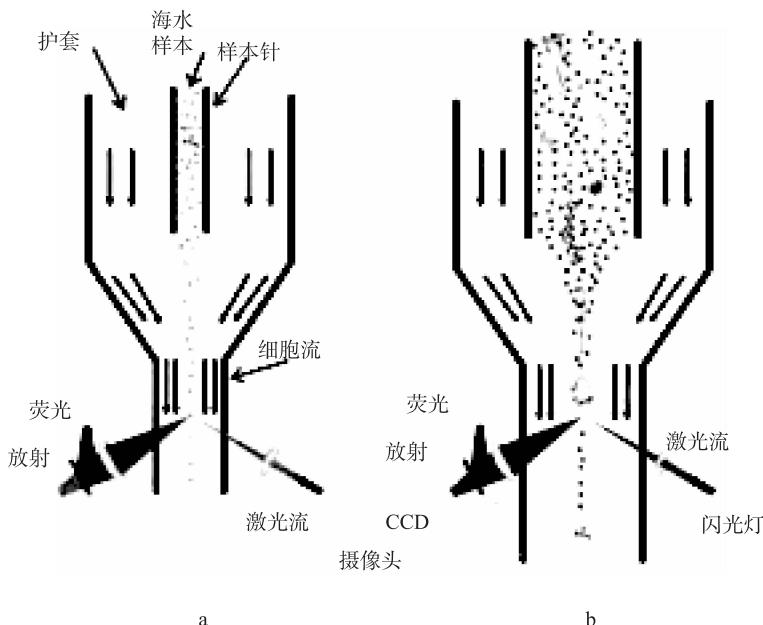


图 2.1 流式细胞术

[a. 海水样本中浮游植物个体细胞的常规流式细胞术分析图示。细胞以单列流经聚焦的激光束，测量它们散射的光或荧光。根据流式细胞仪的配置不同，可以测量多种散射角度以及荧光波长范围。常见的流式细胞仪适合计量和描绘微微型浮游植物和小的超微型浮游植物。b. 高流量定制流式细胞仪可以鉴定小型浮游植物，即粒径较大而且一般较为稀少的植物，结合细胞图像可实现最详实的识别力（如：Olson 和 Sosik, 2007）。细胞开始流经激光束时产生的信号触发曝光和 CCD 相机架的相关捕捉。只有细胞超过阈值的信号才会触发图像捕捉，因此大量的小细胞（过小，不能用光学显微镜识别）一般不会成像]

物粒径谱的大小两端均存在探测难题。最后可以依照流式细胞术荧光和光的散射来测定的浮游植物的类型是有限的。原绿球藻和蓝细菌聚球藻等属群通常能够明确地分级，但是普通分析方法对于其他浮游植物来说只能按照粒径进行特征描绘（依据光的散射估计）。

近年来的技术进步突破了一些限制。比如，利用定制的流式细胞仪提高样本体体积流通量以及信号的动态范围，从而更好地鉴定较大且较稀缺的细胞 (Dubelaar 等, 1989; Cavender-Bares 等, 1998; Green 等, 2003; Zubkov 和 Burkhill, 2006; Olson 与 Sosik, 2007)。有的流式细胞仪进行了调整，提高了灵敏度 (Frankel 等, 1990; Olson 等, 1990a)。人们还投入了大量精力加强辨别细胞类型的能力。比如，利用荧光和光的散射脉冲波形揭示细胞（或细胞链）粒径和形状的各种信息 (Cunningham, 1990; Dubelaar 和 Gerritzen,

2000)。流式细胞术还与分子探测相结合，对浮游植物分类成分进行更加优化的分析 (Biegala 等, 2003)；但是，这种方法仍旧面临技术挑战，很难以一种系统的方式对不同样本中多种浮游植物类型进行鉴定。

流式细胞术的重大进步促进了自主式采样的程控潜水仪的出现 (Dubelaar 和 Gerritzen, 2000; Olson 等, 2003; Olson 和 Sosik, 2007)，从而能在某一地点进行长期的连续观测，最终为浮游植物的动态变化提供宝贵的信息 (Sosik 等, 2003; Thyssen 等, 2008)。这些自动技术也可以用于船载采样调查，描绘空间的变化 (Thyssen 等, 2009; Laney 和 Sosik, 2014)。

成像流式细胞术可以说是提高分类鉴定水平最重要的发展 (Sieracki 等, 1998; Olson 和 Sosik, 2007)。这种方法结合了视频成像并有效地融入了流式细胞术的速度和自动化，以及光学显微镜的优势 (图 2.1b)。目前使用的仪器，成像分辨率和质量较高，因此很多浮游植物均可以识别出其所在的属，甚至种 (Sosik 和 Olson, 2007, Poulton 和 Martin, 2010; Sosik 等, 2011)，因此有效地克服了常规流式细胞术检测和鉴定大细胞的偏差。

成像流式细胞术与自动流式细胞术的结合带来了一个全新的挑战，因为无数细胞图像可以轻松地获得，并且必须进行分析和识别，从而获取浮游植物时间和空间变化的全新信息。虽然这种自动的测量和分析是一种重大的进步，但是一定要注意自动成像分类器内置人工显微镜，它的设计和解译严重依赖进行分类识别人员的专业能力。幸运的是，有效的自动成像分析和系统分类（机器学习）算法已经得到了验证 (Sosik 和 Olson, 2007; Campbell 等, 2013)。自动成像分析的另一个优势是它能以一个细胞接着一个细胞的方式提供生物体积的定量估测，因此在粒径和形状上的变化能够按照自然群落的形式全面考虑 (Sieracki 等, 1989; Moberg 和 Sosik, 2012)。如果与自动分类结合，这种方法可以用来进行具体分类的生物量估测 (Laney 和 Sosik, 2014)，与卫星算法的结果进行系统的对比。

2.4 HPLC 方法

色谱分析可能是浮游植物群落鉴定最常见的非显微镜方法 (Jeffrey 等, 1997; Roy 等, 2011)。高效液相层析仪 (HPLC)，结合具体类别的色素成分，可以为我们提供关于自然群落组成中各种浮游植物的信息 (如: Mackey 等, 1996)，其工作量小于显微镜法。浮游植物色素可以分成三大类：叶绿素 (a、b、c)、类胡萝卜素 (胡萝卜素和其他氧化衍生物，如叶黄素)、胆蛋白质 (藻红蛋白、藻青蛋白、别藻蓝蛋白)。叶绿素 a，或者更具体地，乙烯基叶绿素 a，是普遍存在的，而且在所有光合营养生物中，除了具有二乙烯叶绿素 a

这种变体的原绿球藻之外，均含有乙烯基叶绿素 a。其他色素的分布随着分类的不同而存在区别。有几种色素仅限于特定的分类，因此，可以用作标记色素，也称为特征色素，或者这些分类的色素指纹（Jeffrey 等，1997）。

采用 HPLC 方法，在一次分析中（图 2.2）可以分类、识别和量化 25~50 种色素。简单地说，倒入分离柱中的色素样本混合物按照其关系分离至配置在分离柱中的色素分离包装材料中，溶剂流经分离柱。一旦分离，洗脱的色素流经识别和定量所用的探测器。HPLC 的优势独特，它能全面地描述浮游植物群落构成，涵盖整个细胞粒径谱，并能针对广泛地用作浮游植物生物量代名词的叶绿素浓度，精确地测定。虽然 HPLC 色素鉴定提供的分类解析是有限的（与显微镜法的详实性相比），但是它能以纲的级别提供有用的解释。其在提供常规以及相对快速的分析方面也具有优势，不需要对操作人员提供藻类分类学的高水平培训，与显微镜法相比工作量也较少。

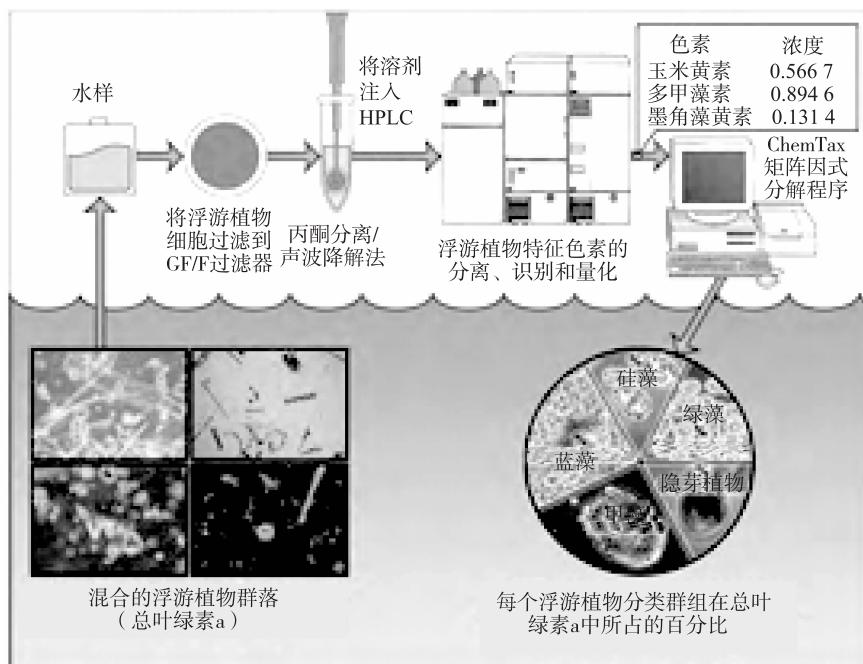


图 2.2 以色素构成为基础鉴定浮游植物群落结构的 HPLC 分析方法

[将混合有多个种类的自然样本进行过滤，然后萃取并注入 HPLC 系统，在该系统中分离并量化各种色素。继而可以依据特征色素和色素比例的假设推断出总叶绿素 a 的分类构成（Mackey 等，1996）]

[图片提供：Alan Joyner 和 Hans Paerl（北卡罗来纳大学教堂山分校，海洋科学研究所）]

有几种色素可以明确地指定为浮游植物的某一纲。比如，二乙烯叶绿素 a 以及二乙烯叶绿素 b 是原绿藻独有的，而异黄素是隐芽植物独有的（表 2.1）。但是，色素数据解译并非总是顺利的，它受制于与色素成分变化相关的生物和环境资源的不确定性。尤其是某些标记色素是几种浮游植物种类共用的，这就很难明确地识别组群（表 2.2）。色素数据的解释也会因为某些浮游植物中存在共生细菌而变得复杂，比如硅藻中含有蓝藻细菌，具有混合性的色素标记（Hallegraeff 和 Jeffrey, 1984）。这种方法也容易受到与不同纲之间遗传和环境资源变化相关的不确定性的影响（如：Irigoien 等, 2004；Llewellyn 等, 2005）。特定组群中的色素成分受到大量因素的影响，如光照（Goericke 和 Montoya, 1998）、氮（Sosik 和 Mitchell, 1991；Henriksen 等, 2002）或铁（Kosakowska 等, 2004），并随着菌株的不同而发生变化（Zapata 等, 2004）。不管怎样，了解了这些局限，色素浓度还是能够提供总生物量和具体组群光合生物（含有叶绿素）的生物量的一级估测。这就使 HPLC 色素分析与其他现场技术（如显微镜法、流式细胞术）相比具有独特的性质，它需要换算因子根据细胞密度来估测色素生物量。

表 2.1 清晰的色素及其相关的浮游植物群组（Nair 等, 2008）

色素	分类学意义	参考
二乙烯叶绿素 b	原绿藻	Wright, 2005
异黄素	隐芽植物	Wright, 2005
多甲藻素	1类甲藻	Ornólfssdóttir 等, 2003
Gyroxanthin diester	2类甲藻	Ornólfssdóttir 等, 2003
青绿素	3类 青绿藻	Egeland 等, 1997

表 2.2 用于浮游植物组群分类的主要标记色素

色素	分类学意义
墨角藻黄素	硅藻、定鞭金藻、金藻、甲藻
多甲藻素	甲藻
19'-己酰基氧化岩藻黄素	定鞭金藻、金藻、甲藻
19'-己酰氧基岩藻黄素	海金藻类、定鞭金藻
异黄素	隐芽植物
叶绿素 b	绿藻、青绿藻
二乙烯叶绿素 b	原绿藻
玉米黄素	蓝藻、绿藻、青绿藻、金藻、眼虫藻

人们提出各种方法将此类不确定性最小化，并依据色素数据得出浮游植物

的量化信息。一般来说，经过筛选的标记色素（Gieskes 和 Kraay, 1983; Letelier 等, 1993; Mackey 等 1996），或者色素组分（也称为色素索引；Claustre, 1994; Vidussi 等, 2001），与叶绿素 a 浓度共同用于估测主要浮游植物组群的相对分布（如硅藻、定鞭金藻、蓝藻）或者粒径级别（小型、微微型或者超微型浮游植物）（表 2.2）。这种色素方法虽然不具有权威性，但是被认为是有价值的手段，一般用于大范围海域优势群组的分布调查（如：Barlow 等, 2004; Aiken 等, 2009; Ras 等, 2008）。

HPLC 测量方法如今被看作是校准和验证卫星获得的叶绿素浓度的标准。色素分析在验证卫星识别浮游植物功能类型的算法中发挥着作用。从海洋水色测量数据中区分浮游植物类型的算法因其使用的方法不同而存在区别。它们要么侧重生物学分类，要么侧重以粒径为基础的分类，有可能获得定性或定量信息。这些概念上的分歧使验证和比较各种算法的具有一定的难度。因此，以 HPLC 为基础的色素测量是一种有效的验证方法，因为色素数据的解译能够为各种算法提供一系列的适用信息。正如本报告后续章节中将要提到的，卫星观测的全新应用（Uitz 等, 2006）将以广泛的 HPLC 色素数据库为基础，结合色素类型和细胞粒径之间关系的经验知识（Vidussi 等, 2001），尝试扩展可观测的时间和空间范围。但是将 HPLC 测量方法用于与卫星产品进行比对也带来了新的挑战。这种比对需要在较长时间范围内从多个海域收集大量现场数据。另一方面，HPLC 分析的协议可能需要针对不同应用进行优化，其结果是来自不同 HPLC 中心的数据可能无法完全相互比对（Hooker 等, 2005）。HPLC 系统是设备的专业部件，需要受过高线培训的人来操作，而配备实施 HPLC 分析的专业中心的数量仍旧不多。HPLC 分析也受到离散样本的限制，必须精心储藏，而且样本分析成本较高（每份样本 50~150 美元）。

目前这些弊端中有很多都微不足道，而且势必会在接下来的几年中得到解决。随着诸如浮游植物功能类型等用于估测生物地理化学相关产品的海洋水色算法的迅速出现（Nair 等, 2008; McClain, 2009），建立适当的数据库用于校准和验证活动正日益激发人们的兴趣。一个正在进行的大型项目已经获得了资金注入，用于建立并改善 HPLC 色素分析的测量协议（Bidigare 等, 2002），并在几家 HPLC 中心之间进行循环实验（Hooker 等, 2005）。这些工作使我们能够对一个数据集中不同来源的方法产生的不确定性过程进行定量和理解（Claustre 等, 2004）。同时，这些工作也为我们提供了关于此类信息如何用于浮游植物类型研究的重要建议。尤其是色素指数（即色素总和和或者比例），比如，那些提取浮游植物粒径级别的指数，已经被证明在有助于将大型 HPLC 色素数据库中的不确定性最小化，这个大型 HPLC 色素数据库来源于不同的贡献者（Claustre 等, 2004; Hooker 等, 2005）。

2.5 分子方法

虽然硅藻和甲藻等大型浮游植物的生态学和多样性已经借助传统光学显微镜进行了深入的研究，但是对于较小的浮游植物我们却知之甚少，尤其是那些直径小于 $1\text{ }\mu\text{m}$ 的浮游植物。不同于根据细胞的形态学特征（显性）识别浮游植物种类，分子方法是利用其遗传学差异（基因型）识别浮游植物种类。发展分子工具来研究微微型浮游植物，包括所有直径小于 $2\sim 3\mu\text{m}$ 的自养细胞 (Vaulot 等, 2008)，极大地提高了我们快速识别这些微小细胞的分类关系以及它们在海洋系统中的功能角色的能力。分子数据集也表明全球海洋中定鞭藻类占据主导地位，这与全球色素数据的结果一致，(Liu 等, 2009b)。不过，仍旧需要对粒径分级 HPLC 色素和分子标记作为获取微微型浮游植物群落结构和丰度的手段的比较研究。分子方法在提高我们对于这些微小细胞的了解方面已经起到了非常重要的作用，并且在一系列浮游植物群组尤其是有害藻华方面也为我们提供了全新的视野和拓展的分析能力 (Medlin 等, 2010; Caron, 2013; Rhodes 等, 1998; Scholin 等, 2000; Bowers 等, 2006)。由于设计分子探测器耗费的成本和时间，很多都设定为以有限数量的物种为目标，尤其是那些缺少清晰且可靠的形态学特征的物种。虽然分子技术是海洋环境中浮游植物多样性检测极为强大和敏锐的方法，但是均需要获取分子设备和专业知识。

DNA 微矩阵技术可以让我们借助一系列分子探测器来处理大量的环境样本，因此非常适合监测海洋浮游植物种类 (Schena 等, 1995)。微矩阵由 DNA 序列构成，以有序阵列的形式附着于硅晶片的表面。目标核酸利用荧光探针标记，采用微矩阵扫描仪探测杂交图谱。特异性探针可以用来检测浮游植物种类 (Metfies 和 Medlin, 2004; Medlin 等, 2006) 以及有害藻华种类 (Ki 和 Han, 2006)。探针设计需要对可以公开访问的数据库进行分析 (如 GEN-BANK) 以及专业的计算机软件。虽然存储在这些数据库中的序列的数量在稳步地增长，但是非目标组群的探针杂交可能会发生，探针的特性应该依据序列数据库进行常规检查。虽然微矩阵的设计和测试需要大量的投入 (时间和成本)，但它可能是天然浮游植物群落生态动态性常规监测的有效工具。

荧光原位杂交法 (FISH) 是一种常见的非培养分子技术，用于识别海洋环境中的特定分类或者功能群。低核苷酸探针用作特定浮游植物群独有的补充序列的识别和杂交。在 FISH 方法中，荧光染料共价吸附于探针，采用荧光显微镜检测细胞荧光。FISH 的优点是它能直接提供目标群组的丰度 (Simon 等, 1995)，而其他大多数分子技术只能进行定性。这种方法可以同步对多种目标群组进行标记。FISH 已经用于藻纲 (Simon 等, 1997; Eller 等, 2007) 以及

有害藻华的探测 (Anderson, 1995; Anderson 等, 2005)。这种技术需要接受过培训的人员使用荧光显微镜来计量细胞, 虽然也有自动的计量系统用来提高样本流通量 (Töbe 等, 2006)。正是因为微矩阵方法存在这种情形, 所以开发探针后, 必须严格测试其对于目标生物体的特异性。采用这种方法获取特定功能组相对生物量时可能会面临的困难是样本的制备可能会导致细胞的损失。

定量实时聚合酶链反应 (qPCR) 是另一种无培养方法, 用来检测和量化不同浮游植物种类的丰度。这种方法已经用来定位环境样本中的有毒甲藻 (Bowers 等, 2000; Popels 等, 2003; Galluzzi 等, 2004; Touzet 等, 2009), 也被用作蓝藻 (Johnson 等, 2006) 及真核集合物 (Countway 和 Caron, 2006; Marie 等, 2006) 的时空描绘。因为 qPCR 通过 1 对低核苷酸放大了环境样本中的遗传物质, 作为 DNA 特定区域的引物互补, 所以具有高度的敏感性。引物互补和探针设计所需的投入, 以及在大型数据库和地区菌株中测试序列的工作, 意味着引物互补和探针已被设计用于有限数量的目标生物体。与 FISH 不同, 采用这种方法, 一次只能分析一个种类。

除了分类关系之外, 分子探针也被用来确定特定细胞的生物地理化学功能。因为原绿球藻的不同生态类型已知需要不同形式的氮元素, 遗传变异就很容易与生物地理化学功能相关 (Moore 等, 2002; Rocap 等, 2003)。由分子探针专门对应一个功能群是固氮菌。这里, 固氮 (*nifH*) 可能存在的基因被当作目标, 用于天然样本中固氮菌的检测。借助这些分子方法, 微生物学者发现发挥固氮作用的生物体的多样性比之前所想象的要更为广泛, 他们还发现单细胞蓝藻可能在开放海洋中发挥着重要的作用 (Zehr 等, 2001; Mazard 等, 2004)。但是目前还没有可用于所有功能群的探针。

环境基因学的发展和高流通量排序技术也保证能提供浮游植物群落结构以及功能类型的特性描述, 可以用作卫星方法的评估。这些方法不仅可以描绘环境样本中存在的分类群的特征, 还能描绘与其相关的功能性 (如: Coelho 等, 2013)。采用这些方法得出的结论, 在制定生物量代名词等标准时面临很多困难, 但是他们对整个群落的生物学、生态学和生理学评估提供了无可比拟的前景。迄今为止, 将基因信息直接与探测浮游植物类型的卫星方法相关联的相关工作开展甚少。

2.6 浮游植物光谱内在光学特性

开发各种利用光谱内在光学特性, 如吸收和散射, 获取浮游植物和其他海水成分的方法已经有了很长的历史 (Sosik, 2008)。下一节也会讨论荧光特征的应用。

因为浮游植物是光合生物，并能够产生色素，可以高效地吸收来自太阳光的能量供其生存，所以人们希望利用其对海洋中的光吸收的影响对其进行检测和描绘。虽然不怎么明显，但是长期以来人们已经知道浮游植物的吸收系数不仅会因其色素成分的不同而存在区别，而且也因其细胞粒径不一而不相同 (Duysens, 1956; Kirk, 1975a, b; Morel 和 Bricaud, 1981)。这种粒径的影响很大，以致于归一化为单位色素浓度时，相对于较小细胞的光谱，较大细胞的吸收光谱显得低且平，这种影响通常称为扁平效应或者色素包裹效应（图 2.3a）。人们提出了很多算法利用吸收光谱的差异来推断浮游植物粒径信息 (Ciotti 等, 2002; Ciotti 和 Bricaud, 2006; Uitz 等, 2008; Brewin 等, 2010a; Devred 等, 2011; Organelli 等, 2013; Roy 等, 2013)。

浮游植物的光谱吸收特性受到其色素成分变化的进一步影响 (Sathyendranath 等, 1987; Hoepffner 和 Sathyendranath, 1991)，不同的辅助色素表现出不同的吸收特性（图 2.3b）(Bidigare 等, 1990)。辅助色素补充是浮游植物类型的特点，人们很有兴趣利用吸收光谱来推断所研究色素的信息。不过，这种方法可能会因为细胞粒径的扁平效应而令人困惑，较大细胞中相同辅助色素的吸收特性与较小细胞中的不同。另外，细胞中色素-蛋白复合物的吸收特性可能与萃取出来的色素不同 (Johnsen 和 Sakshaug, 2007)。虽然存在这些难题，但是有几种方法已经开发并取得了一定程度的成功，根据活体吸收光谱

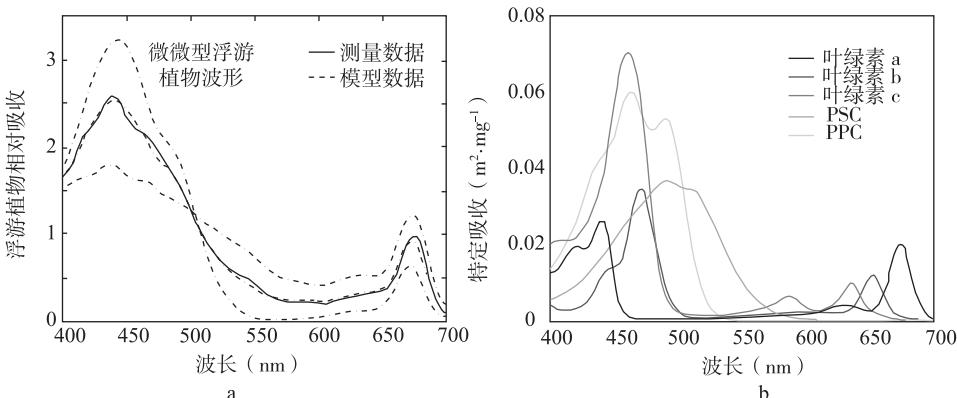


图 2.3 浮游植物的吸收光谱

[a. 吸收光谱具有特定的波形，对超微型浮游植物而言波动较大，而对于小型浮游植物则更加平缓。其中一例是玛莎葡萄园岛海岸天文台（“测量”）夏季表层海水的浮游植物群落吸收光谱可以通过 49% 的微微型浮游植物和 51% 的小型浮游植物（“建模”）的线性混合来表示，提供了一种以对光学特性影响为基础的粒径结构鉴定方法 (Ciotti 等, 2002)。b. 浮游植物色素主要种类的特定色素吸收光谱示例，包括叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 c，还包括 2 种类胡萝卜素：光合型 (PSC) 和光保护型 (PPC)。这些光谱的差异性可用来根据浮游植物吸收光谱推断色素构成。光谱摘自 Bidigare 等 (1990)]

推断色素补充。把光谱分解为高斯波段 (Hoepffner 和 Sathyendranath, 1993; Lohrenz 等, 2003)、光谱重建 (Bidigare 等, 1990; Babin 等, 1996; Allali 等, 1997)、导数分析 (Faust 和 Norris, 1985; Bidigare 等, 1989)、多元线性回归 (Sathyendranath 等, 2005) 以及神经网络 (Chazottes 等, 2006; Bri-caud 等, 2007) 已经用于从吸收定量估算色素。

与吸收类似, 光谱后向散射、总散射、总衰减 (散射和吸收的总和) 以及具体色素的后向散射均随着海水中颗粒的粒径结构不同而存在差异。这就意味着我们可以利用这些特点来推断海水中颗粒的粒径结构 (Boss 等, 2001a, 2001b; Boss 等, 2004; Loisel 等, 2006; Hirata 等, 2008b; Kostadinov 等, 2009; 2010)。但是与以吸收为基础的方法不同, 以散射为基础的方法处理的是所有颗粒的粒径结构, 而不是浮游植物。要想从这些估测数据中推断浮游植物粒径结构, 人们必须假设浮游植物在其粒径范围内的粒子集合体中占据主导地位, 或者在浮游植物和其他粒子之间存在着指定的关系。

正如后续章节中所述, 这些独特的光学特征也可以作为从太空区分不同浮游植物类型的遥感算法基础。

2.7 浮游植物的荧光激发光谱和发射光谱

某一种物质对光子的吸收可以导致该物质的电子激发和振动激发。对某些物质而言, 伴随的电子振动弛豫导致光线的发射, 与激发光子相比, 一般具有较长的波长, 但能量较少。这种现象称为发射荧光。分光荧光计用来测量当激发波长在某个波长区间内 (激发光谱) 的变化时某种物质固定波长的荧光, 或者当激发波长保持恒定时 (发射光谱) 测量某个波长区间的发射。这些光谱是荧光物质的特征, 因此荧光光谱测定法在很多领域用来识别和量化各种物质。

对于浮游植物来说, 叶绿素 a 和各种胆蛋白质活体可发射荧光。因为浮游植物的色素构成随着类群的不同而存在区别, 它们的荧光特性也不同, 可以用来区别类群 (Yentsch 和 Yentsch, 1979; MacIntyre 等, 2010)。发射光谱的重大差异使我们能轻易地把隐芽植物和蓝藻与其他类型的浮游植物区分开来, 而发射光谱相对细微的差异可以用来区分绿色藻纲植物和杂色藻类 (图 2.4)。

在实验室或现场, 利用荧光计和原位荧光计监测海洋中的浮游植物的各种复杂程度的实验室是可以进行的。其中最简单的是 Turner 荧光计, 它是在海上及实验室测量总叶绿素浓度最常见的仪器, 利用有机溶剂提取浮游植物体内的叶绿素, 在仪器中被另一固定的波长激发发光时, 以固定波长测量样本中的荧光发射; 将测量结果与标准叶绿素校正曲线进行比对 (Holm-Hansen 等,

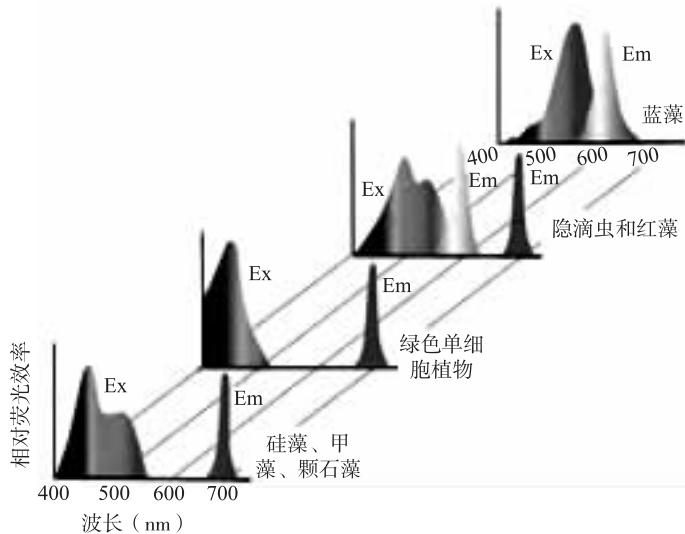


图 2.4 各种浮游植物群组荧光激发 (Ex) 光谱和
荧光发射 (Em) 光谱的一般特征

[含有藻胆蛋白的浮游植物（蓝藻纲和隐藻门植物）与其他群组相比，具有独特的发射峰值。激发光谱随着光合辅助色素的变化而表现出相对细微的差异]

(摘自 Yentsch 和 Phinney, 1985)

1965)。类似地，活体荧光计是目前 CTD (传导率、温度和深度) 仪器的典型附件，它对浮游植物的垂直结构进行连续测量，并越来越普遍地用于剖面浮标、自主设备、锚细设备以及船载自助采样系统。

根据荧光特性推断群落结构需要更加丰富的经验，并需要观测多种激发和发射波长。实际上，活体中不同浮游植物色素的吸收和荧光特性也是 HPLC 技术的核心。但是活体浮游植物色素荧光信号的解译并不简单：藻类生理 (浮游植物光合体系 I 和 II 中荧光色素的分布)、适应性响应 (色素比例的可塑性)、功能 (光合作用) 以及外界光照条件 (较高光照水平下荧光的猝灭) 可以影响荧光强度和色素浓度之间的关系 (如: IOCCG, 1999; Lutz 等, 2001; Sathyendranath 等, 2004a; Babin, 2005; Huot 和 Babin, 2010)。不管怎样，凭借现场或船载仪器并采用荧光法鉴定天然样本中的主要群组已经取得了一定的成功 (如: Beutler 等, 2002; Richardson 等, 2010; Chekalyuk 等, 2012)。与藻胆蛋白有关的独特的荧光发射特征意味着隐芽植物和蓝藻的区别是最有效的，但是其区分硅藻和甲藻等组群所具有的难度也是这些方法的重大缺陷 (图 2.4)。这种局限性的某些解决方法可能来源于新兴的方法，这些方

法将单个细胞的流入式荧光分析与经过精心设计从而模拟线性判别功能的光学元件结合，该功能可优化细胞类型的微细粒分离（Pearl 等，2013），不过这些技术仍旧需要在一系列的现场条件下进行验证。

2.8 通过连续过滤得出的浮游植物粒径结构

测量浮游植物群落粒径结构的传统方法是选择已知孔径的过滤器对海水样本进行过滤。通过对留存于每个过滤器中的叶绿素 a 浓度进行测量，估测不同粒径级别的分布。这种方法虽然原理相对简单，但是并非没有缺陷：过滤器的堵塞比过滤器的针孔相比，保留的细胞粒径相对较小；有弹性的细胞或者瘦长的细胞，以及过滤中发生破碎的细胞会导致细胞大于滤液流经的针孔。其他方法依赖于离散样本耗费时间的处理，这种方法则在与卫星观测的空间范围所获得的结果进行比对时经受着挑战。尽管如此，与其他方法（如利用标记色素推断浮游植物粒径结构）相比，用这种方法进行比对和验证仍然是既有价值又很直接的方法。

2.9 结论

上述各种方法中大多数涉及一种或多种光学传感：显微镜法依赖于光学镜片以及人眼或者镜头，HPLC 技术依赖于测量浮游植物色素吸收和荧光信号探测器，流式细胞术结合光电倍增管或者二极管检测单个细胞的散射和荧光特性。依赖于光学特性的方法可与现场技术相结合，不需要在实验室处理样本，最终提高评估海洋浮游植物类型的时空覆盖。

所有这些方法都有各自的优点和局限，孤立地采用任何一种方法来鉴定浮游植物群落可能会得出既不完整也不明确的结论。因此，集合各种方法的方案才能保证最精确和完整的评估。

现场方法可以与卫星观测数据进行比对，结合不同程度的简化（表 2.3）。估测浮游植物类型生物量而不是其数量密度的方法，采集所有集合体而不是部分的方法，以及利用浮游植物光学特性的方法才是与卫星估测进行比对的最佳方法。

对于遥感技术而言，现场观测必须是所有算法进行验证所依赖的“真相”。然而正如上述现有的现场和实验室方法，没有一种方法在探测和量化浮游植物类型方面称得上完美（表 2.3），这是开发和评估遥感方法面临的最大挑战。除了与各种方法相关的局限之外，在不同的时间和空间范围内，以现有能力对海洋真实情形和卫星测量数据的掌握所存在的差异是我们面临的整体挑战。展

望现场传感器和部署模式的发展——突出高分辨时间序列和大量移动的平台——将会迎来在解决这些问题上的进步。

表 2.3 鉴定浮游植物的各种方法的优势、局限及其与先进遥感应用的相关性

方法	优势	局限	与先进遥感应用的相关性
显微镜法	<ul style="list-style-type: none"> 仅采用目前的方法能识别差不多所有浮游植物 设备投资低（最低需要光学显微镜） 设备维护相对简单 	<ul style="list-style-type: none"> 耗时 依靠专业知识和主观的 擅长浮游植物分类学的专业人士越来越少 需要进行假设将其转化为生物体积和生物量 小细胞（微微型浮游植物）的计量需要借助荧光显微镜 识别小细胞植物（微微型浮游植物）所属的种具有难度 对用来收集和集中细胞的方法敏感 保存技术对所有分类群不具有同等效用 	<ul style="list-style-type: none"> 需要进行假设将细胞的计量与色素生物量的估测联系起来 样本量较小会导致数量极少的细胞分布的不确定性偏大，而这种细胞对于生物量的贡献较大（因为细胞粒径大） 细胞计量必须结合细胞粒径信息从而估测浮游植物粒径结构
流式细胞术	<ul style="list-style-type: none"> 自动且快速 容易观测到浮游植物 成像技术使我们可以了解小型浮游植物 能够以光学手段估测细胞粒径 现场测量工具可用 	<ul style="list-style-type: none"> 需要专门的仪器来了解整个浮游植物粒径范围 通常仅能识别某些浮游植物群组 仪器昂贵且精细；需要专业的使用者 	<ul style="list-style-type: none"> 需要进行假设将细胞的计量与色素生物量联系起来 细胞丰度和细胞粒径信息可以被转化为具体组群的生物体及或者碳生物量
HPLC	<ul style="list-style-type: none"> 自动且精确 以化学分类学为基础 	<ul style="list-style-type: none"> 明确的标记色素不多 对色素比例假设敏感 色素比例在群组内部存在差异导致的不确定性（如：生长条件） 昂贵 全球范围内，专家和场地设施不多 因为使用的方法不同（如：溶剂、柱体材质），各实验室之间的比对令人困惑 无现场没量工具 	<ul style="list-style-type: none"> 可以直接计算具体群组的色素生物量 广泛地用于算法的开发和验证

(续)

方法	优势	局限	与先进遥感应用的相关性
分子方法	<ul style="list-style-type: none"> 能够以较高的具体程度指定分类群 可以直接指定特定功能 已有现场观测工具 	<ul style="list-style-type: none"> 目前只有几种探针可用 方法的开发和测试耗时长 相对昂贵且需要专门的设备 需要假设将其转化为生物量或粒径结构 	<ul style="list-style-type: none"> 大部分未经检验
内在光学特性法	<ul style="list-style-type: none"> 大多数方法相对简单且造价不高 有很多现场和实验室可用的工具 	<ul style="list-style-type: none"> 需要进行假设在光学特性和生物量之间进行转化 某些方法因群组内部光学特性的变异而存在不确定性（如：因为生长条件、分类学等） 	<ul style="list-style-type: none"> 测量结果直接与浮游植物遥感技术的理论基础相关联
荧光激发和发射光谱	<ul style="list-style-type: none"> 是提取叶绿素浓度比较简单而且造价低廉的方法 活体激发和发射光谱对于某些具体群组的评估十分有用 快速且简单 现场测量工具可用 	<ul style="list-style-type: none"> 活体荧光信号的解译十分复杂，并且依赖于分类学和生理学知识 需要进行假设将活体信号转化为生物量 群组内色素和相关荧光性的变化导致不确定性 	<ul style="list-style-type: none"> 是大多数浮游植物总生物量评估方法的基础 用于主被动遥感，利用飞机的激光遥感探测浮游植物的类型 可利用遥感探测太阳能叶绿素荧光
连续过滤	<ul style="list-style-type: none"> 相对简单 	<ul style="list-style-type: none"> 细胞破碎和过滤器堵塞致使结果不准确 被测量的粒径级别的数量因实际约束而受到限制 耗时长 没有分类学信息 	<ul style="list-style-type: none"> 是对粒径生物量最直接的评估

第3章 利用遥感技术探测主要藻华

Chuanmin Hu, Shubha Sathyendranath, Jamie D. Shutler, Christopher W. Brown, Tim S. Moore, Susanne E. Craig, Inia Soto, Ajit Subramaniam

3.1 简介

1978 年发射的 Nimbus-7 卫星上搭载的概念验证型海岸带扫描仪 (CZCS; Coastal Zone Color Scanner) 为海洋的生物学研究提供了前所未有的数据 (Hovis 等, 1980)。人类首次可以从全球范围估测海洋表面的叶绿素 a 的浓度 (Gordon 等, 1980; Smith 和 Baker, 1982), 从而提高了人类对海洋初级生产力和生物地理化学的认知 (Mitchell, 1994)。大约 10 年之后, 海洋水色传感器 (SeaWiFS; Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor) 从 1997 年开始延续海洋水色观测计划, 之后的姊妹任务包括中分辨率成像光谱仪 (MODIS; Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer, 搭载在 Terra2000 和 Aqua, 2002), 以及中等分辨率成像光谱仪 (MERIS : Medium Resolution Imaging Spectrometer , 2002—2012)。

这些任务的主要目标是确定世界大洋中的叶绿素 a 含量和初级生产力, 近年来的工作表明其也可以描绘世界开放海洋中主要浮游植物功能类型 (PFT) 的分布 (Subramaniam 等, 2002; Sathyendranath 等, 2004b; Alvain 等, 2005; Ciotti 和 Bricaud, 2006; Cannizzaro 等, 2008; Nair 等, 2008; Raitt-sos 等, 2008; Brewin 等, 2010c; Mouw 和 Yoder, 2010; Moisan 等, 2012; 2013)。虽然其中大多数只是初步结果, 但是已经表明在研究海洋生物多样性和藻华动态方面具有巨大的潜力。

从太空观测 PFT 的原理依赖于其对遥感反射比 (R_s , sr^{-1}) 的贡献中的光谱差异, 反过来由海洋的光谱吸收 (a , m^{-1}) 和后向散射 (b_b , m^{-1}) 因子确定 (纯水加上各种颗粒物和溶解质):

$$\begin{aligned} R_s &= Gb_b / (a + b_b) \\ &= G (b_{bw} + b_{bp}) / (a + b_{bw} + b_{bp}) \\ &= G (b_{bw} + b_{bp}) / (a_w + a_B + a_d + a_g + b_{bw} + b_{bp}) \end{aligned} \quad (3.1)$$

式中, a 是水中个体吸收系数 (a_w)、浮游植物色素 (a_B)、有色溶解有机质 (a_g) 和碎屑颗粒 (a_d) 的总和。 G 是与太阳天顶角和传感器观测几何学相关的参数。为了简单起见, 等式中忽略了对波长 (λ) 的依赖。

区分 PFT 的算法间接 (如: 通过经验回归) 或直接 (如: 获得具体色素的吸收) 利用它们不同的吸收和后向散射特性。鉴于所有这些方法都能在已出版的文献中找到, 本章将对其进行简要介绍, 并给出几个关于如何利用遥感观测光学特性 (R_s , a , b_b) 鉴定浮游植物水华的事例。另外叙述了一些利用其他卫星产品如叶绿素 a 浓度来推断 PFT 分布的间接方法。本章旨在展示藻华鉴定的现有方法, 并讨论其各自的优缺点, 希望可以借助未来配备更多光谱波段并具有较高地面分辨率的卫星传感器开发改进的方法。

3.2 硅藻藻华的探测

3.2.1 背景

硅藻, 一般为大细胞有机体, 吸收硅并用来形成独特的细胞膜 (一种外骨骼), 将硅藻细胞包入其中。它们较大的粒径以及硅的存在使得硅藻具有较高的下沉速度, 有利于有机物质和硅向深层水域的生物移动, 或者形成沉积物。因为在掠食者和被掠食者之间通常存在粒径关系, 进食硅藻的浮游动物常常与依赖于较小浮游植物细胞的浮游植物不同, 这种在营养结构上的差异会一直向食物链上端传递。剧烈扰动及相关的垂直混合会在一定程度上阻碍其下沉, 但是人们普遍认为硅藻藻华通常发生在高扰动区域, 相应的一般与营养垂直混合程度较大有关。这些特性将硅藻与其他浮游植物区分开来, 从生物地理化学的角度来看, 硅藻这种独特的功能角色具有相当可观的利益。

3.2.2 分布

硅藻通常在温带和高纬度地区春季藻华中占据主导地位, 而且也是秋季浮游植物藻华的重要组成。硅藻藻华与上升流区域相关, 而且一般与高营养、高扰动、低光照水域有关。它们一般沿着营养盐梯度, 在叶绿素浓度较高的水域中占优势 (另请参阅本书第 1 章)。

3.2.3 光学特性

硅藻的吸收光谱趋于扁平, 因为大的浮游植物细胞一般会发生色素包裹现

象。因此，与较小的细胞相比，硅藻在蓝色中的吸收峰值比例低于其在红色中的吸收峰值。它们的特定吸收因子（在给定的波长，并规范为样本叶绿素浓度的吸收因子）一般也存在差异，并比较小细胞的对应值偏小。硅藻的光学特征受到其色素成分的进一步调节。Dierssen 和 Smith (2000) 指出硅藻在相似的浓度下，后向散射一般比其他浮游植物群偏低。

3.2.4 硅藻识别与测绘中的遥感算法

目前人们提出的算法可归纳为3种类型：

- ❖ 以丰度为基础的方法；
- ❖ 以光学特征为基础的方法；
- ❖ 生态学方法。

大多数这些模型将在本报告的其他章节中详细阐述，本章将出于完备性对其进行简要描述。其他章节未予详述的算法类型将在本章深度解读。

3.2.4.1 以丰度为基础的方法

从太空描绘硅藻分布最简单的方法是利用高浓度叶绿素水域中硅藻的普遍发生和经常占据主导的特性。遵循这一方法，Hirata 等 (2011) 采用浮游植物 HPLC 色素组成现场数据估算硅藻在给定样本总叶绿素 a 中所占的比重。从各个区域获得的大量样本所收集到的此类信息用来把与硅藻相关的叶绿素所占的比例转化为样本中叶绿素总浓度的函数。然后利用经验函数拟合数据，计算硅藻分级得出叶绿素 a 浓度的函数。根据 Hirata 等的研究，与硅藻有关的 (F_d) 分级叶绿素 a 浓度 [0.0—1.0] 可以从总叶绿素 a (C_T) 计算得出，表述为：

$$F_d = [1.33 + \exp(-3.98C_T + 0.20)]^{-1} \quad (3.2)$$

(其中模型参数保留2位小数)。一旦建立这种关系，硅藻浓度（以叶绿素 a 为单位）可以从卫星叶绿素 a 图中获得。这一方法也将在第5章，即探讨同时识别多种功能类型的算法一章中讨论。

第4章探讨描述浮游植物粒径级别的算法。在所研究的典型粒径级别中，小型浮游植物（直径大于 $20\mu\text{m}$ ）的算法与硅藻的算法较为相近，因为小型浮游植物通常包括甲藻和硅藻。在没有甲藻的情况下，小型浮游植物的构成可等同于硅藻。处理粒径级别的很多算法都是以丰度为基础（见第4章，了解关于此类算法的细节）。

3.2.4.2 以光学特征为基础的方法

硅藻纲一般为大细胞植物，与其他具有较小细胞的浮游植物相比，吸收光谱相对扁平。硅藻吸收光谱的这种特性已经用来将其与其他浮游植物区分开来。在 Sathyendranath 等 (2004b) 和 Jackson 等 (2011) 提出的方法中，采用了两个版本的光谱反射率模型，其中一个利用硅藻的吸收特性，而另一个则利

用非硅藻纲浮游植物的吸收特性。硅藻纲和非硅藻纲所采用的吸收模型是基于硅藻纲和非硅藻纲占优的水域中同时采集的吸收光谱和叶绿素浓度现场测量数据。之后在叶绿素浓度以及分别为硅藻纲和非硅藻纲模型选定的2个波长的反射比例之间建立关联。得出的结果可以应用于遥感反射率的大气校正，之后从2组反射率（从硅藻模型和非硅藻模型得出）计算叶绿素浓度。再检验两组计算中的差异。如果采用硅藻模型的叶绿素值的百分数小于非硅藻模型的对应值，则指定这些像素为硅藻。否则，该像素假定为非硅藻纲占优。该方法如图3.1所示。

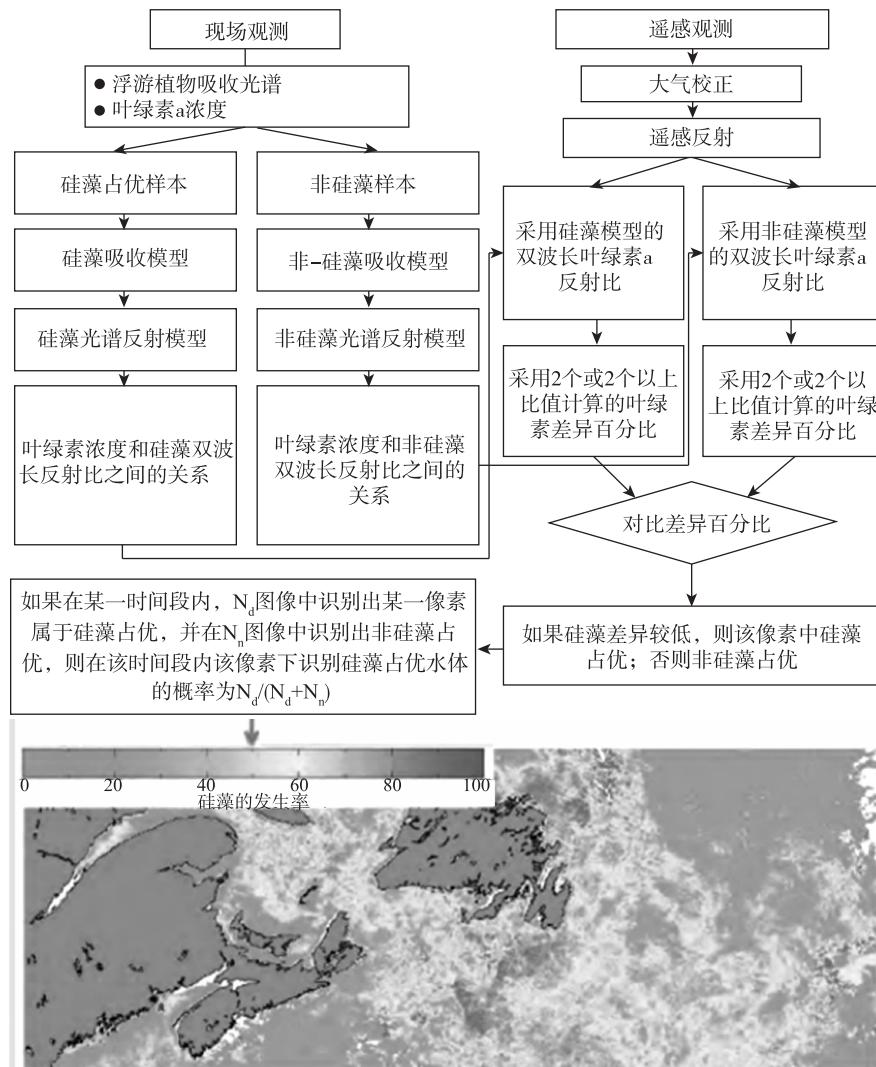


图3.1 流程图给出了硅藻藻华分级的遥感方法及其步骤

这种方法可以用来识别在某个特定区域硅藻是否在浮游植物群落中占据主导地位。有了这一结果之后，可以向该群落指定适当的叶绿素值。另外，如果这些结果在有限的时期内进行累积，比如1周或者2周，那么我们就可以得出该时期该区域内硅藻占优势的概率地图。这种方法不能从一张图像得出硅藻对总叶绿素a的分级贡献。Sathyendranath等(2004b)提出的方法是针对西北大西洋进行区域观测获得的浮游植物吸收特征得出的。Jackson等(2011)发现，东南太平洋硅藻的光学特性与西北大西洋不同，他们还发现，在发射率模型中采用浮游植物吸收特性区域观测可以提高区域模型的效果。Jackson等(2011)的工作指出一个值得特别注意的问题：硅藻代表了物种的高度多样性，这种多样性涉及的物种具有粒径范围广、细胞形状多样的特点。一旦藻华区种类组成出现区域差异，模型就可以为该区域进行理想化的调整。

浮游植物的光学特征也被用于差分光学吸收光谱法(DOAS)，该方法由Perner和Platt(1979)开发，Bracher等(2009)和Sadeghi等(2012a)为应用于浮游植物进行了调整。这一方法可以应用于搭载在ENVISAT卫星的大气制图扫描成像吸收光谱仪(SCIAMACHY: Scanning Imaging Absorption Spectrometer for Atmospheric Chartography)获得的具有高光谱分辨率(超光谱数据)的卫星数据。该方法将在第5章阐述。

利用硅藻植物光学特性的差异对其进行区分的另一个方法是分析观测到的反射光谱的差异，Alvain等(2005)的算法中采用了这种方法。采用大量的现场色素观测，提供具有多个叶绿素浓度范围且硅藻占优水域的信息，与非硅藻纲植物占优水域反射光谱做对比，建立反射光谱统计误差，而后将其应用于利用卫星数据描绘硅藻占优势的水域。Alvain等(2012)介绍了这种方法的理论基础，Alvain等(2005; 2012)方法的详细描述见于本报告的第5章。

在以丰度为基础的模型中，识别粒径结构的某些算法也是以光学特性为基础的。需要重申的是，如果小型浮游植物群落是硅藻占优而不是甲藻的话，我们可以根据这种算法推断硅藻分布的某些信息(见第4章，了解这些算法的详细说明)。

3.2.4.3 生态学方法

从太空描绘浮游植物类型的另一种方法是基于各种浮游植物类型的生态和地理偏好(Raitos等，2008)。这些作者将大量的卫星提取的参数用于描绘浮游植物类型，包括海洋水色数据中的叶绿素和离水辐亮度(555nm)，以及NASA提供的光合有效辐射(PAR)数据，先进超高分辨率辐射计(AVHRR: Advanced very High Resolution Radiometer)提供的海洋表面温度(SST)，卫星散射仪获取的风应力数据。辐射值作为后向散射系数的代名

词，因浮游植物类型的不同而存在差别。浮游生物连续记录器获得的浮游植物类型的现场数据（Reid 等，2003a），用来采用 Z 因素的标准方法分析每份样本中的占优浮游植物类型。1997—2003 年间，北大西洋的数据共产生了 3 000 多个匹配的数据点，而且还补充了样本的地理位置信息（经度和纬度）。采用概率神经网络处理这些数据，从而与占优势的浮游植物类型的现场数据间建立关联。建立神经网络之后，浮游植物类型的概率分布即可采用卫星数据和地点作为输入进行绘制。这种方法用来描绘各种藻纲植物占优的区域，包括硅藻纲、甲藻纲、颗石藻纲或硅鞭藻纲。近年来，Palacz 等（2013）也采用了一种生态方法来描绘浮游植物类型。见第 5 章对生态方法的详细阐述。

3.3 颗石藻藻华的探测

3.3.1 背景

颗石藻是可以形成碳酸钙 (CaCO_3) 外壳或者薄层（球石粒）的海洋浮游植物，在高纬度和低纬度地区均十分丰富，并可形成大型藻华（Beaufort 等，2008）。颗石藻纲植物被认为是开放海洋中的主要钙化植物，在海洋碳循环中发挥着重要的作用（Iglesias-Rodríguez 等，2002；Balch 等，2005）。与其他浮游植物一样，颗石藻在光合作用中消耗二氧化碳 (CO_2)，并在呼吸作用中释放二氧化碳，另外它们在生产球石粒的时候也会产生二氧化碳。这种中上层钙化抵消了初级生产力碳固定中对二氧化碳的消耗（Harlay 等，2010）。因此，它们的存在影响了大气、海洋之间二氧化碳的流通，也使得海洋中二氧化碳的下沉方式变得复杂（Shutler 等，2013）。球石粒沉淀也构成了碳沉积的重要输入部分，成为地球最大的碳元素存储地（Iglesias-Rodríguez 等，2002）。这些浮游植物也与二甲基硫（DMS）气体的产生有关（Keller 等，1989；Keller，1989）。一旦被释放到大气中，DMS 就会被氧化成各种化合物，包括硫酸盐气溶胶。这些气溶胶通过散射太阳光并影响云物理学和反照率，导致云层凝缩核子的聚集（Steinke 等，2002；Marandino 等，2008）并影响地球的辐射收支（因此影响气候）。DMS 带来的硫酸盐气溶胶也会与雨滴发生反应并生成酸雨。因此，人们认为颗石藻在海洋碳和硫的循环中发挥着关键的作用，而且能影响气候。另外，这些浮游植物可能对（也是气候变化的重要指标）气候变化（Smyth 等，2004；Winter 等，2013）和海洋酸化敏感（Tyrrell，2008）。

生活在世界各大洋阳光层的大量颗石藻纲植物中，四处漂流的赫氏圆石藻种，如果在表层存在较高浓度（藻华），可以深刻地影响海洋上层的光学特性（Balch 等，1991；Tyrrell 等，1999；Holligan 等，1993），凭借肉眼或者地球

观测 (EO) 均能发现。由于冬季风暴混合而使水柱方向上的发生再悬浮, 因此在冬季仍旧能在海洋表面看到以往藻华的残留, 但是颗石藻藻华主要发生在春夏季 (Tyrrell 和 Merico, 2004)。在生长后期, 这些浮游植物的球石粒会脱落, 将海水变成乳白色或者土耳其玉白色 (Holligan 等, 1983; Merico 等, 2003; Smyth 等, 2004)。由于这些特征在整个可见光波段都具有较高的反射性, 因此状况可以轻易地从卫星海洋水色数据辨别。这种特征使得我们可以借助卫星 EO 研究其频率和分布 (Brown 和 Yoder, 1994; Cokacar 等, 2001; Merico 等, 2003; Smyth 等, 2004; Shutler 等, 2013)。这种特征也意味着它们可以改变光谱波段比值 EO 海洋水色叶绿素 a 估测, 以及某些大气校正算法 (Gordon 等, 1988; Balch 等, 1989)。因此, 在 NASA 海洋水色叶绿素 a 数据中, 被认为包含颗石藻藻华的像素通常被掩盖。由于此类藻华发生的空间范围巨大, 因此, EO 数据提供了一种有用的手段来描绘其空间范围。从太空探测并绘制此类藻华的方法侧重不同复杂程度的光谱方法 (Groom 和 Holligan, 1987; Brown 和 Yoder, 1994; Brown 和 Podesta, 1997; Brown, 2000; Cokacar 等, 2001; Gordon 等, 2001; Shutler 等, 2010; Moore 等, 2012)。

本节中我们把藻华定义为特定区域内浮游植物浓度过高导致光谱反射高于特征背景反射。采用地球观测数据研究颗石藻时, 其浓度的检测可能主要依靠球石粒, 以及一些石球藻 (颗石藻细胞)。图 3.2a 为 MERIS 伪颜色图像, 图 3.2b 为 2004 年凯尔特海叶绿素 a 分布; 两幅图片均标注了 8 个位置点。这 8 个位置点的归一化水离辐射光谱如图 3.2c 所示 (这些光谱采用 8 个 MERIS 波段构建)。点 4 的光谱特征表现为高水平 (饱和水平), 而且所有可见波长的光谱响应均呈扁平趋势, 说明这些图像元素 (或像素) 中的光谱信号由颗石藻占据主导地位。从图 3.2a 可以很明显地看出, 4 号点位于颗石藻藻华的白色区

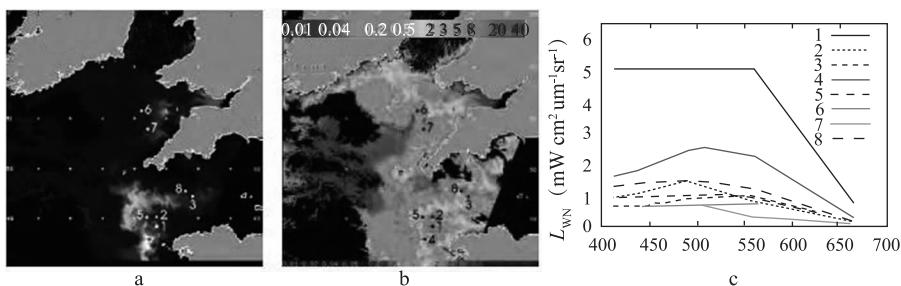


图 3.2 2003 年 6 月 20 日 11:24 UTC 时间西英吉利海峡附近的 MERIS 数据
(研究区域位于北纬 $48^{\circ} \sim 52^{\circ}$, 西经 $10^{\circ} \sim 20^{\circ}$) a. 结合 3 个 L_{WN} 波段 (560nm、490nm 和 443nm) 的 MERIS 伪彩色图像 b. 标注了 8 个 MERIS 藻类 1 叶绿素 a 位置点 (单位: mg m^{-3})
c. a 和 b 中标记的 8 个地点的归一化离水辐射光谱

域（白色表示光谱扁平及对所有波长的响应程度高）。相反的，点 1~3 和 5~8 表现出不同的光谱响应（图 3.2c），信号较弱，可能意味着掺有其他浮游植物种类、有色溶解物质或者悬浮颗粒。

3.3.2 采用地球观测进行探测

根据 EO 探测这些浮游植物的早期方法采用获得的数据，AVHRR 传感器从 1982 年运行至今。该传感器搭载于 NOAA 系列卫星上，该数据的长期性为我们在 30 多年的时间内提供了全球范围内研究颗石藻藻华多种方法。但是，因为 AVHRR 感兴趣通道（频道 1, 580~680nm）的检测增益和敏感度都相对较低，这种方法只能检测非常密集的颗石藻藻华。这种方法最初由 Groom 和 Holligan (1987) 提出，近年来 Smyth 等 (2004) 将其优化，已经成功应用于北大西洋颗石藻 (Trees 等, 1992; Holligan 等, 1993)、巴伦支海 (Smyth 等, 2004) 以及其他各种近极地水域 (Uz 等, 2013)。但是，因为其敏感性能低，采用这种方法很难确定海表藻华的完整范围，并且不能探测藻华密度偏低的区域（即任何参数的完整范围）。

利用专门的海洋水色辐射传感器比如 SeaWiFS、MODIS 和 MERIS 对颗石藻藻华空间范围进行更加完整的描述。利用可见光光谱传感器的单一波段离水辐射率 $L_{wN}(\lambda)$ [或者同等的 $R_{\alpha}(\lambda)$] 数据探测此类浮游植物群组是最简单的方法。因为颗石藻在所有波长都具有散射光的能力，可见光光谱中的任意波段都可利用，但是一般采用光谱中绿色部分的一个波段，如 $L_{wN}(555)$ 。这种简单方法使我们可以在假定水中不存在散射性较高的颗粒的前提下识别这些浮游植物。比如，在爱尔兰南部水域，这种方法已经作为研究的颗石藻藻华的替代方法 (Raitos 等, 2006)。类似地，通过利用 3 个波段的归一化水离辐射数据生成合成图像，可以凭借颗石藻相对扁平的光谱特征识别漂浮颗石藻，比如颗石藻藻华呈现白色。对于 MODIS，这种合成图像采用 547nm、443nm 和 412nm 数据作为伪彩色图的 3 个图层。对于 CZCS，开发了更加先进的针对具体种类的方法 (Brown 和 Yoder, 1994)，并在后期针对 SeaWiFS 进行了更新 (Brown, 2000; Cokacar 等, 2001)。这种经验方法以结合 3 个光谱波段的光谱响应阈值为基础，给出具体种类藻华范围的描述。这种算法是利用北大西洋收集的现场数据开发的。因为波段之间的光谱相似性，这种方法也成功应用于 MODIS。因此，它在 NASA 对 SeaWiFS 和 MODIS 数据处理链标准得到了应用（以及 NASA、SeaDAS 工具）。

光谱模拟条件的出现，比如沉积物再悬浮，可能会给这种方法带来问题，并且生成藻华的错误指标 (Brown 和 Yoder, 1994; Broerse 等, 2003)。这种算法在应用于某些陆架海域和沿岸地区，尤其是在低纬度地区时会带来严重的

问题，因为这些区域具有反射特性悬浮物颗粒浓度较高。这种特征在冬季尤为突出，在研究年度或者长期序列时产生问题。Shutler 等（2010）的研究尝试利用时间校正来减少背景信号的影响，希望克服这一瓶颈问题。通过分析时间序列数据，可以得出区域性的统计性描述。这可以让我们把异常区域（如疑似颗石藻藻华）与背景变化（如河流径流即混合产生的悬浮颗粒）区分开来。对这些异常区域应用 Brown 和 Yoder（1994）的光谱方法，可以减少误报率。虽然大幅度地减少了误报率，但是这种方法有着高负荷的运算量。Brown 和 Yoder（1994）及 Shutler 等（2010）的方法在假设开放海域所有悬浮颗粒都是颗石藻的前提下，得到了类似结果。但是，海岸地区长时间序列颗石藻藻华的生成和分析需要采用 Shutler 等（2010）方法。理论上，Brown 和 Yoder（1994）及 Shutler 等（2010）的方法也可以应用于 MERIS 数据，但是时至今日这种方法用于 MERIS 尚未开始研究。标准的 ESA MERIS 数据处理链不包括探测颗石藻的明确算法。但是，MERIS 大气校正算法可以识别在可见光波段具有高散射特征的区域（Aiken 和 Moore, 2000）。在开放海洋中，这些区域很有可能是颗石藻藻华。

目前为止，Moore 等（2012）提出的方法是应用于 SeaWiFS、MODIS 和 MERIS 数据的唯一方法。这种方法将光学水团类型（OWT）与 Brown 和 Yoder（1994）的光谱分类器相结合。在 OWT 体系下，由 Brown 和 Yoder（1994）根据 SeaWiFS 数据得出的分类像素（即 NASA 水平 2 标记像素）建立了颗石藻藻华平均反射率向量。进一步将这些向量带入至 NOMAD OWT 向量中（Moore 等，2009），并填补颗石藻藻华的“缺失类别”，因而提供全新的颗石藻藻华水团类型。将这些技术应用于 SeaWiFS、MODIS 和 MERIS 数据可以提供很多手段研究超过 13 年（1997 年之后）全球范围内的颗石藻藻华。Shutler 等（2010；2013）和 Moore 等（2012）的研究结果包括用其中的一些算法应用于北大西洋和世界大洋多年时间序列中。

借助 EO 数据确定颗石藻和方解石的浓度是可行的，这种应用采用了基于 547nm 即 b_b （547）的后向散射系数的两种方法。双波段法在蓝绿波段遥感反射率的基础上利用对照表（LUT）估测 b_b （547）（Gordon 和 Balch, 1999；Balch 等，2005）。三波段法利用采用 $L_{\omega N}$ （667）、 $L_{\omega N}$ （748）和 $L_{\omega N}$ （869）的反射率的模型来估测 b_b （547）（Gordon 等，2001）。这两种方法对从中高浓度得出相似的结果，但是双波段法在方解石浓度较低时效果更佳。SeaWiFS 和 MODIS 数据的 NASA 标准处理（以及 SeaDAS 工具）结合了两种方法（Gordon 和 Balch, 1999；Gordon 等，2001）到单个混合算法中。如果双波段的方法失败，则三波段法重新进行估算。其他悬浮颗粒的存在降低了它的效能，所以对海岸带水域应用这种算法时必须小心。

图 3.3 利用 7 种不同的方法研究 2004 年 6 月 15 日凯尔特海发生的藻华。图 3.3a 为 SeaWiFS $L_{\omega N}$ 三波段伪彩色合成图, 清晰地显示白色所占据了大片区域, 说明所有可见光波长的光谱呈现扁平信号。图 3.3b 为 555 nm 光谱波段的 $L_{\omega N}$; 图 3.3c 为 Brown 和 Yoder (1994) 算法应用于 SeaWiFS 图像的输出; 图 3.3d 为同一 SeaWiFS 图像应用 Shutler 等 (2010) 方法的结果; 图 3.3e 采用 Moore 等 (2012) 针对 SeaWiFS 数据的 OWT 方法的检测结果。图 3.3b 和 3.3c 为北半球夏季该海域水体分层时的图像对比。图 3.3f 将 Gordon 与 Balch (1999) 和 Gordon 等 (2001) 的方法应用于 MODIS-Aqua 数据估测方解石浓度。图 3.3f 中藻华像素缺失的区域 (黑色) 是因为光照散射严重引起的 MODIS-Aqua 547 nm 波段饱和造成的。

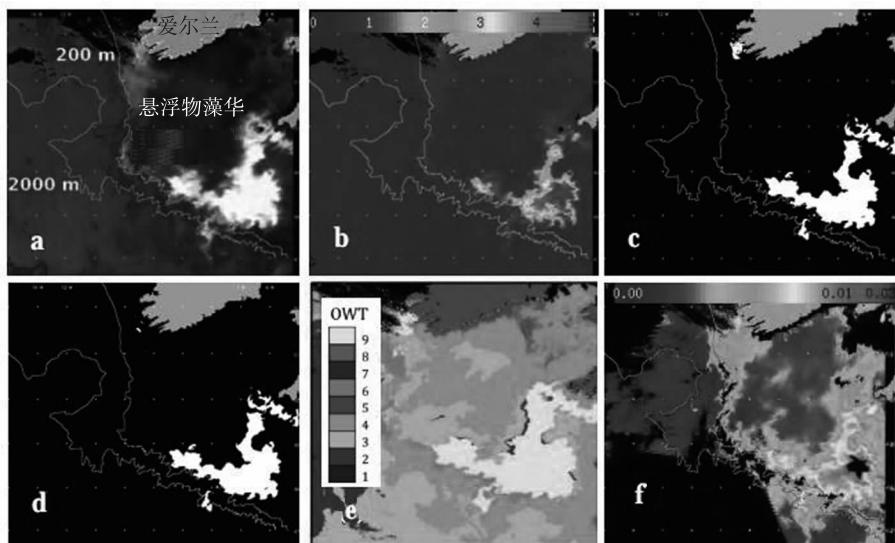


图 3.3 2004 年 6 月 15 日颗石藻藻华图示

[陆地以灰色表示 (SeaWiFS 13: 48UTC 时间, MODIS-Aqua, 13: 35 UTC 时间)]
a. SeaWiFS $L_{\omega N}$ 三波段伪颜色合成 (555nm、490nm、443nm) b. SeaWiFS $L_{\omega N}$ (555nm) 响应 (单位 $\text{mW cm}^2 \text{Sr } \mu\text{m}$) c. 对 SeaWiFS 数据应用 Brown 与 Yoder (1994) 的方法 d. 对 SeaWiFS 数据应用 Shutler 等 (2010) 的方法 e. 对 SeaWiFS 数据应用 Moore 等 (2012) 的方法 f. 把 Gordon 等 (2001)、Gordon 和 Balch (1999) 的方法应用于 MODIS-Aqua 数据 (单位: m^{-3}) 得出双波段和三波段合成方解石浓度

图 3.4 为 1997—2009 年世界大洋中识别有颗石藻藻华发生的所有区域, 通过 Brown 和 Yoder (1994) 采用更新的光谱标准的方法实现 (Brown, 2000) 检测。MODIS 仪器和近来出现的 VIIRS 仪器一直延续 SeaWiFS 时代的

海洋水色观测，相似图像的时间序列将在全球和区域范围针对颗粒藻华的形成、演化和动态性提供前所未有的信息。

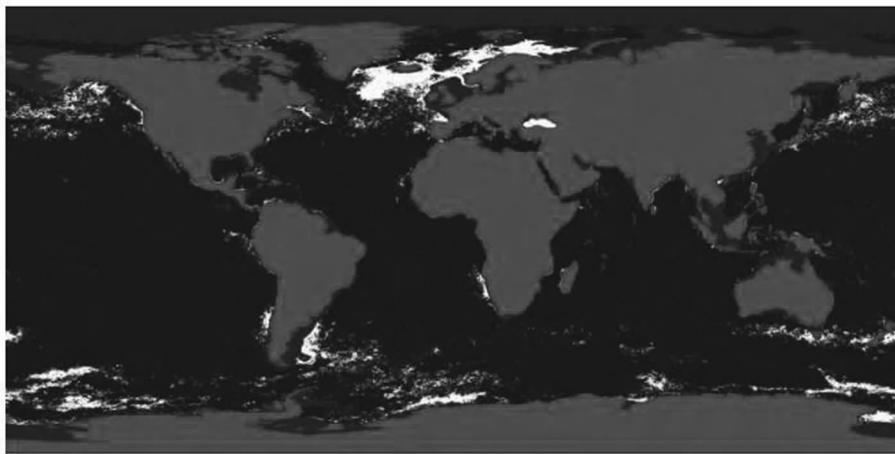


图 3.4 采用 Brown 与 Yoder (1994) 的方法并结合 Brown (2000) 更新的光谱标准得出的 1997 年 10 月至 2009 年 9 月 SeaWiFS 图像中分类颗粒藻华构成 (颗粒藻华纲植物以白色显示)

3.4 短裸甲藻和米氏凯伦藻藻华的探测

3.4.1 背景

墨西哥湾短裸甲藻差不多每年都会发生大型的有害藻华 (HAB) (Tester 和 Steidinger, 1997; Magana 等, 2003; Walsh 等, 2006)。此类藻华常称为“红潮”，能产生短裸甲藻毒素，这是一种毒害贝类神经的神经毒素，可造成鱼类和海洋生物的大量死亡，在海沫中雾化时，刺激人类和其他哺乳纲动物的呼吸系统 (Steidinger, 2009)。由于这种潜在影响，短裸甲藻藻华具有重大的经济影响，表现为对墨西哥外沿海附近 5 个国家的渔业和旅游相关产业造成损失。

甲藻门米氏凯伦藻是一种 HAB 生物量较高的种类，存在于欧洲各海域和新西兰沿海水域的有害成分 (Faust 和 Gulledge, 2002; Haywood 等, 2004; Rhodes 等, 2004; Davidson 等, 2009)。这种甲藻一般分布在海洋植物相对较为稀少的区域，但是在条件允许时，它能够形成高浓度偶发藻华。此类藻华可通过生成血溶性细胞毒素 (Satake 等, 2005) 造成养殖鱼类和其他海洋动物的死亡，而较为密集的细胞浓度通常会造成低氧环境 (Tangen, 1977)。沿海管理机构和研究人员一般依赖于离散海水样本的分析来检测和评估短裸甲藻和米

氏凯伦藻藻华。样本通常从近岸水域获得，分析方法包括显微镜法细胞计量、毒素分析和叶绿素 a 浓度确定。但是，这些方法耗时长、劳动量大，空间和时间上均受到限制。因此，以这种方式收集的数据通常容易产生重大的空间偏差，最终不适合为沿海管理机构提供藻华活动的及时预警（Cannizzaro 等，2008）。所以，长期以来的挑战是使开发具有足够高的时间和空间分辨率、能够精确及时地识别短裸甲藻藻华的监测系统、并找出监测藻华演化和移动的方法。因为短裸甲藻和米氏凯伦藻藻华严重地改变表层海水的颜色（Carder 和 Steward，1985），无论是现场还是太空观测平台海洋光学特性的测量，可能为多种时空尺度内揭示藻华形成和移动的全貌提供强有力的手段（Steidinger 和 Haddad，1981；Cullen 等，1997；Tester 和 Stumpf，1998；Schofield 等，1999；Kirkpatrick 等，2000；Stumpf，2001；Miller 等，2006；Stumpf 等，2009；Davidson 等，2009；Shutler 等，2012；Kurekin 等，2014）。

3.4.2 短裸甲藻藻华的探测

由于浮游植物种类通常含有特定的色素，利用浮游植物光谱吸收特性测量可以帮助我们探测 HAB (Hoepffner 和 Sathyendranath，1993；Johnsen 等，1994)。但是，因为浮游植物色素吸收光谱的相似性以及色素包裹效应，以吸收为基础的种类区分可能很有难度 (Garver 等，1994)。这一点对于短裸甲藻尤其适用，因其缺乏光捕获色素，即多甲藻素，一般与甲藻门浮游植物相关。反而含有墨角藻黄素，是硅藻、定鞭金藻和绿藻纲植物等很多藻类的常见色素 (Jeffrey 和 Vesk，1997)。短裸甲藻唯一独特的色素是 gyroxanthin diester，这种色素与很多类胡萝卜素相同的光谱区间吸收光照 (Millie 等，1995；Millie 等，1997)，但是可能使短裸甲藻具有足够独特的吸收光谱，从而可以将其与其他种类区分开来 (Millie 等，1997；Kirkpatrick 等，2000；Craig 等，2006)。这一特性已被用来发展一些方法，混合浮游植物群吸收光谱的第四代产品，以及短裸甲藻吸收光谱的参考标准的计算，从而光谱变化最小，继而通过相似指数的方法量化其相互之间的相似性 (Millie 等，1997；Kirkpatrick 等，2000；Craig 等，2006)。为了找出短裸甲藻生物量的替代量，对相似指数 (SI) 的等级进行了检验。Kirkpatrick 等 (2000) 和 Robbins 等 (2006) 利用搭载在各种现场平台开发的分光计的液波导管测量高光谱浮游植物吸收系数 [$a_B(\lambda) \text{ m}^{-1}$]。然后用于计算相似性指数，从而识别和跟踪短裸甲藻藻华。Craig 等 (2006) 采用反演算法从现场高光谱 $R_s(\lambda)$ 中提取 $a_B(\lambda)$ ，并发现在短裸甲藻细胞计量和相似性指数级数之间存在较强的联系 (图 3.5a)，表明这一方法可测量光谱特性。一项敏感度分析也表明这一方法受到 CDOM 和短裸甲藻细胞浓度的影响 (Craig 等，2006)。这些方法在揭示短裸甲藻补充所带

来的重大光谱变化时依赖于高光谱数据，因此，并不适合用于多光谱传感器。

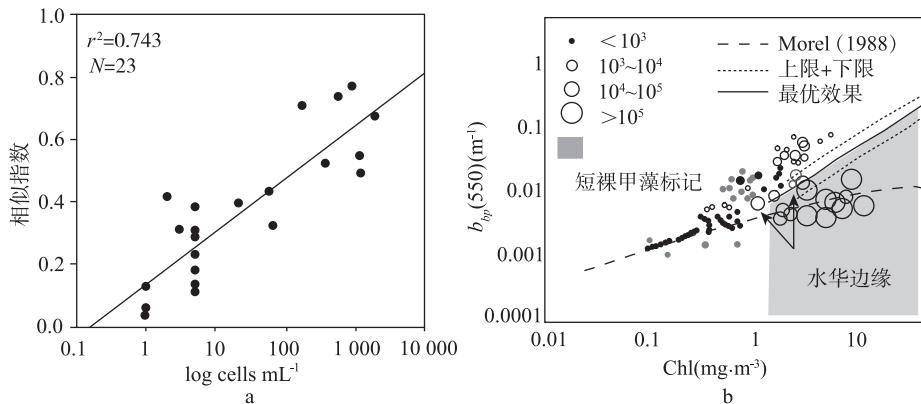


图 3.5

a. 海表短裸甲藻细胞浓度与相似性指数级数的对比 (Craig 等, 2006) b. 佛罗里达中西部大陆架 2000—2001 年 10 次 ECOHAB 的叶绿素和 b_{bp} (500) 之间的关系

[符号的大小随着短裸甲藻细胞浓度的增加而增大 ($\text{cells} \cdot \text{L}^{-1}$)。用来区分短裸甲藻藻华 ($> 10^4 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$) 和非短裸甲藻藻华 ($< 10^4 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$) 数据的上下限值 (点线) 采用特定叶绿素颗粒反向散射因数得出, 分别等于 $0.007 \text{ m}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ 和 $0.003 \text{ m}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ 。实线代表最优阈值函数, 值为 $0.0045 \text{ m}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ 时得出。阴影区域代表短裸甲藻藻华的分类标准 (叶绿素 $\geq 1.5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ 并且 $\leq 0.0045 \text{ m}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$)。另外展示了一类水域 (Morel, 1998) 的经验关系 (虚线)。箭头指向未分类数据点 (8000 和 $13000 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$), 位于藻华的边缘 (Cannizzaro 等, 2009)]

短裸甲藻光学探测的另一种方法侧重于当前卫星传感器提供的多光谱数据所适用的方法。Steidinger 和 Haddad (1981) 展示了首次利用 CZCS 卫星传感器探测短裸甲藻藻华的应用, 之后人们建议把卫星遥感作为探测、监测和描绘 HABs 地点和范围的方法 (Cullen 等, 1997; Tester 和 Stumpf, 1998; Schofield 等, 1999)。Stumpf 等 (2003) 开发了叶绿素异常方法, 这种方法与其他辅助数据结合, 形成了美国国家海洋和大气管理局 (NOAA) 沿用至今的运行产品的基础 (<http://tidesandcurrents.noaa.gov/hab/>)。Stumpf 与同事们 (2003) 给出了短裸甲藻叶绿素浓度异常的定义, 即为一个时相的图像与结束于该图像获取时间 2 周的前 60d 内的平均值之间的差。大于 1 mg m^{-3} 的异常对应大于 $1 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$ 的藻华, 并与大量鱼类死亡相关 (Steidinger 等, 1998), 人们认为这与短裸甲藻有关。但是这一细胞浓度超过了当前贝类苗床关闭的管理限度, 即大于 $0.5 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{L}^{-1}$ (NSSP, 2011)。Hu 等 (2008) 对 1998—2003 年 SeaWiFS 图像进行分析, 利用叶绿素异常方法, 发现西佛罗里达陆架存在短裸甲藻藻华, 通过现场细胞数计数证实为短裸甲藻藻华。但是, 他们也发现尽管不存在当地渔民对赤潮的大范围报告, 这种方法表

明在 10~50m 等深线范围内差不多每天都有约 1 000 km² 的异常区域出现。Stumpf 等 (2003) 仅考虑了夏末至秋季的数据时, 这种情况仍然存在, 具有复杂光学特性的区域在该分析中被忽略了。遗憾的是, 大多数被标记为短裸甲藻藻华可能发生的区域与现场细胞计数并不吻合。但是, 这种持久的特征似乎不可能一直是由短裸甲藻引起的。有可能至少这些案例中的一部分的异常是由混淆了比如高 CDOM 浓度等因素, 或者是由于海底反射或者海底沉积物再悬浮引起的反射增强而造成的误报。另外, 由持续的藻华引起的叶绿素 a 的稳步增加可以抬升零值异常 (即超过 60d 的平均叶绿素 a 不发生变化), 因此导致误报标记。但是, 这种方法对于识别“新发生的”藻华是有效的 (Tomlinson 等, 2004; Hu 等, 2008; Tomlinson 等, 2009)。

为了克服这些困难 (零值异常、海底反射和海底沉积物再悬浮), Shutler 等 (2012) 的方法考虑了短裸甲藻的时间演变, 可能值得借鉴。另外, Hu 与同事们 (2005) 结合增强的 RGB (ERGB) 图像和 MODIS 荧光谱高 (FLH) 来探测并跟踪西佛罗里达大陆架的短裸甲藻藻华。ERGB 图像由 551 nm、488 nm 和 443 nm 图像合成, 揭示了与叶绿素和/或 CDOM 的高吸收有关的暗特征, 以及与海底反射和/或沉积物再悬浮有关的亮特征。FLH 利用红色波长 (667 nm、678 nm、748 nm) 来探测太阳光激发的叶绿素荧光 (Letelier 和 Abbott, 1996)。叶绿素 a 和 FLH 之间的关系是复杂的, 这是因为由分类学差异引起的荧光量子产率、浮游植物生理学和曝光时间的变化引起的 (Kiefer, 1973; Letelier 和 Abbott, 1996)。不管怎样, 对于西佛罗里达大陆架, Hu 等 (2005) 在 FLH 和叶绿素 a 之间建立了一种稳固的关系, 与标准 SeaWiFS 波段比值叶绿素 a 相比得出更好的叶绿素 a 估测。借助这种关系, 他们能够利用 FLH 来区分由高叶绿素 a 和高 CDOM 生成的暗 ERGB 特征, 因此能够提供比叶绿素 a 图像更加高级和准确的特征描述。但是, 这种技术尚未开发用于自动检测, 并且需要可视图像解译。

以往对短裸甲藻光学特性的建模和现场研究表明其与其他种类相比, 因为其相对较大的粒径 (20~40 μm) 和较低的折射指数, 单位叶绿素表现为较低的后向散射 (Carder 和 Steward, 1985; Mahoney, 2003; Schofield 等, 2006)。与这些结果相似, Cannizzaro 等 (2008) 开展的一项研究结果表明, 在相似的叶绿素浓度下, 短裸甲藻藻华在 550 nm [b_{bp} (550)] 后向散射比硅藻占优水域的后向散射要高 3~20 倍, 这种差异导致 $R_{rs}(\lambda)$ 要低 3~4 倍。Cannizzaro 和同事们 (2008, 2009) 也假设, 较低的 b_{bp} (550) 可能是由于亚微米碎屑颗粒的缺乏引起的, 而亚微米碎屑颗粒缺乏的是由于细胞毒性引起的摄食压力降低或者是短裸甲藻在高后向散射并且碎屑丰富的沿海水域无法竞争生长迅速的硅藻造成的。基于这些发现, 他们制定了一套探测短裸甲藻藻华的

标准：①Chla $>1.5\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ；②Chla: $b_{bp}(550)<0.0045\text{ m}^2\cdot\text{mg}^{-1}$ ，这与 Morel (1998) 对一类水体的定义相同 (图 3.5b)。研究发现这种方法适用于海洋水色的现场和卫星测量，但是当 CDOM 在 443 nm 的吸收大于 $a_B(443)$ 的 2 倍或者海水相当浑浊的时候，偶尔会产生误报。

为了克服在光学特性复杂水域中精确估测叶绿素 a 的难题，Cannizzaro 等 (2008) 提出利用 FLH (图 3.6)。这种方法能够避免因高 CDOM 浓度而错误地高估叶绿素 a，并能减少短裸甲藻藻华的错误分类。Hu 等 (2008) 利用西佛罗里达陆架的 SeaWiFs 图像开发了 Chla: $b_{bp}(550)$ 方法，发现其表现与 Cannizzaro 等 (2008; 2009) 描述的现场情景相比效果不是太满意，推测其可能是因为 SeaWiFS 叶绿素 a 和后向散射产品的不确定性引起。Carvalho 等 (2011) 首次利用 4 年的 MODIS Aqua 数据，将 3 种算法应用于中西部佛罗里达陆架短裸甲藻探测。这 3 种算法分别是 Stumpf 等 (2003) 提出的 NOAA 迭代算法、Chla : $b_{bp}(550)$ 法 (Cannizzaro 等, 2008) 和经验法。经验法以 Cannizzaro 等 (2008) 方法为基础，用离水辐射 $L_w(550)$ 代替了 $b_{bp}(550)$ ，这是因为 L_w 是一种低阶处理产品，并且受到为数不多的 IOP 算法不确定性的制约。他们发现这种迭代算法具有较高的误报频率 (即探测已知藻华的精确性低)，所以决定通过敏感度分析进行优化，进一步比较 Cannizzaro 等 (2008) 和经验研究法。优化后，这两种算法效果相似。

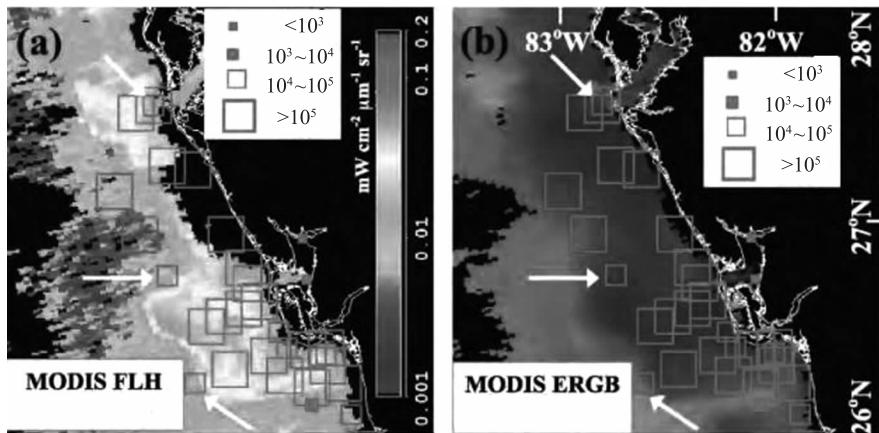


图 3.6 2006 年 10 月 6 日中西部佛罗里达陆架 (北纬 26°~28°) 的 MODIS-Aqua (a) 荧光谱高度 (FLH) ($\text{mW cm}^{-2} \mu\text{m}^{-1} \text{sr}^{-2}$) 和 (b) 增强的 RGB (ERGB) 成分图像

[两张图像中的重叠区域是短裸甲藻细胞浓度 ($\text{cells} \cdot \text{L}^{-1}$) (2006 年 10 月 2 日至 6 日)，归结为 4 个组别： $<10^3$ 、 $10^3 \sim 10^4$ 、 $10^4 \sim 10^5$ 以及 $>10^5$ 。白色的箭头表示应用短裸甲藻藻华分级标准到 2006 年 10 月的数据中产生的误报分级事件 (Cannizzaro 等, 2009)]

Tomlinson 等 (2009) 提出短裸甲藻藻华的低后向散射性和碎屑吸收可能影响光谱中蓝色区的反射率光谱曲线。基于这一点，他们利用 490 nm 附近的光谱形状开发了一种方法，来区别短裸甲藻藻华与其他藻华。他们得出结论，当与 Stumpf 等 (2003) 叶绿素异常方法和 Cannizzaro 等 (2008) 的算法应用于一种演算法时，可增加用户精确度（即确定报数/卫星报数）30%~50%。Amin 等 (2009) 提出了一种方法，称为红波差异法 (RBD)。这种方法利用了一种事实，即因为短裸甲藻的低后向散射特性，光谱的红色区域中荧光主导着离水信号，与非短裸甲藻藻华相比，具有较显著的红峰。但是，建模实践表明短裸甲藻藻华 RBD 并非足够独特从而将其与其他藻华区分开来，所以短裸甲藻的第二种标准，短裸甲藻藻华指数 (KBBI) 得以引入，该指数在结合 RBD 以及一种考虑浑浊海水总近红外线零值反射的方法时，可提高短裸甲藻的识别。不过他们注意到，要想去除图像中的干扰，需要一个相当于叶绿素 a 浓度为 $5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ 的 RBD 阈值，可能会排除许多包含短裸甲藻藻华的水域。

最近，Soto (2013) 针对 6 种已发布的短裸甲藻检测方法提出了一项广泛的评估、优化和比对：①叶绿素 a 异常法 (Stumpf 等, 2003)；②光谱波形 (Tomlinson 等, 2009)；③ b_{bp} ：叶绿素 a 比值 (Cannizzaro 等, 2008; 2009; Hu 等, 2011)；④RBD-KBBI (Amin 等, 2009)；⑤Carvalho 等 (2010) 方法的修订，但是采用 $R_s(\lambda)$ (555) 代替 L_w (555)；⑥Carvalho 等 (2010) 提出的多算法的方法。这种方法在西佛罗里达大陆架实施后发现经过阈值优化，每一种方法在正确识别短裸甲藻藻华方面都显著的提高。另外，他们制定了一种简单的新方法，这种方法仅仅利用 FLH 和 $R_s(\lambda)$ (555)。这种方法与最为成功的其他 6 个方法 (RBD-KBBI) 的功效类似，但是应用于现有卫星产品相对较为容易，并可基于用户的需要对阈值进行比较简单的调整。文中提出和完善了卫星探测短裸甲藻藻华的其他方法包括，图像分割法 (Zhang, 2002)、人工智能法以及各种方法的结合 (Carvalho 等, 2010)。

3.4.3 米氏凯伦藻藻华的探测

为探测和监测米氏凯伦藻，开发了大量与短裸甲藻类似的方法。但是对于短裸甲藻有两种不同的方法：藻类（或生物量）浓度为基础的方法以及以光谱为基础的方法。

正如针对短裸甲藻已经讨论过的，在 HABs 主导生物量的条件下，探测新增（或异常增加）叶绿素 a 是一种有效的识别工具。借助于运用后向差分用，（去除平均背景信号从而识别关注的区域）可以探测藻类异常。但是，采用简单的后向差分方法来探测高生物量藻华的很多方法一般针对特定的地区或

者需要调整 (Stumpf 等 2003; Miller 等 2006; Davidson 等, 2009)。浮游植物藻华一般持续几个星期, 所以必须仔细对待从而确保所关注区域的藻华不会主导背景图像, 因此也就意味着通过后向差分技术是无法探测的。近年来的很多工作利用时间数据的统计分析辅助探测 (Shutler 等, 2012)。本文提供了一种各区域通用的方法, 能够跟踪季节性的趋势并避免具体的调整。这种方法最初被开发用来探测有害的颗粒藻藻华 (Shutler 等, 2010), 后来应用到米氏凯伦藻的探测 (Shutler 等, 2012)。这种方法在现场样本小型数据库的基础上, 正确分级比例能达到 68% (错误报警比例为 0.24, N=25)。

如前所述, 米氏凯伦藻藻华可以显著地改变表层海水的颜色。Miller 等 (2006) 利用这一特性并采用多变量分类作为目标方式来区分 SeaWiFS 数据中的有害 (米氏凯伦藻和蓝藻) 和无害藻类。这种方法可以生成 HAB 可能发生的绘图, 而不是 HABs 和非 HABs 的特定区域图。Miller 继而采用这种方法检测大量藻华事件的动态特征。为了估测表层海水的构成, 他们采用了一种反演方法并结合 $R_s(\lambda)$ 数据来估测内在光学特性 (IOP)。这种方法也应用于 MERIS 数据 (Shutler 等, 2005), 并用于 2006 年发生在苏格兰海域的大规模米氏凯伦藻藻华的辅助研究 (Davidson 等, 2009); 这次藻华对养殖渔业的鱼鳃产生破坏, 并造成深海有机物的大量死亡。最近 Kurekin 等 (2014) 进一步发展了这种方法来研究米氏凯伦藻和球形棕囊藻并将其应用到 MERIS 和 MODIS 数据。这种方法对北海南部的棕囊藻藻华的正确识别率为 89%; 西英吉利海峡的米氏凯伦藻藻华的正确识别率为 88%。

3.4.4 总结

上述所有方法在识别短裸甲藻和/或米氏凯伦藻藻华方面或多或少有效, 并证明海洋水色在探测、管理和减轻 HABs 中发挥的作用。大多数情况下, 这些方法需要有经验的使用者对其进行仔细并符合具体情景的解译从而使其最高效, 不过近年来所作出的努力已经改良并简化了这些方法, 从而使其更具自动化。新一代地球同步卫星, 比如韩国 GOCE (地球同步海洋水色成像仪) 以及计划的 GEO-CAPE (NASA) 传感器将提供多光谱到超光谱的测量数据, 时间范围从几小时到几十年, 而且毫无疑问, 将极大地增加遥感监测 HABs 的能力。

3.5 束毛藻藻华的探测

3.5.1 背景

束毛藻纲浮游植物, 是一种富有魅力的海洋蓝藻, 能形成大规模的海表藻

华, 可覆盖千百万千米的范围, 从太空传感器上可以观测到, 因而为人熟知。这种固氮植物已经表明在全球和区域氮循环和碳循环中发挥着重要的作用 (Capone 等, 1997; Gruber 和 Sarmiento, 1997; Karl 等, 1997)。在大陆架区域, 比如西佛罗里达陆架, 束毛藻藻华可以成为有毒性短裸甲藻藻华的重要氮来源 (Walsh 和 Steidinger, 2001)。因此在全球及区域范围内对束毛藻藻华进行精确地评估可以提高我们对氮循环和碳循环的理解, 并提高我们预测有毒藻华的能力。

3.5.2 藻华探测

文献中首次对束毛藻直接观测的报告是从航天飞机上拍摄的图片, 图片显示了在 Capricorn Channel 发生的大规模束毛藻藻华 (Kuchler 和 Jupp, 1998)。为了从太空识别和量化菌类的特定种类, 相应的生物体需要具有可以进行遥感的特性。光养性细菌, 比如蓝藻细菌, 可以携带具有独特光学特性的辅助色素, 包括藻红蛋白 (PEB) 和藻青蛋白 (PC) (图 3.7)。研究人员 (Subramaniam 和 Carpenter, 1994; Bracher 等, 2009) 提出各种方法, 利用

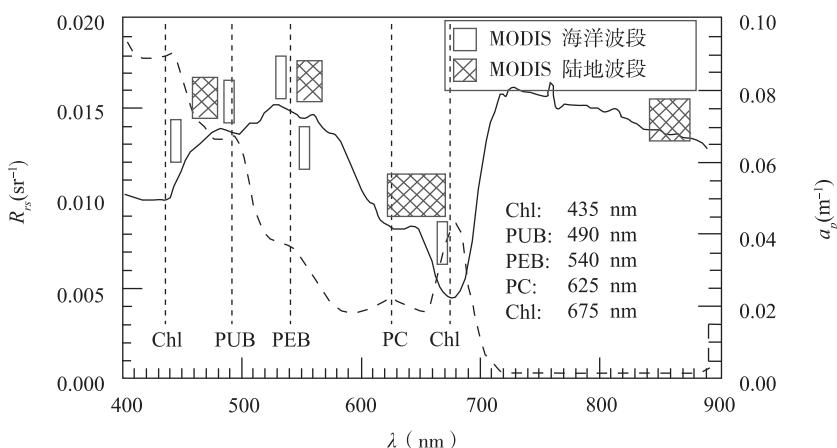


图 3.7 佛罗里达西海岸束毛藻覆盖测量的遥感反射光谱 (R_s) 和吸收系数 (a_p)

[垂直的虚线表示受到 Chl (叶绿素 a)、PUB (藻尿胆素)、PEB (藻红素) 和 PC (藻青蛋白) 共同影响的区域吸收最大值。网格和空心的方框表示 MODIS 波段的位置和带宽。10 nm 海洋波段处 443 nm、488 nm、531 nm、551 nm 和 667 nm 为中具有 1 km 最低分辨率。469 (459~479)、555 (545~565)、645 (620~670) 和 859 (841~876) nm 的陆地波段的分辨率分别是 500 m、500 m、250 m 和 250 m。区域最大反射率位于 478 nm、528 nm 和 558 nm, 而区域最小反射值位于 490 nm 和 550 nm]

(Hu 等, 2010a)

这些色素的存在而导致光照吸收的变化，来识别和量化具有丝状体形和异形细胞的束毛藻属植物。但是，值得注意的是 Garver 等（1994）分析了大约 400 例现场吸收光谱，得出结论为颗粒物质的吸收光谱中超过 99% 的变化都与物质的数量有关，仅有小部分信号（低于 0.5%）与辅助色素的存在有关。换句话说，他们总结出典型环境下（非单一物种，非水华，不同类的有机物在上层海水柱中混合），海洋水色遥感不可能唯一识别特定的浮游植物群组。Morel（1997）分析了一次高密度聚球藻藻华（每升样本含 3×10^8 个细胞）中采集的光学数据，聚球藻是一种含有 PEB 的藻青菌，藻青菌在叶绿素浓度中含量过半。他推测利用海洋水色传感器“制定一个指标或者一个标记，表明携带 PEB 的有机体是否存在是不现实的”。

束毛藻具有几种独特的属性，有助于我们在特定条件下识别它们。①除了其因为 PEB 的存在而具有的吸收特性外，它还包含气囊，可以散射光线，因而由此有机物产生的海表藻华看起来“更亮”。实际上，这种有机物的藻华在衰退时被描述为银灰色（Devassy 等，1978）。②水分子在红外线和近红外线区域具有强烈的吸收光谱，这些区域的次表面藻华的光学特征由于水的吸收作用而缺失。但是，束毛藻的气囊使其能够在海水微表层积聚（Villareal 和 Carpenter，2003），对近红外线反射率较高，因此束毛藻海表藻华在标准卫星数据处理程序中常常被归类为云层。束毛藻海表藻华的高反射性被 Subramaniam 等（1999）用来借助 AVHRR 传感器的可见和近红外波段探测这一有机体。Capone 等（1998）采用相同的方法来描绘阿拉伯海覆盖面积超过 200 万 km^2 的束毛藻藻华。

Dupouy 等（1998）首次利用海洋水色卫星来描绘束毛藻，他们采用 CZCS 图像描绘新喀里多尼亚发生的大规模束毛藻藻华。Subramaniam 和 Carpenter（1994）以其亮反射以及因为藻红蛋白的存在而可能产生的反射变化为基础开发了一种经验算法。Borstad 等（1989）开发了首个估测束毛藻遥感反射率的光学模型。Tassan（1995）采用一种三参数光学模型确定从太空识别此有机体所需的最小浓度。Subramaniam 等（1999）以特定束毛藻的吸收和后向散射测量数据为基础开发了一种光学模型。他们结合束毛藻的吸收、荧光和散射特性以及对近红外线的高反射率来开发卫星算法，借助 SeaWiFS 数据对其进行探测和量化（Subramaniam 等，2002）。他们认为由于空间分辨率的限制，这种算法的广泛应用不容易。因为束毛藻膜在空间分布中一般具有较强的异质性，所以很难采用标准全球应用算法。Westberry 等（2005）利用半解析模型生成这种有机物的全球分布图，并分析其在全球范围内的发生情况，当海水叶绿色 a 浓度大于 $0.8 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ 时，束毛藻藻华的光学信号可以识别。

Gower 等 (2005; 2008) 利用最大叶绿素指数 (MCI) 方法探测和跟踪束毛藻。MCI 探测到密集的浮游植物藻华的区域反射峰值位于 109 nm 左右, 所以识别出的藻华不是束毛藻类型。相反的, Hu 等 (2010a) 利用漂浮藻类指数 (FAI) 首次识别藻华覆盖, 然后利用蓝绿波长的反射光谱曲线来区分束毛藻藻华和其他藻华 (图 3.8)。实际上, 因为束毛藻特定的色素, 比如 PUB 和 PEB, 束毛藻藻华覆盖显示了独特的光谱曲线, 可以将其与其他显著藻华区分开来, 比如颗粒石藻藻华 (图 3.8) 或者马尾藻藻华 (Hu 等, 2010a)。应用这种方法成功地识别了斐济岛南部的大规模束毛藻藻华 (图 3.9a)。但是, 这种方法仅限于形成表面覆盖导致在近红外波段呈现“红边”反射增加的藻华。同样, 用来研究大堡礁区域的类似方法 (McKinna 等, 2011) 也是仅对束毛藻藻华的表面覆盖具有良好的效果。相反的, Dopouy 等 (2011) 为西南热带太平洋开发的方法检验了不存在束毛藻藻华水域可见波长的辐射异常。这种方法不依赖近红外波段的增强反射, 因此适用于水柱中混合有束毛藻细胞的藻华。

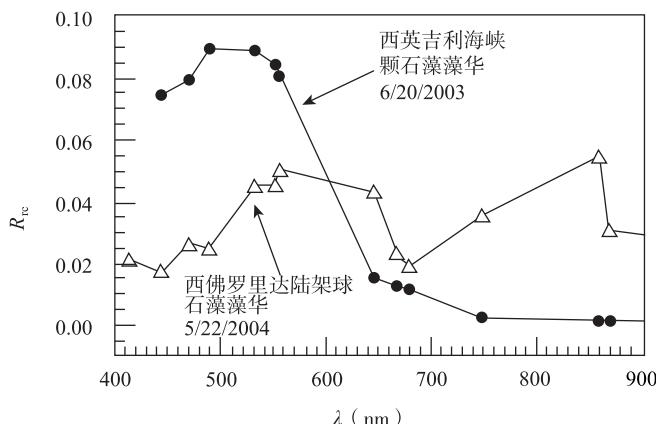


图 3.8 西佛罗里达陆架球石藻藻华及西英吉利海峡附近
颗粒石藻藻华 MODIS-Aqua 反射差异光谱 (同图 3.2)

[注意 469 nm 和 555 nm 之间曲线 (即低-高-低-高-低-高的特点) 因束毛藻特定色素而出现的光谱曲折。相反的, 颗粒石藻光谱并未出现此类曲折]

3.5.3 其他蓝藻藻华

除了束毛藻之外, 在海洋和淡水中发生的其他类型蓝藻藻华均有报告。这些藻华是否可以从太空进行区分, 取决于它们是否表现出光谱信号, 即可以借助遥感技术依靠特定的光谱、空间和辐射分辨率对其进行探测。以下为此类蓝藻藻华的两个案例。

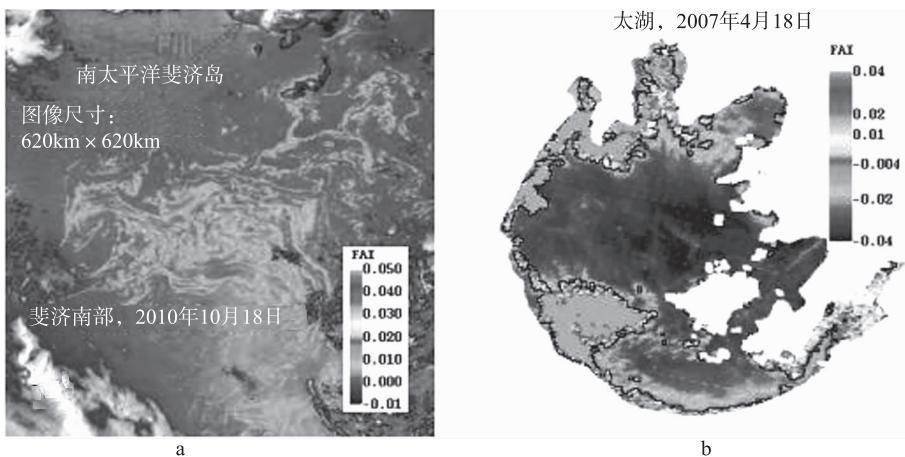


图 3.9 MODIS-Aqua FAI 图像

a. MODIS-Aqua FAI 图像显示 2010 年 10 月 18 日南太平洋斐济岛南部的一次束毛藻藻华（与图 3.8 类似，该藻华在蓝绿波段显示出光谱曲折） b. MODIS-Aqua FAI 图像表明太湖发生微囊藻属蓝藻藻华

3.5.3.1 波罗的海节球藻藻华

每年夏季，在上层海水柱变暖时，波罗的海均会发生一系列的蓝藻藻华，通常最终以大规模的泡沫节球藻达到顶峰。节球藻是一种具有固氮功能的蓝藻，也跟节球藻素有关，节球藻素是一种肝毒素（Sivonen 等，1989）并且是 beta 甲基氨基丙氨酸（BMAA），一种毒害神经的氨基酸（Cox 等，2005）。Kahru 等（1993）指出，利用 AVHRR 传感器生成时间序列图像，可以探索导致此类藻华的形成的因素，以及它们的移动（Kahru 等，2000），而探测此类藻华的算法则是以泡沫节球藻为优势种这一先验知识为基础的。在现场测量光学特性的基础上，Metsamaa 等（2006）指出，在建模反射光谱中 630 nm 和 650 nm 出现信号，可用来开发针对高密度藻华（叶绿素大于 $8\sim10 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ）的遥感算法。

3.5.3.2 湖泊中的微囊藻藻华

Simis 等（2007）开发了一种量化藻青蛋白的方法，即淡水蓝藻标记色素的浓度，发现依照市级卫生组织的规定，他们的算法对所有案例中约 70% 的案例研究了蓝藻对水质及公众健康带来的风险。Budd 等（2001b）利用有毒藻青菌微囊藻水表藻华的增强光线散射的特性，利用 AVHRR 和 Landsat Thematic Mapper (TM) 传感器的可见光通道描绘此类有机体藻华。采用这种组合方法，Budd 等（2001a）构建了 Erie 湖 1987—1993 年的卫星浑浊度时间序列图，代表该水域斑马贻贝 (*Dreissena polymorpha*) 出现之前和之后的一段

时期。类似地, Hu 等 (1010b) 利用 MODIS FAI 捕捉铜绿微囊藻形成表膜水华时近红外波段的增强反射 (图 3.9b), 并对中国太湖的水华特性建立了 10 年的时间序列, 用来研究水华季节和年际变化。与波罗的海的情形类似, 此类藻华探测算法需要特定研究区域水华类型的先验知识。

3.6 浸苔藻华的探测

3.6.1 背景

大型藻类藻华形成的绿潮在世界大洋中均有报告 (如: Fletcher, 1996; Blomster 等, 2002; Nelson 等, 2003; Merceron 等, 2007), 但是直到 2008 年夏季中国青岛黄海附近发生大规模藻类浸苔藻华, 才引起全球研究机构和公众的注意 (Hu 和 He, 2008)。自此, 有几项有针对性的研究试图确定此类水华的起源地、起因、时间演化和生态学后果 (Lu 和 Qiao, 2008; Sun 等, 2008; Liu 等, 2009a; Hu 等, 2010c)。虽然浸苔可能是海洋动物的重要的栖息地, 而且可用作肥料, 但是给海洋运输带来危害。过多的浸苔可使海滩令人生厌, 对当地的管理造成负担 (Hu 和 He, 2008; He 等, 2011)。卫星遥感已经用来研究这种绿色藻华的范围和分布。特别地, Hu 等 (2010c) 利用 MODIS 和 Landsat 时间序列来证明黄海和东海的浸苔藻华会再次发生, 这与当地海草水产业有关。从太空探测此类藻华的原理简要讨论如下。

多细胞浸苔个体呈细丝状, 长度可生长到 1m。浸苔的聚集可使其作为水表植物出现 (图 3.10a), 因此可从卫星图像检测 (图 3.10b)。区分浮游植物功能类型的大多数算法依赖于可见波长 (Nair 等, 2008)。然而, 大气

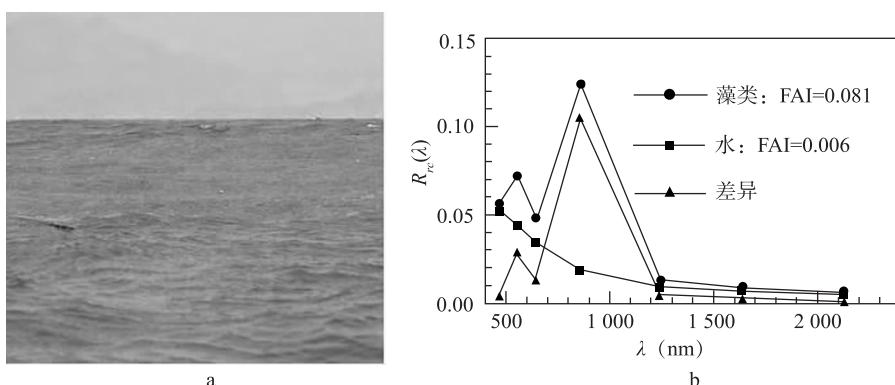


图 3.10

a. 中国青岛浸苔藻华 b. 浸苔藻华和无藻华水域的 MODIS 反射
(另显示其差异光谱。859 nm 出现反射峰值, 采用 FAI 探测藻华可以此为基础)
(Hu, 2009)

干扰，尤其是对于黄海，可能导致此类波长存在无法预计的错误。这是因为，大气干扰是根据近红外线或者短波红外线中较长的波长估测进而推断可见波长。相反的，卫星测量的近红外线的反射率数据存在的推断错误较少。实际上，浒苔藻华在近红外波段反射率增强，可以用来将其与非藻华背景水体区分开来。

3.6.2 藻华探测

基于上述讨论，用于量化水表植物的传统归一化植物指数（NDVI）方法被用于探测浒苔藻华（Hu 和 He, 2008）。但是，NDVI 对观测条件的变化非常敏感，比如可变的气溶胶和太阳观测几何学。通过模型模拟和卫星数据产品对比，Hu (2009) 提出近红外波段的相对反射高度对于其变化条件来说相对稳定。因此，与 MODIS 荧光谱高度（FLH）(Letelier 与 Abbott, 1996) 和 MODIS 最大叶绿素指数（MCI）(Gower 等, 2005) 的理念类似，人们引入了一种漂浮藻类指数（FAI）检测和量化浒苔藻华表层水域（Hu, 2009）。FAI 定义为 859 nm MODIS 瑞雷校正反射与 R_n 在 645 nm 和 1 240 nm 线性形成的基线之间的差异。基线减法提供了一种简单而实用的方法来校正由气溶胶散射引起的大气影响，因此可以使不同观测条件下的藻华特性作对比。

FAI 的线性设计使得其从混合像元中估测藻华变得简单。利用统计学和可视的检验来分别确定 0% 和 100% 像素覆盖的 FAI 阈值，Hu 等 (2010c) 估测，当长度大于几个像素尺寸时，MODIS 250-m 分辨率数据可以用来检测大于 5 m 宽的藻膜。这种初步的估测依赖于该传感器的敏感度，因此不能广泛地用于其他传感器。

浒苔表膜/片光谱波形和应用 FAI 列出黄海和东海 10 年内藻华发生的细节可见于其他文献 (Hu, 2009; Hu 等, 2010c)，图 3.11 显示青岛沿海水域 2010 年 6 月 21 获得的 2 张 MODIS FAI 图像。已识别的覆盖层的 R_n 光谱显示为近红外波段增强，表明存在漂移的植物。鉴于浒苔藻华会在此区域再次发生，我们可以得出结论这种表面漂浮特性属于绿色藻类，即浒苔。两张图片分别取自间隔 3h 的 MODIS/Terra 和 MODIS/Aqua。这两种宽幅（大约 2 330 km）卫星一起不仅提高了无云观测的机会，也可以相互补充用于估测表层漂浮物质的运动、方向和速度。

FAI 方法具有局限性。首先，因为海水对近红外波段具有较强的吸收能力，水下的藻华不会表现出对近红外线的增强反射，因此不能利用 FAI 图像识别。这一缺点可能限制其检测处于早期阶段的藻华的能力。另外，FAI 不能区分各种类型藻华的光谱差异（除了近红外波段）。原则上，FAI 检测近红外波段中的 R_n 峰值因此可以用来识别近红外波段附近显示出的可疑特征，比如

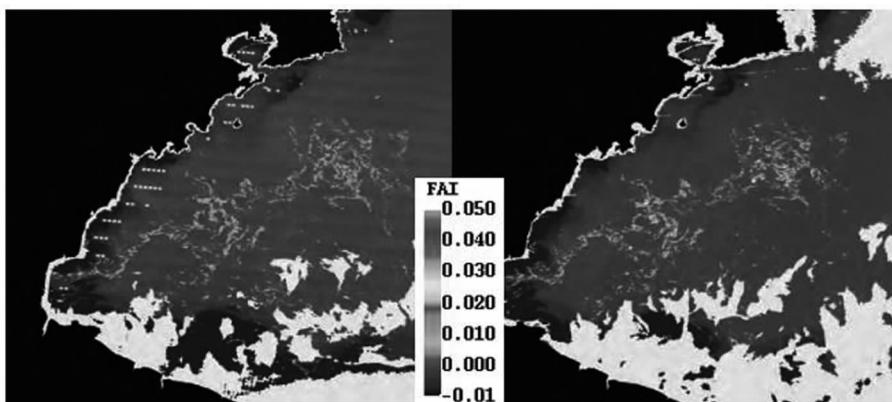


图 3.11 2010 年 6 月 21 日 MODIS FAI 图像显示在
中国黄海青岛附近海域发生的浒苔藻华

(中心位置位于北纬 36°、东经 120°，覆盖面积 200km×200km，浒苔在水表的聚集使其显
示为水表植物膜和块，可以利用 FAT 识别并量化)

(Hu, 2009; Hu 等, 2010c)

束毛藻藻华和马尾藻 (Subramaniam 等, 2002; Gower 等, 2006)。基于同样的原因, FAI 不能从光谱层面区分它们。利用 FAT 检测黄海和中国东海的浒苔的能力依赖于一种先验知识, 即这些绿色藻类水华会再次发生。在未知的环境下, 区分藻类类型的能力受到限制。但是, 一旦这种特征可以从 FAI 图像中识别, 根据 Hu 等 (2010b) 的研究, 蓝绿波段的光谱曲折可以用来区分墨西哥湾的束毛藻和马尾藻。结合 FAI 和其他光谱信息区分其他浮游植物群组, 尤其是在世界大洋的其他海域, 这种方法仍旧有待验证。不管怎样, FAI 的简单设计使其对于很多现有的和计划中的卫星仪器来说, 在各种空间分辨率都容易实施 (MODIS、Landsat、Suomi NPP/VIIRS), 利用 FAI 图像进行时间序列研究可预先揭示未知的海洋学现象和过程。

3.7 马尾藻藻华的探测

3.7.1 背景

褐藻马尾藻有两个终生漂浮性种类, 即漂浮马尾藻和马尾藻, 二者皆具有大量的叶片, 一个叶状体以及多个气囊, 气囊可以形成水表藻垫或者在海洋表面形成“弱线”。这种藻类为各种海洋动物提供重要的栖息地 (食物、遮阳、躲避掠食者), 包括鱼类、虾类、蟹类以及几种濒临灭绝的龟类 (南大西洋渔业管理委员会, 2002; Rooker 等, 2006; Witherington 等, 2012)。准确地了

解马尾藻的发生及其生物量分布可以帮助我们规划现场调查从而研究这些海洋有机体及其相关的生态系统。马尾藻也在海洋初级生产力中发挥重要的作用，因此对碳循环做出贡献 (Gower 等, 2006)。马尾藻可通过营养再矿化、有色溶解有机质增加以及细菌活动影响地区的生物地理化学 (Laptointe, 1995; Zepp 等, 2008)。马尾藻也可作为沙丘植物肥料的自然资源，有助于稳固海岸沙丘系统，使其免受侵蚀 (Tsoar, 2005; Anthony 等, 2006)。另一方面，海滩上存在过量的马尾藻会令人生厌，对健康也会造成危害，经常需要人工清除。墨西哥湾以及南加勒比海的很多海滩长期遭受马尾藻积累之苦 (如: Gower 等, 2013)。及时地获取马尾藻藻华的信息有助于研究和管理，比如实施收割制度，海滩清理的设备租赁和度假休闲指南。马尾藻丰度和分布的时间序列有助于理解其起源地、演化及其在各海域的移动，尽管我们已经实施了大量遥感研究，目前此类信息仍旧有限 (Gower 和 King, 2011; Gower 等, 2013)。

3.7.2 藻华探测

与其他水表漂浮植物类似，马尾藻对近红外波段表现出强反射（红边反射，见图 3.12b 现场 R_{rs} 光谱）。除了这种特性之外，其在约 600 nm 的反射也表现为增强；这就是为什么马尾藻藻垫通常带有褐色。红边反射并非是马尾藻独有的特点，其他有机体（如浒苔和蓝藻）也可以表现为增强的近红外波段反射），但是 600 nm 附近的增强反射对于区分褐藻与其他藻类（如绿色浒苔）或微藻类可能是有用的（如蓝藻）。

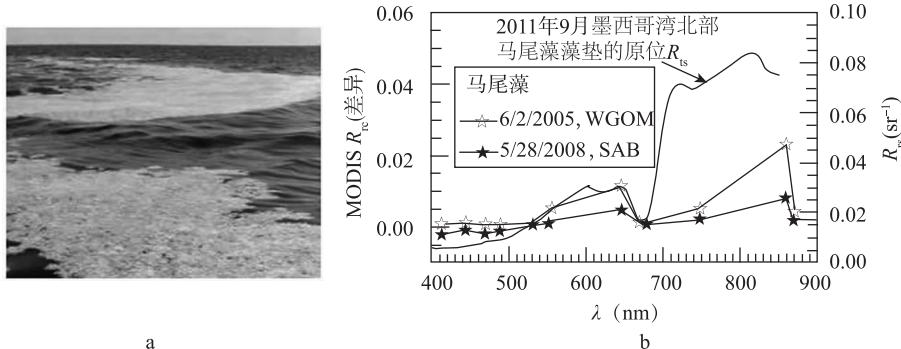


图 3.12

a. 墨西哥湾 (GOM) 的中上层马尾藻藻垫

b. 西墨西哥湾和南大西洋湾马尾藻光谱的 MODIS 反射

(图中还显示了 2011 年 9 月北墨西哥湾马尾藻藻垫采集到的 R_{rs} 光谱。MODIS 和现场光谱中的增强反射均位于约 600 nm。MODIS 和原位光谱近红外波段的巨大差异主要是因为 MODIS 混合像素造成的)

基于红边反射的原理和几种假设, Gower 等 (2006) 利用 MERIS 和 MODIS 探测和量化墨西哥湾的马尾藻, 这可能是首个马尾藻遥感研究。具体来说, 检验 709 nm MERIS 波段 (300 m 分辨率) 的红边反射, 增强反射被认为是由马尾藻水表积聚而引起。近红外波段增强反射也会引起 MODIS FLH 值误报, 而该值用作 (与海洋环境的某些先验知识) 漂浮马尾藻藻垫的指标。这个概念已经被延伸到 MODIS 数据从而形成 FAI (Hu, 2009) 用来检验 859 nm (250 m 分辨率) 的增强反射, 进而探测马尾藻和其他漂浮物质。这是因为 859 nm MODIS 光波 (本来设计为陆用) 不会掩盖过亮目标, 而且它比 1 km 海洋波段具有更高的空间分辨率。

图 3.13a 显示了百慕大群岛东部的 MODIS-Terra FAI 图像, 在该海域清晰可见纤长的线特征。虽然当天并没有严格的地面同步数据, 但是同一时期的地方报告表明这些长线可能是马尾藻藻垫。将这一方法应用于墨西哥湾马尾藻海和中大西洋的 MODIS 数据, 显示成功检测到多张图像中的漂浮藻类线, 这为形成时间序列数据进行统计分析建立了基础。事实上, Gower 与 King (2011) 和 Gower 等 (2013) 利用 MERIS 时间序列数据列出了墨西哥湾和大西洋马尾藻丰度及其时间变化的空间分布。引入 MODIS 数据为优化这些解译提供补充性的结果, 因为 MODIS 幅宽是 MERIS 的两倍, 另外轨道中有两台 MODIS 仪器。

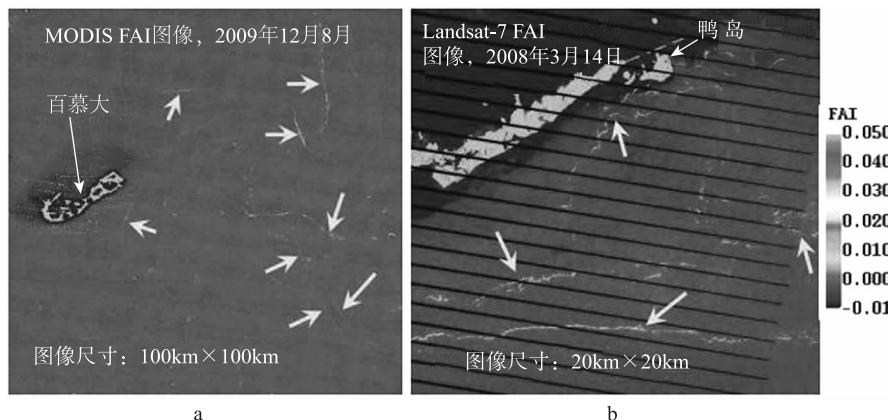


图 3.13 MODIS 和 Landsat FAI 图像 (分别为 250 m 和 30 m 分辨率)
显示马尾藻海马尾藻类的特性

a. 百慕大附近 ($32.30^{\circ}\text{N}, 64.77^{\circ}\text{E}$) b. 鸭岛附近佛罗里达海峡 ($24.77^{\circ}\text{N}, 80.91^{\circ}\text{E}$)

(其中主要特征以白色粗箭头标注。注意 b 中显示的覆膜不能在同一天的 MODIS 中检测到是因为 MODIS 粗糙的分辨率)

MODIS 和 MERIS 在检测水表特性时都受到粗糙分辨率的限制。Hu 等 (2010c) 提出 MODIS 250 m 数据目前的 MODIS 信噪比 (SNR) 无法探测宽度小于 5 m 的藻类覆盖。但是, FAI 的简单设计可以应用于其他高分辨率的传感器, 比如 Landsat TM 或者 ETM+ (30 m), 以及其他有红色、近红外和短波红外 (SWIR) 3 个光谱波段的传感器 (Hu, 2009)。图 3.13b 为 Landsat EMT+ FAI 图像, 其中水表漂浮的藻类线段清晰可见, 被认为是马尾藻。Landsat 系列数据的全球可用性, 尤其是近年来发射的 Landsat 8 将极大地有助于马尾藻分布及其移动方式的研究。

3.8 总结与讨论

本章通过几个案例的演示, 阐述了几种占有主导地位的浮游植物功能类型探测的基本原理和算法, 包括硅藻、颗石藻、短裸甲藻、米氏凯伦藻、束毛藻、浒苔和马尾藻。这些类型中大多数在全球范围内均可发现, 其中浒苔和马尾藻仅见于区域性的报告。本章讨论的算法可总结如下:

- ❖ 硅藻: 基于硅藻与其他浮游植物类型色素吸收光谱的差异。
- ❖ 颗石藻: 基于可见光谱的增强反射 (尤其是蓝绿波长) 以及光波比。
- ❖ 短裸甲藻: 基于特定叶绿素高生物量 (异常) 的检测, 特定叶绿素反向散射率, 蓝绿波长的光谱波形或者红波和近红外线的光波比。
- ❖ 米氏凯伦藻: 基于特定叶绿素高生物量 (异常) 检测或者其光谱波形。
- ❖ 束毛藻: 基于特定束毛藻色素的吸收特性以及红边反射。
- ❖ 浒苔: 基于漂浮植物的红边反射。
- ❖ 马尾藻: 基于漂浮藻类的红边反射。

本章演示了成功的案例, 但是所有算法都有其局限性, 都有很大的提升空间。对于算法的精确性, 除了束毛藻的案例, 其光谱波形表现出独特的性质从而可以将其与其他浮游植物类型区分开来, 大部分算法需要有关海洋环境的先验信息。比如, 在不知道图像拍摄地点的情况下, 很难知道红边反射是由浒苔引起, 还是由马尾藻造成的。同样的, 短裸甲藻和米氏凯伦藻的光谱特性在全球范围来讲并非独有, 其他浮游植物类型 (如其他有毒藻华或者包含混合的浮游植物群落的水体) 可能被错误地检测为短裸甲藻或者米氏凯伦藻藻华。类似地, 来自江河的悬浮物羽流或者因暴风雨和引起的原已沉积的球石粒再悬浮可在试图检测颗石藻藻华时造成误报。同样的, 如果其他海域的其他非硅藻浮游植物具有与硅藻类似的色素吸收特性, 将很难将其与硅藻区分开来。今后, 这些算法应该在其他区域针对更多案例进行测试, 更多的光谱带需要分析从而排

除其他相似（光谱相似）的特性。

另一个局限是如何量化藻华生物量或者叶绿素浓度。除了硅藻的案例之外，即一个米氏凯伦藻方法和一个颗石藻方法，其他大部分算法只能表明某种藻华存在或者不存在。这主要是因为藻华采样以及将其与卫星观测比对面临着挑战。短裸甲藻藻华已知呈缀块分布，而浮游植物细胞的浓度在几千米的范围内会存在不同的级数。在这个案例中，将现场样本与较大的卫星像素进行比对是极端困难的。同样的，束毛藻、浒苔和马尾藻藻华也呈缀块分布，这给验证卫星算法带来了难题。另外，很难确定单位藻华面积的生物量或者叶绿素浓度从而与水表反射建立联系，因为船只的存在通常干扰藻华环境。虽然在现场可以对藻华精确地取样，卫星像素通常混淆藻华的特点和无藻华水域，因此需要适当的算法排除像素的混淆。Gower 等 (2006)、Gower 和 King (2011) 基于几个简单的假设估测马尾藻藻华，但是这几个假设需要现场验证。同样的，Hu 等 (2010c) 采用的针对单位面积内浒苔生物量的假设也需要现场验证。很明显，今后急需开发改良的采样技术，开发量化藻华密度的算法。

除了硅藻、颗石藻和细胞在水柱中混合的束毛藻之外，对于漂浮的束毛藻、浒苔和马尾藻藻垫的探测由于上述的采样难题，其局限尚不清楚。另外还存在空间分辨率的局限，见图 3.13b。这种检测的局限也是传感器空间分辨率和 SNR 之间的函数，因传感器不同而存在差异。因此，除了要开发改良的采样技术之外，有必要研究并比较传感器的性能从而检测和量化不同的藻华。

尽管存在上述局限，这些算法针对本文所述的研究明显运行良好。实际上，结合海洋环境的先验知识以及可用的全球海洋水色数据和 Landsat 数据，我们可以建立遥感系统以准业务化的方式评估和监测世界各大洋藻华。如果不存在经过验证的估测生物量或叶绿素 a 浓度的算法，基于合理假设的时空相对模式也可以提供这些在生态上和生物学上都重要的海洋有机体在时间和空间上发生变化的关键信息。

第4章 利用遥感技术探测浮游植物的粒径结构

Robert J. W. Brewin, Shubha Sathyendranath, Annick Bricaud, Aurea Ciotti, Emmanuel Devred, Takafumi Hirata, Tihomir S. Kostadinov, Hubert Loisel, Colleen B. Mouw, Julia Uitz

4.1 简介

对于很多生态和生物地理化学过程来说，浮游植物粒径是其功能角色的良好指标 (Sieburth 等, 1978)。比如，氮的摄取、光的吸收、下沉速度和迁出都受到细胞粒径的影响 (McCave, 1975; Eppley 和 Peterson, 1979; Morel 和 Bricaud, 1981; Prieur 和 Sathyendranath, 1981; Probyn, 1985; Michaels 和 Silver, 1988; Sunda 和 Huntsman, 1997; Boyd 和 Newton, 1999; Laws 等, 2000; Bricaud 等, 2004; Guidi 等, 2009)。细胞粒径也影响着浮游植物的生理 (Platt 和 Denman, 1976; Geider 等, 1986; Chisholm, 1992; Raven, 1998)、新陈代谢速度 (Platt 和 Denman, 1977; 1978) 和海洋食物链网 (Maloney 和 Field, 1991; Legendre 和 LeFevre, 1991; Parsons 和 Lalli, 2002)。根据粒径区分浮游植物为描述浮游植物及与海洋的生物地球化学关键循环相关的功能和结构提供了一种综合方法 (Le Quéré 等, 2005; Maranon, 2009)。根据浮游植物的生物地理化学功能划分的很多类型可能也可以根据其粒径大致进行区分 (表 4.1)。因此，要想实现一阶近似，粒径分类方法适合划分浮游植物功能类型。

很多大型海洋生物地理化学模型采用了粒径分类方法 (如: Aumont 等, 2003; Blackford 等, 2004; Kishi 等, 2007; Marinov 等, 2010)，也需要浮游植物粒径的测量结果以便验证和改进模型。过去，这一般依赖于现场测量。因为遥感时空采样优于传统的现场测量，人们越来越多地致力于利用卫星海洋水色观测结果提取浮游植物粒径结构信息。

表 4.1 浮游植物分组，在相关生物地理化学循环中扮演着特定角色的
重要元素和化合物，分类群的典型粒径级别
(摘自 Hirata 和 Brewin, 2009)

(另请参阅 Le Quéré 等, 2005; Nair 等, 2008; 本书第 1 章)

分类学群组	生物地理化学元素和化合物	典型的细胞粒径
硅藻	Si	小型 ($>20 \mu\text{m}$)
甲藻	DMS	小型 ($>20 \mu\text{m}$)
定鞭金藻	CaCO_3 , DMS	超微型 ($2\sim20 \mu\text{m}$)
蓝藻	N_2	微微型 ($<2 \mu\text{m}$)

注: Si=硅, DMS=二甲基硫化物, CaCO_3 =碳酸钙, N_2 =氮气。

在开放海域 (根据 Morel 和 Prieur, 1977, 即 1 类水域), 海表反射的变化主要受到浮游植物丰度的驱动, 并伴有因碎屑和黄色物质造成的多变影响 (至少为一阶, Siegel 等, 2005)。但是, 丰度的变化一般也伴随浮游植物群落粒径结构的调整 (Yentsch 和 Phinney, 1989; Ciotti 等, 1999)。问题是利用海洋水色数据不仅需要估测浮游植物丰度, 也需要估测浮游植物存在的粒径结构的辅助信息。目前利用卫星数据探测 1 类水体浮游植物粒径的方法可以分成两类: 以丰度为基础的方法 (单变量) 以及以光谱为基础的方法 (多变)。

4.2 以丰度为基础的方法

以丰度为基础的方法依赖于浮游植物丰度的测量数据与其粒径结构之间所观测到的关系。这种方法一般假设关于浮游植物粒径结构在卫星生物光场具有潜在信息, 较大的浮游植物细胞, 一般与高生物量有关, 在富营养区域通常占据主导地位 (如上升流区域), 而较小的浮游植物细胞, 通常与低生物量有关, 一般在贫营养区域中占优, 比如亚热带环流 (Chisholm, 1992; Platt 等, 2005; Aiken 等, 2009)。对于这种通用级方法, 实施的过程中存在差异, 详述如下。

4.2.1 以离散营养级别为基础的粒径结构

Uitz 等 (2006) 利用近表层叶绿素 a 浓度推断水柱合成浮游植物生物量和 3 种浮游植物粒径级别 (微微型浮游植物、超微型浮游植物和小型浮游植物) 的垂直分布。他们分析了高效液相层析仪 (HPLC) 确定的藻类色素的广泛数据, 包含开放海域 (专指 1 类水域) 中存在的各种营养体系中收集到的大约 2 400 种垂直色素剖面。对于每份现场样本, 每个粒径等级在叶绿素总浓度中所占的比例可利用具体的生物标记色素根据色素数据获得 (Vidussi 等, 2001; Uitz 等, 2006)。

现场数据根据采样地点透光深度 (Z_p) 和混合层深度 (Z_m) 之间的比例划分为分层水域和混合水域。分层水域中有 9 个营养类型 (S1~S9), 混合水

域中有5个营养类型(M1~M5)，划分依据是海表叶绿素浓度的等级间隔。对于每一个类别，根据现场HPLC数据(垂直成分和水柱合成叶绿素浓度)确定相关的平均粒径结构。因此，可以估测水表叶绿素a浓度、 Z_p 和 Z_m 、3种浮游植物粒径级别的叶绿素生物量和垂直分布。

本文探讨了卫星提取表层叶绿素(O'Reilly等, 1998), 真光层深度(Morel等, 2007)以及全球气候态混合层深度(Boyer Montégut等, 2004)的方法。图4.1为Uitz等(2006)方法的流程图，实际上是把离散营养等级以连续的方式表达，在与每个营养等级的平均叶绿素值之间内插，正如生成粒径结构图(图4.1)。Uitz等(2006)方法是第一个提供整个真光层中浮游植物群

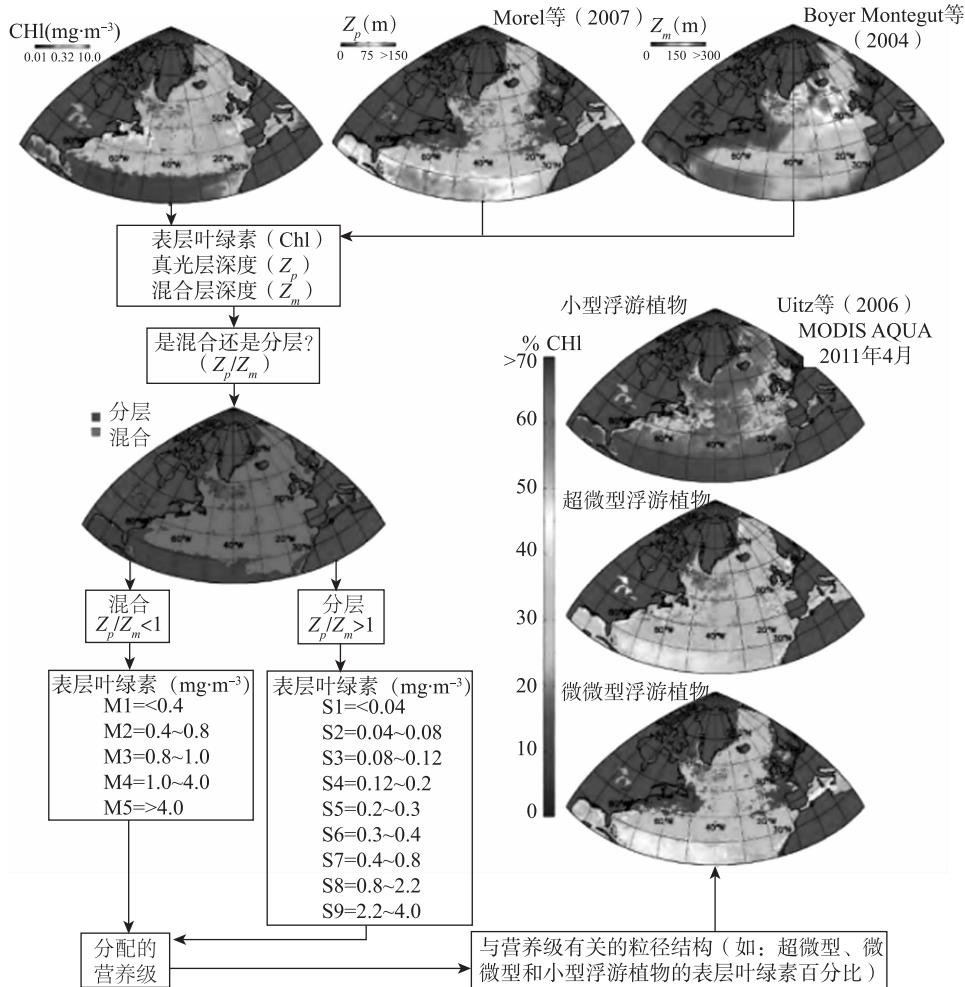


图4.1 Uitz等(2006)方法应用的流程图
(利用2011年4月MODIS-Aqua绘制的3级月平均叶绿素图像)

落组成定量信息的方法，而不仅仅是卫星观测到的表层。

浮游植物丰度的范围也已经被其他学者用于不同浮游植物粒径等级占优的水域划分。比如，Aiken 等（2007）提出浮游植物不同粒径等级占优的水域均具有不同的叶绿素浓度和彼此不同的浮游植物吸收因数区间，利用这一信息描绘百慕大上升流区域各种浮游植物粒径等级占优的水域。类似地，Hirata 等（2008a）提出浮游植物在某个波长的吸收系数范围可以用来在全球范围识别浮游植物不同粒径等级占优的水域。与 Uitz 等（2006）的方法不同，Aiken 等（2007）和 Hirata 等（2008a）的方法用来根据卫星像素识别占优的粒径等级，而不是每个粒径等级在叶绿素总生物量中所占的比例。

4.2.2 基于丰度连续测量的浮游植物粒级结构

本节中呈献的方法利用连续的丰度测量数据推断海洋浮游植物的粒径结构，而不是离散的等级间隔，利用之前一节中所述的案例。

Brewin 等（2010a）提出了一种简单的模型，用来估测 3 种浮游植物粒径结构（微微型浮游植物 $<2 \mu\text{m}$ ，超微型浮游植物在 $2\sim20 \mu\text{m}$ ，小型浮游植物 $>20 \mu\text{m}$ ）的叶绿素浓度，作为叶绿素总浓度的连续函数。该模型基于 Sathyendranath 等（2001）的工作，并假设小型细胞在不符合某个特定叶绿素浓度时仍能生长，其上限可能来自自下而上（如营养控制）和自上而下（如放牧）过程的结合，并且如果叶绿素不符合这一值，将由较大型粒径等级的浮游植物补充到系统中（Raimbault 等，1988；Chisholm，1992）。

这个模型可以通过两个简单的指数等式表示，结合微微型-超微型浮游植物群落($C_{p,n}$)，细胞 $<20 \mu\text{m}$ ，以及微微型浮游植物群落(C_p)，细胞 $<2 \mu\text{m}$ ，叶绿素浓度可以表示为：

$$C_{p,n} = C_{p,n}^m [1 - \exp(-S_{p,n}C)] \quad (4.1)$$

及

$$C_p = C_p^m [1 - \exp(-S_pC)] \quad (4.2)$$

其中，总叶绿素 a 浓度表示为 $C (\text{mg} \cdot \text{m}^{-3})$ ，下标 p 和 n 分别表示微微型浮游植物和超微型浮游植物， $C_{p,n}^m$ 和 C_p^m 是相关粒径级别的渐进最大值（分别是 $<20 \mu\text{m}$ 和 $<2 \mu\text{m}$ ）， $S_{p,n}$ 和 S_p 代表随着总叶绿素 a (C) 的增加，粒径比例叶绿素的增大（分别是 $<20 \mu\text{m}$ 和 $<2 \mu\text{m}$ ）。则超微型浮游植物 (C_n) 和小型浮游植物叶绿素浓度的计算公式为：

$$C_n = C_{p,n} - C_p \quad (4.3)$$

及

$$C_m = C - C_{p,n} \quad (4.4)$$

每一个浮游植物粒径等级在总叶绿素浓度中所占的百分比 (P_m 、 P_n 和 P_p) 可

以通过把总叶绿素浓度 (C) 划分为具体粒径的叶绿素浓度 ($C_{p,n}$ 和 C_m) 然后乘以 100 来计算。

等式 (4.1) ~ 式 (4.4) 中的未知参数 ($C_{p,n}^m$ 、 C_p^m 、 $S_{p,n}$ 和 S_p)，如果我们知道总叶绿素浓度 (C)，微微型-超微型浮游植物两个群落的叶绿素浓度 ($C_{p,n}$) 以及微微型浮游植物群落 (C_p)，采用适当的拟合程序（如最小二乘拟合）即可计算得出。浓度 $C_{p,n}$ 和 C_p 可以利用具体生物标记色素按照 Uitz 等 (2006) 的方法以及后期优化（如：Brewin 等，2010a；Hirata 等，2011；Devred 等，2011）估测得出，或者可以利用粒径-比例。这些参数确定后，每个粒径级别的叶绿素浓度可以根据总叶绿素直接计算，因此可以根据任何卫星获得的叶绿素估测值计算（图 4.2）。

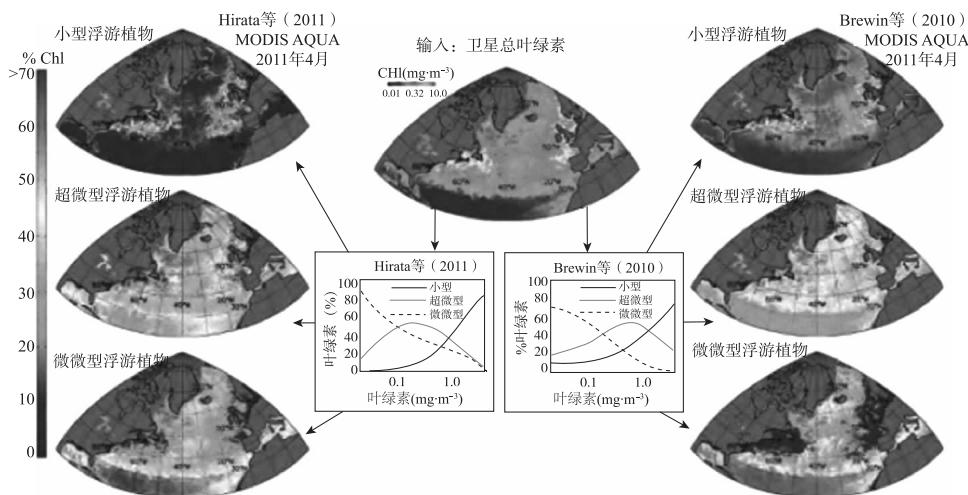


图 4.2 Hirata 等 (2011) (左) 与 Brewin 等 (2010a) (右) 的模型应用于卫星数据的流程图
(卫星数据为 2011 年 4 月 MODIS-Aqua3 级月度叶绿素图)

Brewin 等 (2010a) 根据其在大西洋执行的 HPLC 色素大型数据库的分析确定了其模型的参数。Devred 等 (2011) 获得了等式 (4.1) ~ 式 (4.4) 参数，利用浮游植物吸收和叶绿素数据大型数据集的比对，虽然他们没有将其结果应用于以丰度为基础的方法 [见 4.3.1.2 一节关于 Devred 等 (2011) 以光谱为基础的模型的讨论]。Brewin 等 (2010a) 和 Devred 等 (2011) 提出的模型与其相同 (见 Sathyendranath 等，2001)，但是模型参数互不相同 (表 4.2)，这是因为实施过程和使用的数据存在方法上的差异 (表 4.2 图例)。

因为叶绿素浓度趋近于 0，式 (4.1) 和式 (4.2) 可以分别表示为：

$$\frac{dC_{p,n}}{dC} \Big|_{C \rightarrow 0} = S_{p,n} C_{p,n}^m \quad (4.5)$$

及

$$\frac{dC_p}{dC} \Big|_{C \rightarrow 0} = S_{p,n} C_p^m \quad (4.6)$$

在 Devred 等 (2011) 的方法中, 为了获得仅根据浮游植物吸收和叶绿素数据获得模型参数, 他们做出了假设, 即叶绿素浓度趋近于 0 时, 大细胞不占任何比例, 因此 $C=C_p$, 和的值相同。Brewin 等 (2010a) 的模型中没有这一假设, 因为他们利用 HPLC 数据拟合等式, 但是与 Devred 等 (2011) 不同, Brewin 等 (2010a) 的模型受到根据 HPLC 数据 (或者粒径比例过滤) 获得粒径等级信息的不确定性的限制。

表 4.2 式 (4.1) 至式 (4.6) 的参数值来自 Brewin 等 (2010a) 对大西洋的研究

单位: $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$

研究	式 (4.1) ~ 式 (4.6) 的参数					
Brewin 等 (2010a)	1.057	0.851	0.107	6.801	0.900	0.728
Brewin 等 (2011a)	0.775	1.152	0.146	5.118	0.893	0.747
Brewin 等 (2012)	0.937	1.033	0.170	4.804	0.968	0.817
Devred 等 (2011)	0.546	1.830	0.148	6.765	1.000	1.000

(大西洋子午线横断面 HPLC 数据), Brewin 等 (2011a) 来自 NOMAD HPLC 数据集版本 1.3, Brewin 等 (2012) 来自印度洋, Devred 等 (2011) 利用来自西北大西洋和 NOMAD 的叶绿素和吸收数据。

类似地, Hirata 等 (2011) 提出了大量经验等式估测 3 种粒径级别 (微微型 $<2 \mu\text{m}$, 超微型 $2 \sim 20 \mu\text{m}$, 小型浮游植物 $>20 \mu\text{m}$) 和 7 种浮游植物功能群组 (硅藻、甲藻、绿藻、定鞭金藻、微微型真核生物、原核生物和原绿球藻) 在某一卫星像素下在总叶绿素浓度中所占的比例。每个粒径级别在总叶绿素浓度所占的百分比可以表述为:

$$p_m = [0.912 + \exp(-2.733 \cdot \lg C + 0.400)]^{-1} \times 100 \quad (4.7)$$

$$p_p = \{-[0.153 + \exp(1.031 \cdot \lg C - 1.558)]^{-1} - 1.860 \cdot \lg C + 2.995\} \times 100 \quad (4.8)$$

及

$$p_h = 100 - p_m - p_p \quad (4.9)$$

其中, p_m 、 p_n 和 p_p 分别是小型、超微型和微微型浮游植物的叶绿素百分比。式 (4.7) ~ 式 (4.9) 中的模型参数利用 HPLC 测量数据的大型数据库估测 (包括来自大西洋子午线横断面 (AMT) 的数据; 比格尔巡航船; NASA SeaBASS 和 NOMAD 数据库; SEEDS II 富铁实验; 日本综合水产研究所; 日本北海道 Oshoro-Maru 巡航船)。把海洋水色叶绿素总浓度作为输入, 每一个粒径级别所占的百分比可以按照图 4.3 所示方法计算。

4.2.3 以丰度为基础的各种方法的比较

上述3个以丰度为基础的方法(Uitz等, 2006; Brewin等, 2010a; Hirata等, 2011)用来估测粒径等级在给定的叶绿素浓度中所占的比例。其中, Uitz等(2006)方法根据水表层叶绿素和真光层是被视为分层还是混合界定的有限的营养状态确定粒径等级。Brewin等(2010a)和Hirata等(2011)方法都是仅以叶绿素浓度为基础,但是在将相关总叶绿素浓度拆分成于粒径结构相关的分叶绿素浓度的功能关系方面互不相同。Brewin等(2010a)、Devred等(2011)利用的等式,源自一个基本的概念模型(Sathyendranath等, 2001),该模型探讨浮游植物群落随着叶绿素浓度的变化而发生的变化,而Hirata等(2011)利用的是纯粹的经验性的,不受基本模型的限制。注意Devred等(2011)的模型并未包括在以丰度为基础的方法的比较中,因为其归类为以光谱为基础的方法(见4.3.1.2一节)。

尽管这3种方法存在这些差异,但是都假设粒径结构随着叶绿素的变化而变化。图4.3比较了这些模式。总的来说,这3种方法有一点是一致的:大细

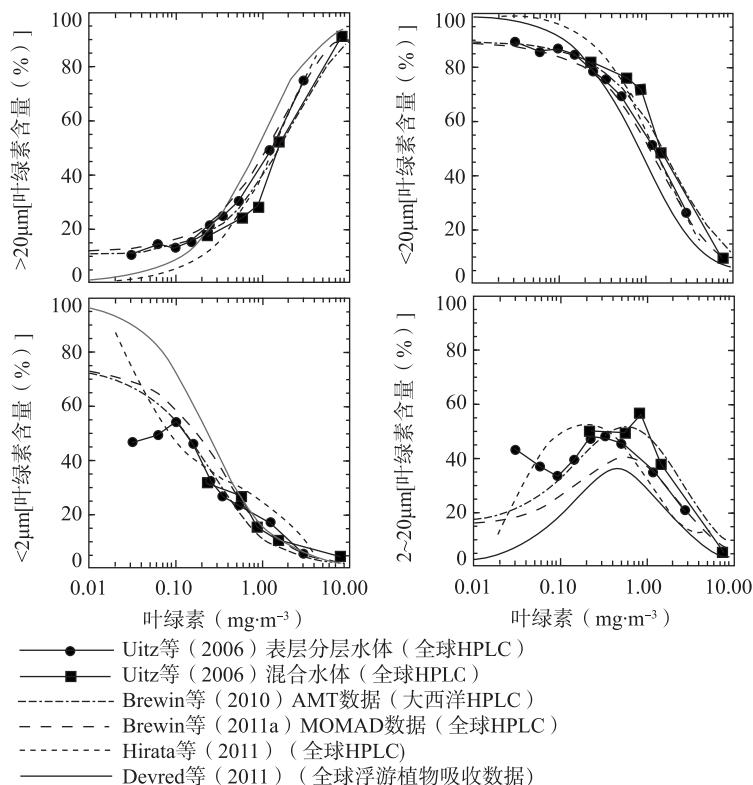


图4.3 认为粒径结构随着叶绿素改变的变化的方法比较

胞 ($>20 \mu\text{m}$) 在总叶绿素中所占的百分比作为总叶绿素 a 的函数单调递增, 而小细胞 ($<2 \mu\text{m}$ and $<20 \mu\text{m}$) 则是单调递减。另外, 超微型浮游植物 ($2\sim20 \mu\text{m}$) 在总叶绿素中所在的比例与叶绿素的增加呈现单峰关系。利用 HPLC 数据特征色素分析开发的关系与 Devred 等 (2011) 利用浮游植物吸收和叶绿素测量提出的关系存在定性的一致 (表 4.3)。

表 4.3 利用特征色素根据 Uitz 等 (2006)、Brewin 等 (2010a)
和 Hirata 等 (2011) 推断粒径结构的差异

特征色素	分类学群组	Uitz 等 (2006)	Brewin 等 (2010a)	Hirata 等 (2011)
墨角藻黄素	硅藻	小型	小型	小型/超微型
多甲藻素	甲藻	小型	小型	小型
19'-己酰基氧化岩藻黄素	定鞭金藻	超微型	超微型/超微型	超微型/微微型
19'-己酰氧基岩藻黄素	海金藻类	超微型	超微型	超微型
花黄素	隐芽植物	超微型	超微型	超微型
玉米黄素	蓝藻、原绿藻	微微型	微微型	微微型
总叶绿素 b*	绿藻、原绿藻	微微型	微微型	超微型

* 总叶绿素 b=叶绿素 b+二乙烯基叶绿素 b。

Uitz 等 (2006), Brewin 等 (2010a) 和 Hirata 等 (2011) 3 种方法存在偏差的原因之一可能是每种方法中采用的特征色素方法不同 (表 4.3)。Brewin 等 (2010a) 和 Hirata 等 (2011) 采用由 Vidussi 等 (2001) 和 Uitz 等 (2006) 提出的方法。Brewin 等 (2010a) 的方法引入的是一种经验的微微真核细胞调整, 即部分地认为 19'-己酰基氧化岩藻黄素在低叶绿素水体中偏向微微粒径级别。其效应可从图 4.3 中看出, Brewin 等 (2010a) 的模型与 Uitz 等 (2006) 低叶绿素浓度相比, 可得出浮游植物百分比叶绿素的更高估测, 以及超微型浮游植物百分比叶绿素的更低估测。Hirata 等 (2011) 模型进一步作了调整, 把一部分墨角藻黄素归类为超微粒径级别 (另参阅 Devred 等在 2011 年提出的调整), 因为墨角藻黄素即可存在于小型浮游植物, 也可以存在于超微型浮游植物中。这种调整的影响是可能导致低叶绿素浓度 ($<0.2 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$) 的观测差异, 如图 4.3 所示, 因为 Hirata 等 (2011) 的模型与 Brewin 等 (2010a) 相比, 对超微型浮游植物百分比叶绿素 ($0.04\sim0.2 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ 叶绿素) 的估测偏高, 对小型浮游植物百分比叶绿素的估测偏低。图 4.3 所示曲线存在差异的另一个原因可能是每个方法中用作参数的现场数据存在时间和空间上的差异。

这3种方法对于粒径结构随着叶绿素变化的模式的观测差异(图4.3)在利用各种方法描绘北大西洋月卫星组成的差异时得到了进一步验证(图4.4)。

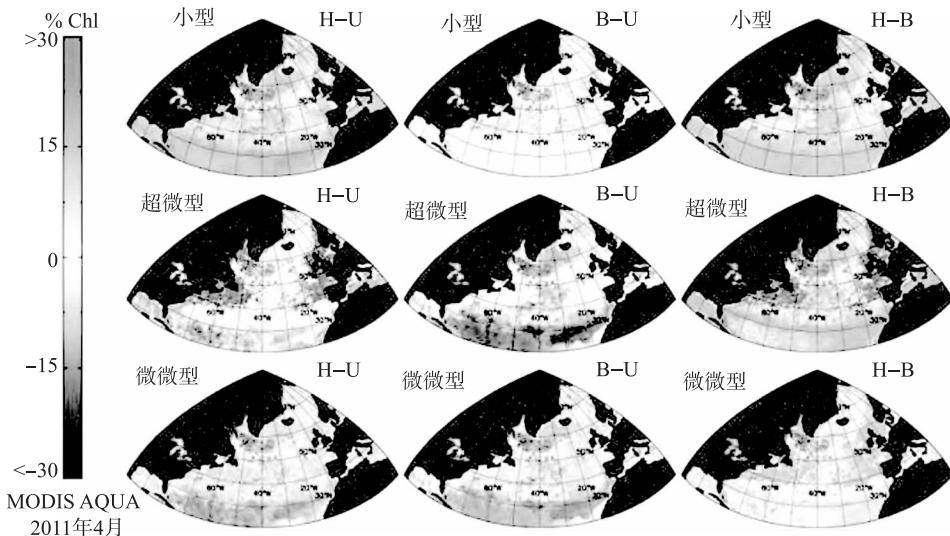


图4.4 以2011年4月MODIS-Aqua3级数据为基础，
应用以丰度为基础的模型的对比

[H-U指的是Huirata等(2011)的模型结果减去Uitz等(2006)的结果；B-U指的是Brewin等(2010a)的模型结果减去Uitz等(2006)的结果；H-B指的是Hirata等(2011)减去Brewin等(2010a)的结果]

4.3 以光谱为基础的方法

以光谱为基础的方法利用浮游植物光学特性或者随着粒径而变化的总颗粒物。为了了解是怎样实现的，我们首先简单地检验一下海洋水色和内在光学特性之间的关系。海洋表面波长 λ 的反射，与吸收(a)和后向散射系数(b_b)的关系可以表示为：

$$R_s(\lambda) = G \frac{b_b(\lambda)}{a(\lambda) + b_b(\lambda)} \quad (4.10)$$

其中， G 是无量纲参数，随着太阳天顶角和体积散射函数的变化而改变。吸收系数(a)可以划分成纯净的海水(a_w)、浮游植物(a_B)和非藻类颗粒与溶解物质(a_{dg})的结合，如：

$$a(\lambda) = a_w(\lambda) + a_B(\lambda) + a_{dg}(\lambda) \quad (4.11)$$

通常在遥感范畴上将非藻类颗粒和溶解物质的吸收组合在一起，因为其显示类似的光谱波形（Carder 等，1991；Nelson 等，1998）。类似地，后向散射因数可以表示为：

$$b_b(\lambda) = b_{bw}(\lambda) + b_{bp}(\lambda) \quad (4.12)$$

其中， $b_{bw}(\lambda)$ 表示纯海水的反向散射， $b_{bp}(\lambda)$ 指的是微粒子的后向散射，包括浮游植物和碎屑物质。在 1 类水体中，浮游植物可能直接或间接地影响式 (4.11) 和式 (4.12) 中的所有非水成分 (a_B 、 a_{dg} 和 b_{bp})，但是浮游植物明确的光学信息仅包含在由浮游植物引起的内在光学特性 (IOPs) 中 (a_B 有较低程度的 b_{bp})。因此以光谱为基础的方法可以划分为利用 a_B 独特光学特性的（吸收方法）方法和 b_{bp} 方法（后向散射方法）。与吸收方法相反，后向散射法可以提供关于整个颗粒结合体的粒径信息，而不仅仅是浮游植物细胞。目前没有方法利用卫星数据划分浮游植物和非藻类颗粒所占的比例。

利用吸收或者后向散射光谱信息的方法已经采用反演方法，其中利用卫星反射率反演粒径结构信息。开发反演方法的一种方式是利用正向模型模拟反射值，IOPs 随着浮游植物粒径结构的变化而改变，产生对照表从而对比卫星散射获得粒径结构的信息。

4.3.1 以吸收光谱为基础的方法

以光谱为基础的方法利用依赖于 a_B 光谱波形不随粒径变化的是浮游植物的吸收 (a_B) 或者依赖于叶绿素的吸收因子 (a_B^*) 的变化。人们已经知道与大的浮游植物细胞相比 (Duysens, 1956; Morel 和 Bricaud, 1981; Sathyendranath 等, 1987)，小的浮游植物 a_B^* 在蓝光波段表现出较高的以及更加明显的峰值。这种标记已经被用于开发基于吸收的方法，用于根据卫星数据识别浮游植物群落的粒径结构。

4.3.1.1 浮游植物的两种粒径结构

利用粒径比例浮游植物吸收光谱（微微 $< 2 \mu\text{m}$ ，极微 $2 \sim 5 \mu\text{m}$ ，超微 $5 \sim 20 \mu\text{m}$ 和小型 $> 2 \mu\text{m}$ ）和各种自然表层海水样本的显微镜分析，Ciotti 等 (2002) 提出，粒径参数根据由 400~700 nm 范围内的光谱平均值归一化的浮游植物吸收因子计算得出，以下表示为 $a_B(\lambda)$ 。他们发现超过 80% 的 $a_B(\lambda)$ 变化可以通过占优的粒径等级来解释，并开发双组分模型，该模型将样本的 $a_B(\lambda)$ 与浮游植物粒径结构相关。在他们的模型中，假设 $a_B(\lambda)$ 在两个可能的极限值之间呈线性变化，由其数据集中的最大和最小细胞表示。采用 0 (100% 小型浮游植物) 和 1 (100% 微微型浮游植物) 之间变化的无穷小量因子 (S_f)，所以：

$$\underline{a}_B(\lambda) = [S_f \underline{a}_{B,\text{微微型}}(\lambda)] + [(1-S_f) \underline{a}_{B,\text{小型}}(\lambda)] \quad (4.13)$$

其中, $\underline{a}_{B,\text{微微型}}(\lambda)$ 和 $\underline{a}_{B,\text{小型}}(\lambda)$ 分别代表微微型浮游植物和小型浮游植物的光谱形状。Ciotti 和 Bricaud (2006) 利用 Loisel 和 Stramski (2000) 和 Loisel 和 Poteau (2006) 的模型根据卫星数据利用解析拆分或者非线性优化把总吸收 (a) 划分为 a_b 和 a_{dg} (Ciotti 与 Bricaud, 2006; Bricaud 等, 2012)。浮游植物粒径因子 (S_f) 及波长 (S_{dg}) 的 a_{dg} 指数递减的斜率可以依据以下假设获得:

$$\begin{aligned} a(\lambda) = & a_w(\lambda) + a_B(505) [S_f \underline{a}_{B,\text{微微型}}(\lambda)] + [(1-S_f) \underline{a}_{B,\text{小型}}(\lambda)] \\ & + a_{dg}(\lambda) \exp[-S_{dg}(\lambda - 443)] \end{aligned} \quad (4.14)$$

上述等式中的已知参数是 $a_B(505)$ 、 $\underline{a}_{B,\text{微微型}}(\lambda)$ 、 $\underline{a}_{B,\text{小型}}(\lambda)$ 和 $a_w(\lambda)$ 。浮游植物 505 nm 的吸收利用标准叶绿素算法 (如: NASA OC4) 之后进行倒置估测为叶绿素的幂函数 (Bricaud 等, 1998)。根据这种方法提取的参数包括 S_f 、 $a_{dg}(443)$ 和 S_{dg} 。要注意到这种方法让我们可以首次采用 S_{dg} 的逐一像素提取。Bricaud 等 (2012) 成功将这一方法应用到 2012 年的 SeaWiFS 数据, 并在全球和区域范围内分析浮游植物粒径的时空变化, 用 S_f 表示。

Mouw 和 Yoder (2010) 利用 Ciotti 等 (2002) 模型开发了一种方法对微型浮游植物在某一个卫星像素浮游植物集合体中所在的比例进行估测, 采用前向海洋水色模型。利用 HYDROLIGHT 软件 (Mobley 和 Sundman, 2006), 可以根据内在光学特性对遥感反射 $[R_s(\lambda)]$ 建模 (图 4.5)。浮游植物吸收因子 $[a_B(\lambda)]$ 作为叶绿素和分别从 Ciotti 等 (2002) 和 Ciotti 与 Bricaud (2006) 获得的小型和微微型浮游植物特定叶绿素吸收因子之间的函数。小型浮游植物的粒径因子 (S_{fm}), Ciotti 等 (2002) 开发的 S_f 参数的反函数 ($S_{fm} = 1 - S_f$), 用来改变微微型和超微型浮游植物之间的特定叶绿素吸收因子。开展了大量的模拟, 随着 S_{fm} 、 $a_{dg}(443)$ 和世界大洋所发现的实际叶绿素浓度 (C) 范围而变化。其结果是模拟的 $R_s^{LUT}(\lambda)$ 、 C 、 S_{fm} 和 $a_{dg}(443)$ 的查找对照表。

在他们的方法中, Mouw 和 Yoder (2010) 首先利用 GSM 模型 (Martorena 等, 2002) 根据卫星数据估测了叶绿素和 $a_{dg}(443)$ 。然后将这些值用来缩小模拟 LUT 的研究空间。对卫星提取的遥感反射率 $[R_s^{\text{SAT}}(\lambda)]$ 进行调整, 使其与 $[R_s^{LUT}(\lambda)]$ 接近, 并与 LUT 中的对应值相比较, 相关的 S_{fm} 指定给该像素。图 4.5 为 Mouw 和 Yoder (2010) 的方法应用图解。

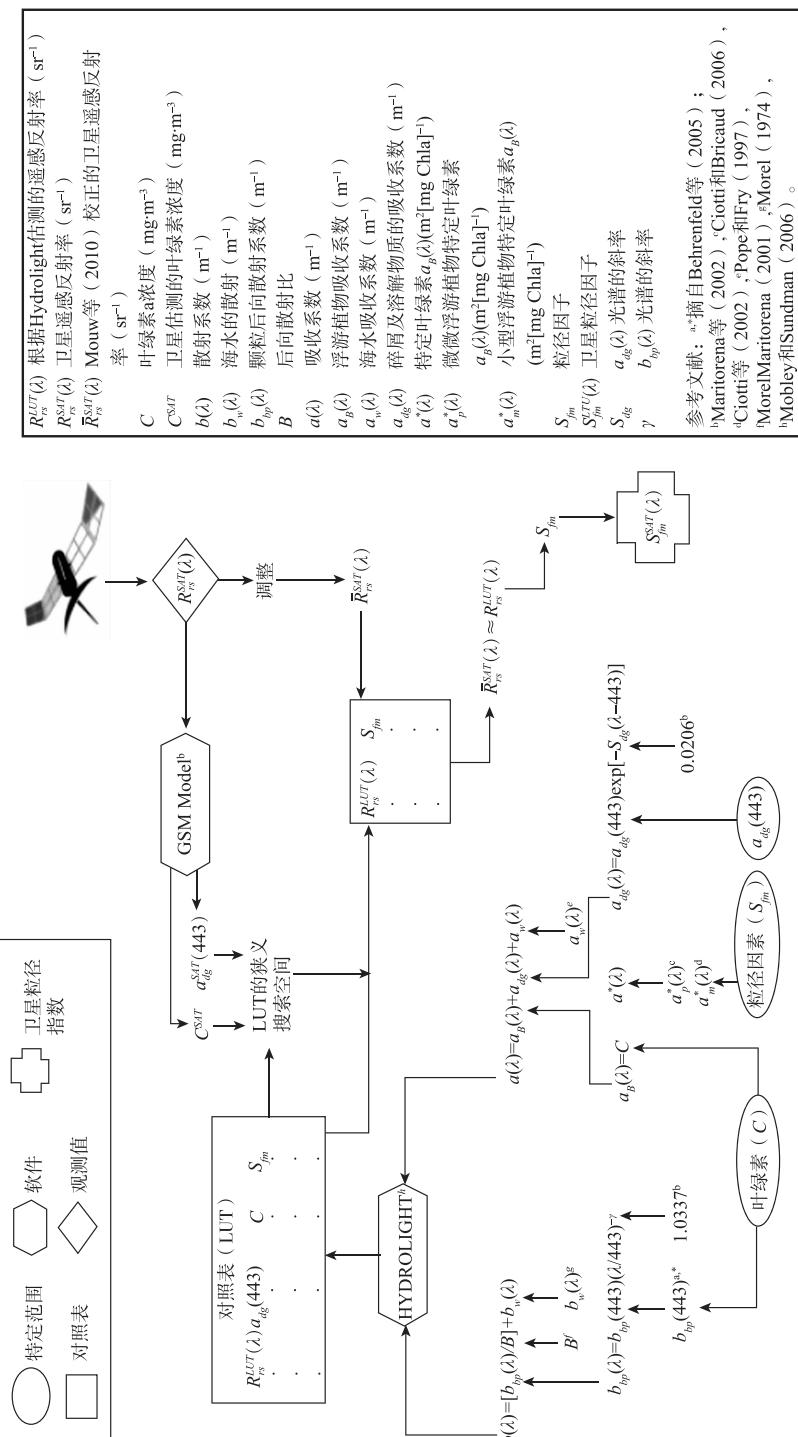


图 4.5 Mouw 和 Yoder(2010) 的方法应用图解

Devred 等 (2006) 扩展了 Sathyendranath 等 (2001) 的双群落吸收模型获得双组分粒径等级的特定叶绿素吸收系数 [$a_B^*(\lambda)$]。他们的模型估测 $a_B(\lambda)$ 是叶绿素的函数, 假设该两个粒径的集合体随着叶绿素浓度的变化而改变, 因此:

$$a_B(\lambda) = C_{p,n}^m [a_{p,n}^*(\lambda) - a_m^*(\lambda)] [1 - \exp(-S_{p,n}C)] \quad (4.15)$$

其中, $C_{p,n}^m$ 代表小细胞的最大叶绿素, $S_{p,n}$ 确定小细胞叶绿素随着总叶绿素 a (C) 的增加而增加, $a_{p,n}^*(\lambda)$ 和 $a_m^*(\lambda)$ 分别代表小细胞和大细胞群落的特定叶绿色吸收系数。这些参数直接从吸收和叶绿素数据中获得, 假设小细胞在低叶绿素浓度中占据主导地位。Devred 等 (2006) 利用 $a_m^*(440) = 0.05$ [$\text{m}^2 (\text{mg} \cdot \text{C})^{-1}$] 作为随机阈值, 区分小细胞 (微微型和超微型浮游植物) 以及大细胞 (小型浮游植物) 占优的群落, 证明在由吸收特性推断得出的粒径结构和仅仅利用色素分析估测的粒径结构之间存在良好的关联。

与种类组成变化相关的 $a_{p,n}^*(\lambda)$ 和 $a_m^*(\lambda)$ 季节性和区域性显著变化得以识别。

4.3.1.2 浮游植物的三种粒径结构

利用吸收和 HPLC 数据的大型数据库, 以及 HPLC 特征色素和粒径结构之间的关系 (Vidussi 等, 2001; Uitz 等, 2006), Uitz 等 (2008) 计算了微微型浮游植物 [$a_p^*(\lambda)$]、超微型浮游植物 [$a_n^*(\lambda)$] 和小型浮游植物 [$a_m^*(\lambda)$] 的特定叶绿素吸收系数, 并针对这些系数与深度有关的辐射变化进行建模, 因此:

$$a_B^*(\lambda) = \frac{1}{C} \sum_{i=1}^3 C_i a_i^*(\lambda) \exp\left(-R_i \frac{z}{Z_p}\right) \quad (4.16)$$

其中 $i = \{\text{微微型浮游植物、超微型浮游植物和小型浮游植物}\}$ 和 R_i 代表斜率, 描述三个粒径等级沿着垂直的 z/Z_p 轴的特定叶绿素吸收因子的变化 (z = 深度, Z_p = 透光层深度)。该模型结合 Uitz 等 (2006) 的丰度模型, 以及附加的特定粒径浮游植物生物学参数 (Uitz 等, 2008), 用来计算区域和全球范围内按粒径划分的初级生产力 (Silió-Calzada 等, 2008; Uitz 等, 2009; 2010; 2012)。

Brewin 等 (2011a) 利用 HPLC 数据以及 Brewin 等 (2010a) 的色素粒径等级模型, 见式 (4.1) 至式 (4.4), 将 Sathyendranath 等 (2001) 和 Devred 等 (2006) 的双组分模型拓展为三组分模型, 即:

$$\begin{aligned} a_B(\lambda) = & a_p^*(\lambda) C_p^m [1 - \exp(-S_p C)] + \\ & a_n^*(\lambda) \{C_{p,n}^m [1 - \exp(-S_{p,n} C)] - C_p^m [1 - \exp(-S_p C)]\} + \\ & a_m^*(\lambda) \{C - C_{p,n}^m [1 - \exp(-S_{p,n} C)]\} \end{aligned} \quad (4.17)$$

其中微微型浮游植物和超微型浮游植物模块被拆分成两个模块, $a_p^*(\lambda)$

和 $a_n^*(\lambda)$ 分别代表微微型浮游植物和超微型浮游植物的特定叶绿素吸收系数, S_p 代表微微型浮游植物叶绿素浓度随着总叶绿素浓度变化而发生变化的速度。式 (4.17) 中的 3 个项表示三种粒径等级在波长 (λ) 所占的吸收比例。

为了解答上述公式, Brewin 等 (2011a) 采用了相关浮游植物吸收和 HPLC 色素数据的数据库 (Werdell 与 Bailey, 2005)。首先利用 Brewin 等 (2010a) 色素模型获得 $C_{p,n}^m$, C_p^m , $S_{p,n}$ 和 S_p 参数, 见式 (4.1) 至式 (4.4), 然后用浮游植物吸收和叶绿素数据以及叶绿素数据拟合式 (4.17), 获得微微型浮游植物 [$a_p^*(\lambda)$]、超微型浮游植物 [$a_n^*(\lambda)$] 和小型浮游植物 [$a_m^*(\lambda)$] 的特定叶绿色吸收系数。他们采用这一模型描绘三种粒径等级在 443 nm 的吸收, 并采用式 (4.17) 结合卫星叶绿素值 (O'Reilly 等, 1998)。

Devred 等 (2011) 通过对 Sathyendranath 等 (2001) 和 Devred 等 (2006) 双组分模型的连续二阶应用, 直接根据吸收的叶绿素数据获得 $a_p^*(\lambda)$ 、 $a_n^*(\lambda)$ 和 $a_m^*(\lambda)$ 。这种方法进而与 Sathyendranath 和 Platt (1997) 的模型整合, 结合拉曼散射 (Sathyendranath 和 Platt, 1998), 利用非线性优化根据遥感反射直接计算三种粒径等级的叶绿素浓度。计算得出的按粒径划分的叶绿素与单独采用 HPLC 色素数据估测的结果匹配良好。

4.3.1.3 基于吸收的光谱方法的比较

图 4.6 显示了根据大量研究得出的微微型浮游植物、超微型浮游植物和小型浮游植物特定叶绿素吸收系数的光谱值。总的来说, 这些因子表现出一定的致性, 在蓝色波段微微型浮游植物与超微型粒径级别相比, 具有较高的特定叶绿素吸收系数, 也高于小型浮游植物粒径等级的特定叶绿素吸收系数。另外, 微微型浮游植物与超微型浮游植物粒径级别相比, 其吸收峰值显著, 而小型浮游植物粒径等级表现出最扁平的光谱波形。

虽然存在着一致性, 经证明它们之间还是存在一些差异, 如图 4.6 所示。很可能的原因是获得这些因子的方法不同。比如, Uitz 等 (2008) 和 Brewin 等 (2011a) 的方法采用的是 HPLC 数据, 而 Ciotti 等 (2002) 利用了过滤的粒径-比例浮游植物吸收数据, Devred 等 (2006; 2011) 采用了浮游植物吸收和叶绿素数据。在每一项研究中使用的数据集也存在着很大的时空差异。特定叶绿素浮游植物吸收系数及其相关的波形不仅受到浮游植物粒径结构的影响, 也受到浮游植物生理状态和生长环境变化的影响 (Johnsen 等, 1994)。某一粒径等级中浮游植物种类的差异也有可能造成各种系数的不同, 如图 4.6 所示。以吸收光谱为基础的方法对各种变化的敏感程度仍有待验证。

为了评估蓝绿反射比 (一般用来根据卫星数据对叶绿素进行经验估测) 对不同粒径级别特定叶绿素浮游植物吸收因子变化的敏感程度, 人们开发了简单的 1 类光学模型 (图 4.7)。在这一模型, 人们将 IOPs 定义为叶绿素的函数:

a_d 和 a_d 根据 Brecaud 等 (2010) 和 Morel (2009) 的方法建模; a_w 取自 Pope 与 Fry (1997); b_{bp} 源自 Huot 等 (2008); a_d 根据 Zhang 和 Hu (2009) 和 Zhang 等 (2009) 的研究估测。浮游植物吸收系数 (a_B) 被评估为特定叶绿素浮游植物吸收系数 (a_B^*) 和叶绿素浓度的乘积。计算得出 a_d 和 a_d 后, 根据 Gordon 等 (1988) 的方法估测多个波长的遥感反射率 (R_s)。进而对每一个粒径等级按照 a_B 的不同值进行多次模拟 (图 4.6), 绘制了每次模拟的最大波段比 ($R_s(443) > R_s(490) > R_s(510) / R_s(555)$), 作为叶绿素的函数 (图 4.7), 采用 O'Reilly 等 (1998) 提出的 OC4v6 经验算法。

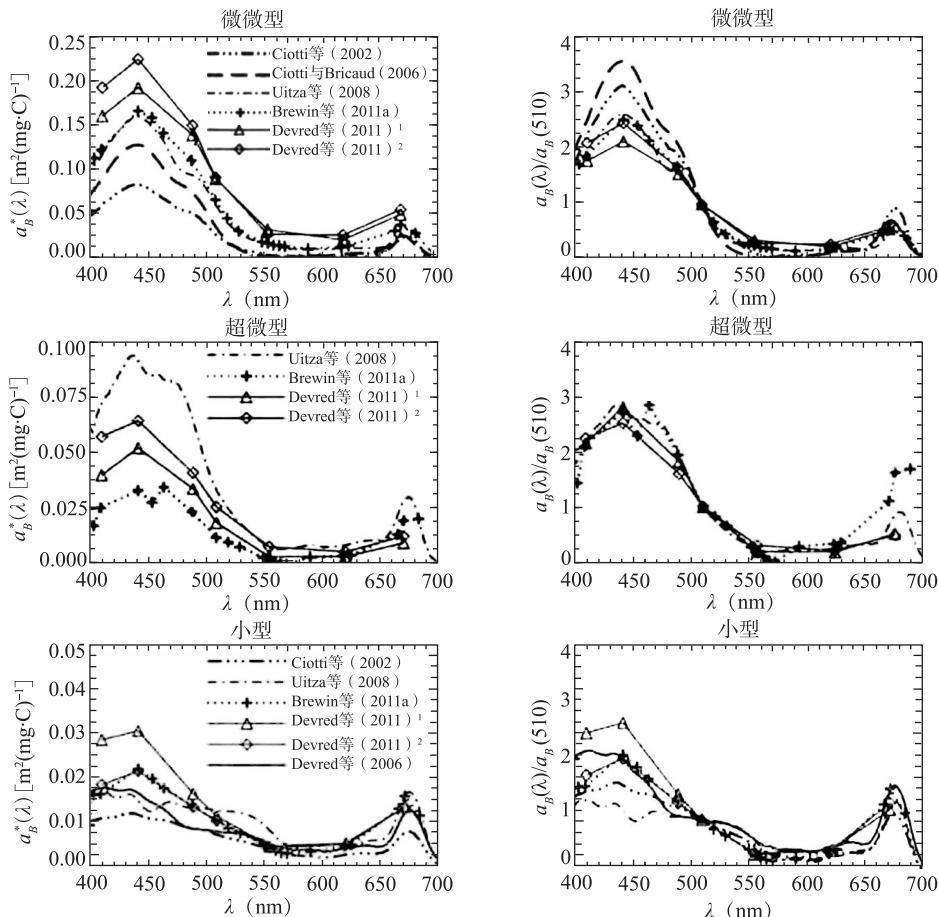


图 4.6 3 种粒径等级的特定叶绿素浮游植物吸收因子和浮游植物吸收因子的光谱波形, 根据某些研究估测得出。对于 Devred 等 (2011) 的研究, 上标 1 指的是利用西北大西洋的数据获得的因子, 上标 2 是根据 NOMAD 数据库获得的数据。对于 Uitz 等 (2008) 的研究, 显示了水表光谱, 式 (4.16) 中的 z/Z_p 设置为 0

与 Dierssen (2010) 思路一致，根据低叶绿素浓度时的蓝-绿高反射比和高叶绿素浓度时的蓝-绿低反射比，获得每次模拟的 OC4v6 算法总体波形。但是，趋势线的振幅和形状随着粒径等级发生改变。叶绿素浓度低时，OC4v6 算法接近微微型浮游植物模拟，但是叶绿素浓度较高时，更接近超微和小型浮游植物的模拟。这些结果强调浮游植物粒径吸收性的信息本就蕴含在 OC4v6 经验算法中 (Dierssen, 2010)。但是，两种建模研究表明 OC4v6 这样的经验算法，在特定 IOP 的值高于平均值时可能会高估水中的叶绿素浓度，反之亦然 (Loisel 等, 2010; Mouw 等, 2012)。比如，图 4.7 所示，叶绿素浓度为 $1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ 时，如果微微型浮游植物群落占据主导地位，高于一般在浓度为 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ 时观测到的平均值 a_B^* (443)，采用 OC4v6 算法将会造成叶绿素估测过高。研究表明具有种类依赖性的算法与标准经验算法相比，对叶绿素的估测效果更佳 (Sathyendranath 等, 2004b; Alvain 等, 2006)。

对于我们研究的案例来说 (图 4.7)，蓝-绿反射比和叶绿素浓度之间的关系对于每个粒径等级均表现出一致性。对于某一给定的叶绿素浓度，微微型浮游植物的蓝-绿反射比通常低于超微型浮游植物，也低于小型浮游植物粒径等级，不论采用的值是来自 Ciotti 和 Bricaud (2006)，亦或是 Uitz 等 (2008)，或者 Brewin (2011a) 或 Devred 等 (2011)。

4.3.2 后向散射方法

后向散射法与吸收为基础的方法不同，因为后向散射法给出的是整个颗粒池的粒径估测，而不单单是浮游植物。要在整个颗粒池的粒径结构和浮游植物的粒径结构之间建立关系，就要假设要么是海洋颗粒集合体是占优的生物聚集，要么是在浮游植物粒径分布和非藻类微粒子粒径分布之间存在某种自然的相关性。

基于光谱的方法，即利用颗粒散射因数 (b_{bp}) 获得粒径结构信息，一般依赖于一种假设，即小颗粒对较短的波长具有增强的后向散射，而大颗粒一般具有较扁平的后向散射光谱。Morel (1973) 根据理论计算，提出散射的光谱对颗粒粒径分布 (PSD) 的形状敏感。Reynolds 等 (2001) 利用现场数据，观测到 b_{bp} 的光谱表现为幂函数，指数 γ 随着小粒径颗粒对总颗粒集合体相对分布的增加而增加 (另请参阅 Ulloa 等, 1994)。这种关系可以式 (4.18) 表示，其中 λ_0 是参考波长。

$$b_{bp}(\lambda) = b_{bp}(\lambda_0) \left(\frac{\lambda}{\lambda_0} \right)^{-\gamma} \quad (4.18)$$

Ulloa 等 (1994) 和 Wozniak 与 Stramski (2004) 利用 Mie 散射计算方法发现，随着 PSD 斜率的增加， $b_{bp}(\lambda)$ 的光谱斜率也增加。因此， γ 可提供总

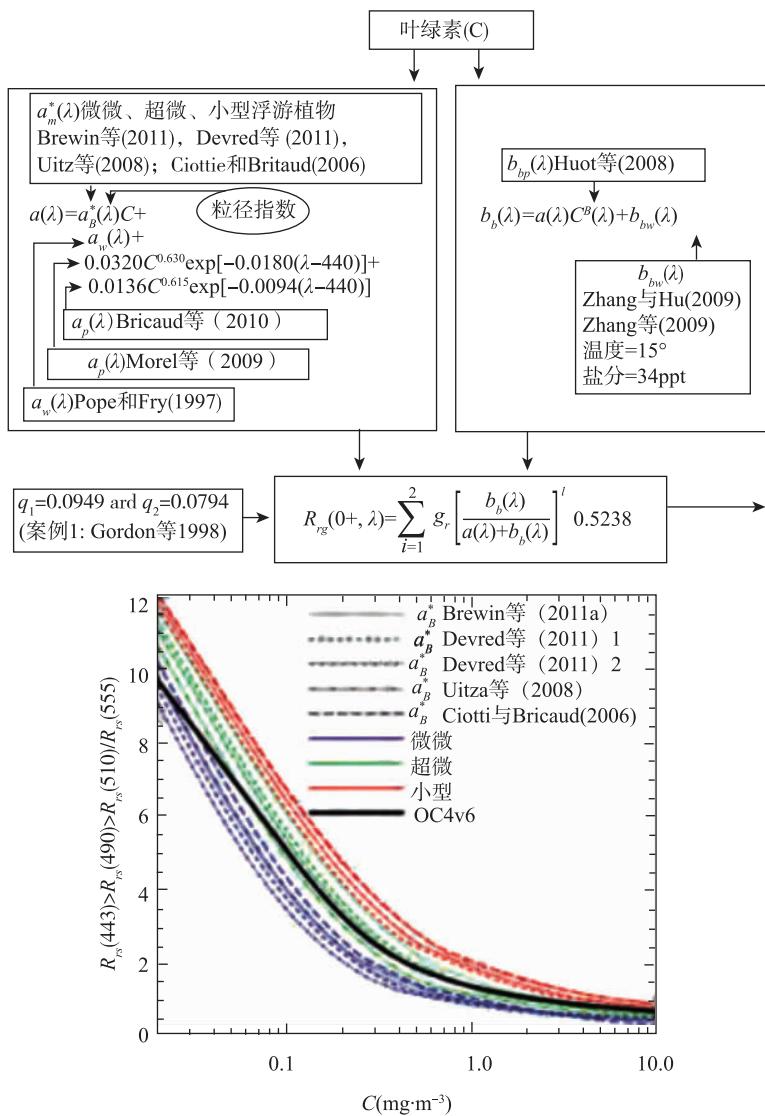


图 4.7 根据图 4.6 所示的大量研究得出的 3 种浮游植物粒径等级特定叶绿素浮游植物吸收因子的不同导致的蓝-绿反射比的预期变化

微粒子集合中小粒径和较大粒径微粒子的比例指数，也可提供 PSD 斜率，较高的值表明 PSD 的斜率较大，反之亦然。

Loisel 等 (2006) 应用了一种反向光学模型 (Loisel 和 Stramski, 2000; Loisel 和 Poteau, 2006) 获得三个波长的颗粒散射系数 (b_{bp})。获得三个波长的 b_{bp} 之后，Loisel 等 (2006) 采用 Loisel 和 Poteau (2006) 模型计算 γ 值作

为 $\lg [b_{bp}(\lambda)]$ 和 $\lg [\gamma(\lambda)]$ 线性回归的斜率。将该模型应用于卫星图像证明了 γ 值从贫营养到富营养体系的普遍增加，较小的浮游植物占优的贫营养水体中 γ 值较高 (>2)，而较大的浮游植物占优的营养相对丰富的水体中值较低 (约等于 0)。这一结果与预计相符，即较小的微粒子在较短的波段具有增强的反向散射，而且较大颗粒后向散射的光谱波形相对扁平。叶绿素和 γ 之间的倒置校正被标出，但是存在较大的时间和空间变化。

KDostadinov 等 (2009) 假设 PSD 可以由 log 空间的线性函数近似得出 (传统的幂次定律或者 Junge-类型分布)，参数包括 ξ 、斜率和 N_0 及给定参考直径 D_0 的微粒子数量浓度，公式如下：

$$N(D) = N_0 \left(\frac{D}{D_0} \right)^{-\xi} \quad (4.19)$$

其中， $N(D)$ 是由面元宽归一化的单位体积海水中颗粒的数量， D 是颗粒直径。在采用 Mie 的理论进行模拟的基础上，生成 γ 和 ξ 及 $\lg(b_{bp}(440)/N_0)$ 的对应值的对照表。利用卫星遥感反射，采用 Loisel 和 Poteau (2006) 的模型在逐一像素的基础上计算 γ 和 $b_{bp}(440)$ 。然后根据 LUT 估算 ξ 和 N_0 的对应值。接着用 ξ 和 N_0 估测颗粒数量，微微型、超微型和小型粒径颗粒的体积浓度，在特定粒径直径限值内结合式 (4.19)。图 4.8 为 Kostadinov 等 (2009) 的方法图解。

Kostadinov 等 (2009) 对其方法中的假设和不确定性给出了详细描述，并强调不确定性最高可能是产量非常高的区域。另外，在提取颗粒粒径结构的信息时，需要做出假设，即生物体积的相对比例在所有粒径等级中大致不变。Kostadinov 等 (2009) 的方法采用 HPLC 数据进行验证 (Kostadinov 等, 2010)，表明以色素为基础的微微型、超微型和小型浮游植物大致符合根据后向散射获得的微微型、超微型和小型微粒子。这种方法已经应用到为期 10 年的卫星测量数据中，调查浮游植物粒径结构的季节性和年际变异 (Kostadinov 等, 2010)。结果表明，叶绿素对数变化和的空间模式表现出显著的负相关 (水深超过 200 m, $\gamma = -0.88$)，和颗粒粒径级别的趋势，及其与厄尔尼诺南方涛动的关系，可能与其对叶绿素的作用方式不同，对于在海洋生态系统特点的应用来说，更加需要捕捉除了叶绿素之外的更多信息。

Hirata 等 (2008b) 利用来自南非本格拉 (东部边界流) 的数据，开发了一种获取 ξ 的模型，然后将其与占优浮游植物粒径级别建立关联。利用 Lorenz-Mie 光线散射的理论，两个波长 (λ_1 和 λ_2) 的比值 b_{bp} 与 ξ 和 γ 相关，假设：

$$\frac{b_{bp}(\lambda_1)}{b_{bp}(\lambda_2)} = \left(\frac{\lambda_1}{\lambda_2} \right)^{-\xi+3} = \left(\frac{\lambda_1}{\lambda_2} \right)^{-\gamma} \quad (4.20)$$

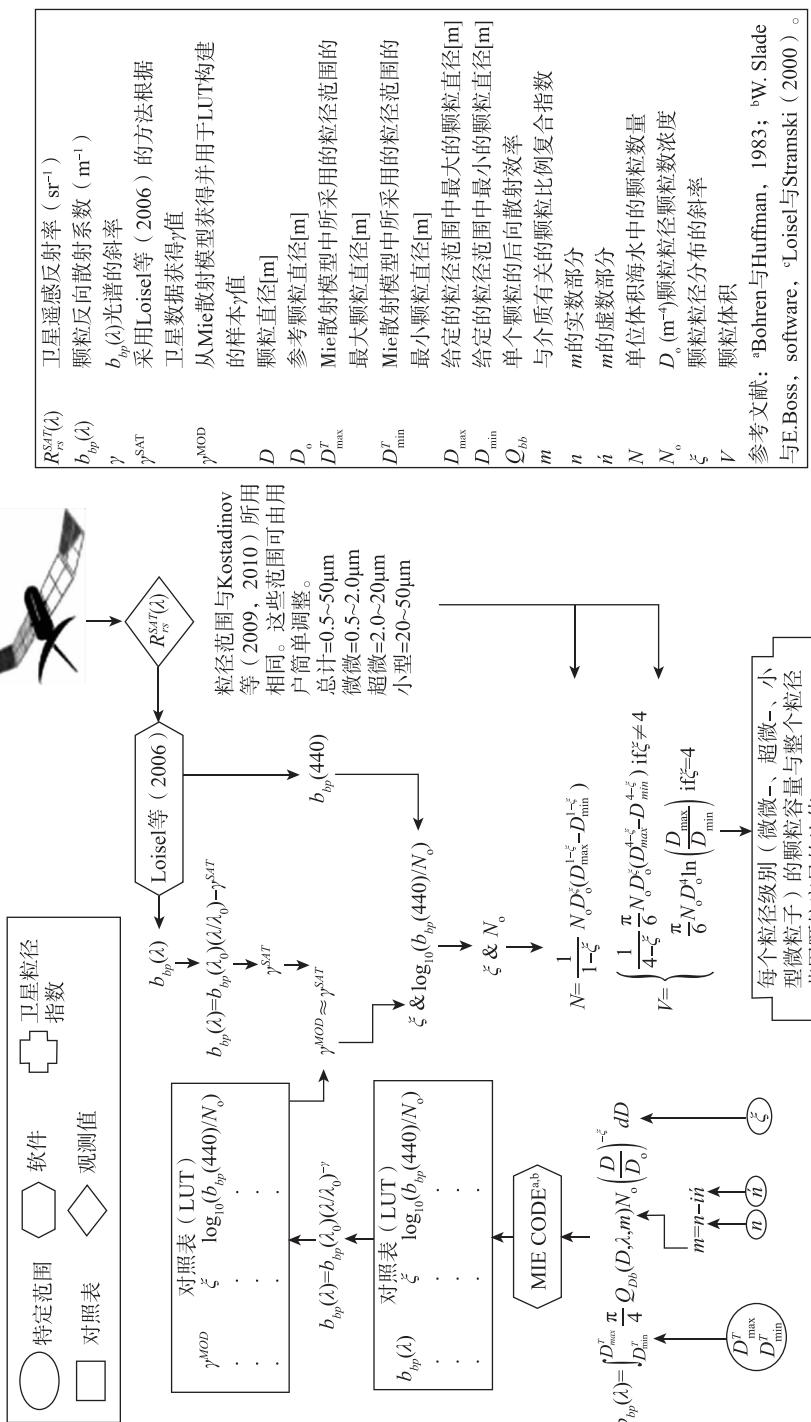


图 4.8 Kostadinov 等(2009)的方法应用于卫星数据图解

其中 $\gamma = \xi - 3$ (Morel, 1973)。式 (4.20) 表明两个波长的 $b_{bp}(\lambda)$ 的相对光谱变化需要估测 ξ 值, 而不是 $b_{bp}(\lambda)$ 的绝对级数。Lorenz-Mie 方法也强调 γ 和 ξ 的直接关系。但是, 完整的 Mie 计算方法表明这种简单的关系中存在偏差, 尤其是对于 ξ 的值偏小时 (参见 Kostadinov 等, 2009)。Hirata 等 (2008b) 采用现场数据表明根据 $\gamma = 0.562 \gamma_t - 0.220$, γ_t (b_b 的光谱依赖, 不是 b_{bp}) 可能与 γ 相关。 ξ 的测算公式为:

$$\xi = 0.562 \gamma_t + 2.780 \quad (4.21)$$

Hirata 等 (2008b) 也利用了海洋水色反射比和 γ_t 之间的关系。海洋水色反射可以表达为:

$$R_{rs}(\lambda) = tF(\lambda) \frac{b_b(\lambda)}{a(\lambda)} \quad (4.22)$$

其中, t 和 $F(\lambda)$ 分别是大气-海洋交互面和双向反射功能之间的透射函数。如果 t 没有较强的波长依赖 (Austin, 1974), 海洋水色反射比可以表达为:

$$\frac{R_{rs}(\lambda_1)}{R_{rs}(\lambda_2)} = \delta(\lambda_1, \lambda_2) \frac{b_b(\lambda_1)}{b_b(\lambda_2)} = \delta(\lambda_1, \lambda_2) \left(\frac{\lambda_1}{\lambda_2} \right)^{-\gamma_t} \quad (4.23)$$

其中, $\delta(\lambda_1, \lambda_2)$ 等于 $[F(\lambda_1)a(\lambda_2)]/[F(\lambda_2)a(\lambda_1)]$ 。对于波长对, $\lambda_1 = 490\text{nm}$, $\lambda_2 = 555\text{nm}$, Hirata 等 (2008b) 发现 $\delta(\lambda_1, \lambda_2)^{-1}$ 平均值为 1.003, 而标准偏差为 0.291, 基于现场数据的分析 (NOMAD 版本 2.0), 式 (4.21) 变换为式 (4.23) [假定 $\delta(\lambda_1, \lambda_2)$ 不变], 则:

$$\xi = A_1 \cdot \lg \left[\frac{R_{rs}(\lambda_1)}{R_{rs}(\lambda_2)} \right] + A_0 \quad (4.24)$$

其中, A_1 和 A_0 是根据经验确定的因子。式 (4.24) 表明 ξ 可以从简单的海洋水色比例中获得。利用式 (4.24) 获得的与根据简单的海洋水色比例估测的叶绿素高度相关 (O'Reilly 等, 1998)。Hirata 等 (2008b) 表明采用卫星, 本格拉的研究区域 $A_0 = 2.5311$, $A_1 = 1.4480$ 。进而利用从现场数据 (小型浮游植物 $\xi < 2.38$, 超微型浮游植物 $\xi > 2.38$ 且 $\xi < 3.53$, 微微型浮游植物 $\xi > 3.53$) 中获得的阈值识别占优的浮游植物粒径等级。

图 4.9 是利用 2005 年 12 月 SeaWiFS 数据研究本格拉上升流系统。图 4.9 (a) 为 ξ 图, 图 4.9 (b) 为利用 Hirata 等 (2008b) 后向散射方法估测的占优浮游植物粒径等, 图 4.9 (c) 为 Hirata 等 (2008a) 的吸收方法结果显然后向散射法和吸收法得出的占优浮游植物粒径级别匹配良好。

基于后向散射的光谱方法的比较

基于 Loisel 等 (2006) 和 Kostadinov 等 (2009) 的反射的光谱方法与 Hirata 等 (2008b) 的概念框架不同。Loisel 等 (2006) 利用反向模型估测 γ , 并将其定量地与海洋中的小型和大型颗粒关联。Kostadinov 等 (2009) 的方法

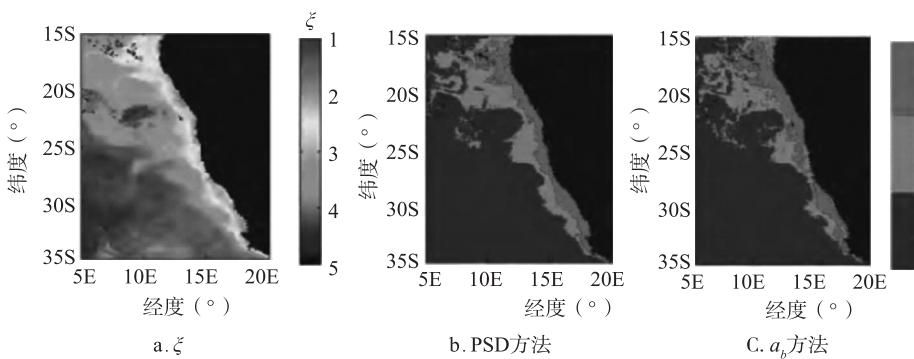


图 4.9 SeaWiFS 获得的 2005 年 12 月变量

[a. Jung 参数 ξ , b. 根据 Hirata 等 (2008b) 利用后向散射获得的浮游植物粒径结构, c. 根据 Hirata 等 (2008a) 利用吸收法 (a_B) 获得的浮游植物粒径。 ξ 值较高 (约等于 5) 表示较小微粒子的丰度, (趋近于 1) 表明较大的微粒子]

建立在 Loisel 等 (2006) 的基础上, 并利用 Mie 理论, 将与颗粒粒径分布 (PSD) 定量地相关, 如给定参考直径下 (D_o) 的斜率 (ξ) 和颗粒数量浓度 (N_o), 从而计算颗粒 3 个粒径等级的体积浓度。或者, Hirata 等 (2008b) 将 PSD 的斜率 (ξ) 与简单的蓝-绿海洋水色波段比经验相关。尽管存在这些差异, 这 3 种方法都将颗粒粒径结构的变化与 b_{bp} (λ) (γ) 光谱斜率的变化相关, 并假设小型颗粒占优的颗粒群落具有相对较高的 γ 和 ξ 值, 相反, 颗粒群落中大型颗粒占主导时, 具有相对较低的 γ 和 ξ 值。

为了评估蓝-绿反射比对小型和大型颗粒的 γ 值差异的敏感程度, 人们开发了 1 类光学模型 (图 4.10), 与图 4.7 相似。在这一模型中, 人们将 IOPs 定义为叶绿素的函数: a_d 和 a_g 根据 Brecaud 等 (2010) 和 Morel (2009) 的方法建模; a_B 根据 Brecaud 等 (1995) 设定为叶绿素的幂函数; a_w 取自 Pope 和 Fry (1997); b_{bp} 源自 Huot 等 (2008); b_n 根据 Zhang 和 Hu (2009)、Zhang 等 (2009) 的研究估测。利用不同的 γ 值, 将 b_{bp} 的光谱波形引入小细胞群落占优的环境 (γ 约等于 2) 和大细胞群落占优的环境 (γ 约等于 -1)。计算得出 a 和 b_b 后, 根据 Gordon 等 (1988) 的方法估测多个波长的遥感反射 (R_s), 从而计算不同的 γ 值。然后绘制每次模拟的最大波段比 $R_{s(443)} > R_{s(490)} > R_{s(510)} / R_{s(555)}$, 作为叶绿素的函数 (图 4.10), 采用经验 OC4v6 算法 (O'Reilly 等, 1998) 叠加。

与图 4.7 一致, 提取 OC4v6 算法的一般波形用于模拟 (图 4.10)。但是, 趋势线的位置根据所选定的 γ 值发生变化。叶绿素浓度较低时, OC4v6 算法更接近于小细胞占优的环境的模型结果 (γ 约等于 2), 而叶绿素浓度较高时,

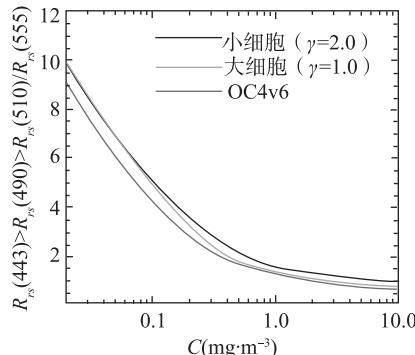
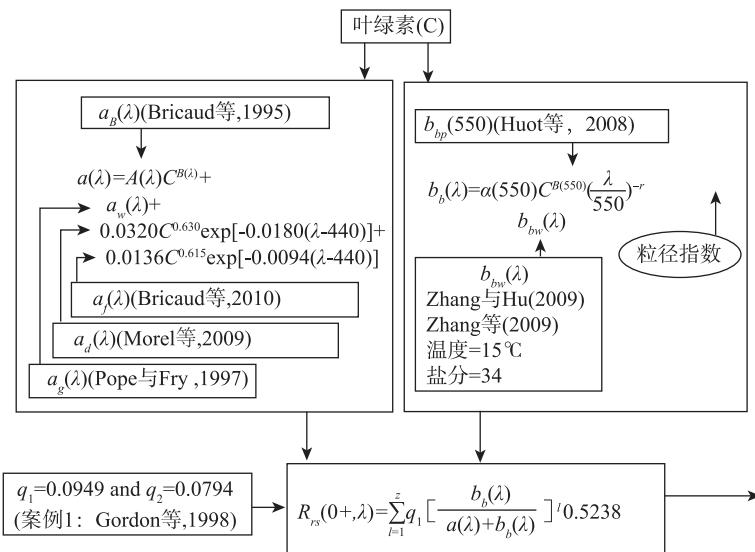


图 4.10 小型和大型颗粒常见 γ 值引起的蓝-绿反射比的预期变化示例

OC4v6 算法更接近于大细胞占优的环境的模型结果 (γ 约等于 -1)，表明粒径等级的方向散射特性内置于 OC4v6 经验算法中。

4.4 讨论

4.4.1 以光谱为基础的方法：吸收还是后向散射？

本章阐述的光谱模型以光谱特性为基础，或者是浮游植物吸收因子，或者是颗粒后向散射因子。不论使用哪一种，都具有其优点和缺点。

利用浮游植物吸收因子的光谱特性，与采用颗粒后向散射因子相比，其优

势是它仅与浮游植物有关，而颗粒后向散射因子不但受到浮游植物的影响，更会受到所有颗粒（不管是有机的还是无机的）的影响。虽然有些研究试图采用散射理论（Stramski 和 Keifer, 1991）来区分模块的影响，但是目前尚无利用卫星数据可行的方法。有一些研究认为浮游植物仅占颗粒后向散射的一小部分，因为它们相对于可见光的波长偏大，而且其折射指数与海水类似（Stramski 和 Keifer, 1991）。但是根据理论性和实验性的研究，大量的证据表明，按粒径划分的浮游植物颗粒在后向散射中所占的比例可能比之前预测的要多（Bohren 和 Singham, 1991；Bricaud 等, 1992；Kitchen 和 Zaneveld, 1992；Vaillancourt 等, 2004；Clavano 等, 2007；Bernard 等 2009；Dall'Olmo 等, 2009；Whitmire 等, 2010；Martinez-Vicente 等, 2012）。

另一方面，浮游植物吸收因子的波形受到光照和营养驱动的细胞内色素浓度的变化的影响，而颗粒散射因子对于浮游植物的生理变化相对不敏感。将生物光学模型应用于楚克奇和白令海陆架区域，Fujiwara 等（2011）结合浮游植物吸收因子的波形和颗粒后向散射因子的波形信息，输入多线性回归中确定北极洋中小细胞和大细胞浮游植物的比例。他们发现采用两种信息时模型的效果得到了提高。

4.4.2 以丰量为基础和以光谱为基础的方法的优缺点

正如图 4.7 和图 4.10 所强调的，联系叶绿素浓度和蓝-绿反射比的经验关系，暗含着浮游植物的粒径结构信息。丰度方法显示了这种关系的本质。这些方法很容易实施，它基于粒径结构和浮游植物丰度之间的现场校正，在给定的像素下，为揭示浮游植物的预测粒径结构给出了简单的方法。Hirata 等（2008b）的模型也可以归类为以丰度为基础，因为它采用蓝-绿反射比估测颗粒粒径分布的系列，这与粒径机构经验相关。丰度方法已经用于初级生产力模型，利用卫星数据估测按照粒径划分的初级生产力的全貌（Silio-Calzada 等, 2008；Uitz 等, 2008；2009；2010；2012；Hirata 等, 2009；Brewin 等, 2010b）。

丰度法的缺点是这种方法是探测浮游植物粒径结构的间接方法。它依赖于随着丰度的改变，观测到的粒径结构改变模式。这些方法不能区分具有相同丰度的不同类型浮游植物的水华。整个粒径等级内浮游植物的光学特性随着温度、营养和光照发生的变化可能会带来其他分类错误。另外，因为丰度法依赖于粒径结构和丰度之间所观测到的关系，而且这些关系可能会受到外部变化的制约（如气候变化），所以丰度方法不太适合长期分析，因为这需要持续对现场观测结果进行重新校准。

与丰度法相比，光谱法更加直接，因为光谱法依赖于观测独特的光学信

号。因此光谱法更适合长期分析。跟丰度法不同，光谱法也能探测粒径结构不依赖于浮游植物浓度的变化。

光谱法的缺点是其依赖的光学信号可能很小，而且容易受到干扰（Garver 等，1994）。准确地利用各种浮游植物粒径等级的光谱特性对其进行识别和区分并非总能取得成功。光谱法在我们试图采用相似的光学信号区分不同的浮游植物粒径等级时，也会出现问题。另外，跟丰度法一样，不同粒径等级的浮游植物的光学特性随着温度、营养和光照的变化而变化，也可能产生吸收法所带来的其他分类错误。

丰度法和光谱法的初步对比表明它们可能具有相似的精确度（Brewin 等，2011）。但是，对比的流程和数据的来源中（现场的和卫星来源）存在的不确定性表明，现场观测需要改善资料的可获得性从而得出更加明确的结论。持续的国际比对尚在进行中（Hirata 等，2012）。

图 4.11 为本章所讨论的用于浮游植物粒径等級探测的各种模型的层次分类。这些模型从上到下逐渐复杂和完整。在未来国际比对之前（Hirata 等，2012），但是目前没有足够证据表明其中哪一种方法的效果最佳。这些模型很可能在相反的条件和环境中会有不同的表现，因此需要针对具体应用或者特定区域调整模型。选择模型时，不管是丰度法还是光谱法（利用吸收或者后向散射方法），很大程度上取决于所要解决的科学问题。

4.4.3 新方法以及今后可能会出现的方法

本章中，探测浮游植物粒径结构的方法划分为丰度法和频谱法。这种划分并不详尽。人们已将先进的统计方法应用于光学数据，提取浮游植物的其他信息，如粒径结构。这些方法包括自组织映射、多层感知器和神经-网络（Chazottes 等，2006；2007；Bricaud 等，2007）。

Raitos 等（2008）结合生物-光学和其他信息（如叶绿素浓度、离水辐射、海表温度、光合有效辐射、风应力、地理和时间位置），作为神经-网络的输入信息，描绘硅藻、甲藻、硅鞭藻和颗石藻的分布。浮游植物类型被分为多个粒径等级，并被包含到生成合理结果的粒径-等级对比中（Brewin 等，2011b）。Barnes 等（2011）利用遥感海表温度信息和叶绿素浓度作为经验模型的输入信息，估测浮游植物群落与其粒径结构相关的信息，比如浮游植物细胞质量中值和粒径光谱的斜率和截距。

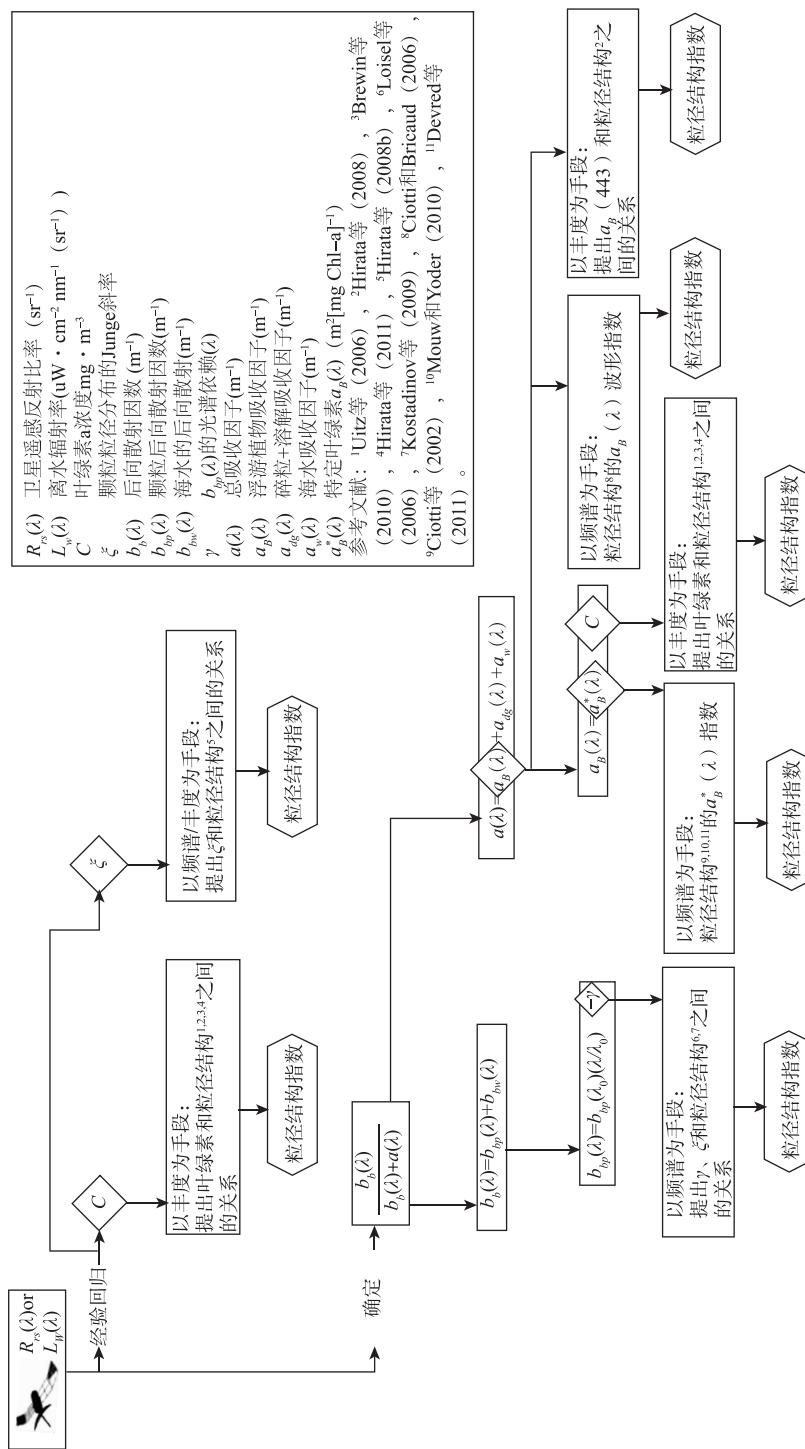


图 4.11 用于检测浮游植物粒径等级的各种模型的层次分类
随着我们从流程图的上层移向下层,这些模型日益复杂并逐渐完善

Pan 等 (2010b) 依据美国东北海岸重要浮游植物色素浓度（如墨角藻黄素和玉米黄素）的近似反射比开发了经验算法。采用这些经验算法，并结合 CHEMTAX 分析，可以利用卫星观测数据描绘各种浮游植物群落的分布 (Pan 等, 2010a)。这种方法可以应用到 HPLC 粒径等级划分的方法中，利用卫星观测数据描绘粒径等级的分布。Roy 等 (2010) 开发了一种方法，利用单位叶绿素浓度浮游植物细胞的活体吸收因子，分析获得该浮游植物群落的平均粒径。他们的模型在给定的 676 nm 浮游植物吸收因子和叶绿素浓度下，精选样本的平均细胞粒径。这种方法应用简单，它作为一种现场测量的操作性工具，可应用于海洋水色的遥感。

大多数理论模型中符合我们对粒径对于固有光学特性影响的认识，这些模型建立在海洋中的悬浮颗粒（包括浮游植物）可以建模为同类结构的假设的基础上，但是 Kitchen 和 Zaneveld (1992) 对这些理论模型进行了改进。比如，Bernard 等 (2007; 2009) 利用二层结构几何学研究了藻类细胞的光学特性。双层模型被用来检验不同的细胞几何学、叶绿素体积以及光学效率因素反射的复合指数的作用。这种方法进而利用同等的粒径分布模型拓展到多向分散群落，演示占优的细胞粒径和功能类型发生改变时，浮游植物集合体的模拟内在光学特性的变化。该研究表明综合利用同等粒径分布和几何结构可以在单个颗粒光学特性、粒径结构和特定集合体 IOPS 之间建立一种量化的公式，并可能应用于海洋水色。

目前，采用海洋水色数据获取浮游植物或者微粒子粒径结构信息所面临的问题是，相对于需要检索的模型参数数量，用来解决该问题的可用波长数量不足。高光谱遥感的开发有望极大地缓解这一问题。高光谱遥感可以让我们监测浮游植物的其他光谱特性，而这些特性是无法借助当前多光谱传感器区分的。Lubac 等 (2008) 利用现场高光谱和多光谱数据、他们发现通过利用高光谱数据分析 R_s 的二次导数——经发现其与棕囊藻及其相对生物量密切相关，不需要 CDOM 浓度的额外信息，因为二次导数不会受到 CDOM 相关的特有指数函数的影响。

4.5 总结

本章中展示了用来探测浮游植物粒径结构的很多方法。这些方法可以分为：丰度法，依赖于浮游植物丰度及其粒径结构之间所观测到的关系；光谱法，利用浮游植物或者总颗粒以粒径为函数发生改变的光学特性。

丰度法分为依赖于离散营养级的方法，和根据连续的丰度测量结果估测的浮游植物粒径结构。除了存在概念上的差异，丰度法还从本质上假设粒径结构

随着叶绿素的变化而改变（或者可能是其他的丰度表现方式，比如特定波长下总浮游植物吸收因子），大细胞在高浓度中占优，而小细胞在低浓度中占优。各种丰度方法之间的差异可以部分地解释为源自模型中的差异和用于模型参数化的现场数据的差异。

光谱方法可以划分为采用浮游植物吸收系数或者颗粒后向散射系数的独特光学信号的方法。人们提出采用吸收光谱法探测两个和三个粒径等级，虽然存在概念上的差异，本质上都是依赖于一种假设，即与较大的浮游植物相比，较小的细胞在蓝色波长的特定叶绿素吸收系数较高，并且具有更加明显的峰值。后向散射光谱法通常依赖于另一种假设，即较小的细胞在蓝波中具有增强的后向散射，而较大的细胞则表现出相对扁平的后向散射光谱。

本章阐述了丰度法和光谱法的相似点和区别，以及每一种方法的优点和缺点。划分为丰度法和光谱法绝非明确，我们继而重点介绍了一些新的方法，这些方法可能会随着高光谱卫星数据的发展而走向成熟。

第5章 多种浮游植物类型的遥感算法

Shubha Sathyendranath, Severine Alvain, Astrid Bracher, Takafumi Hirata, Samantha Lavender, Dionysios Raitsos and Collin Roesler

5.1 简介

本章旨在介绍用于利用卫星数据探测和描绘多种类型浮游植物的算法。本章所描述的多种方法，从技术的视角以及产品的特性来看互不相同。

其中之一是基于水体中占优的浮游植物类型发生变化时，反射光谱异常的变化。而其他的方法则是利用浮游植物类型的不同吸收光谱。这种方法利用高光谱卫星数据，其新颖之处在于其处理卫星接收到的总信号，不实施大气校正算法从而先提取出海洋信号。展示基于人工神经网络的方法，这些方法利用多个卫星的数据，包括海洋水色传感器和以环境喜好为基础的浮游植物类型图。丰度方法也可以用来描绘多种浮游植物类型，根据从海洋水色数据中提取的丰度结果推断浮游植物类型。人们也提出了一些算法，是基于代表不同浮游植物类型的独特内在光学性质的遥感反射率的正向建模，根据观测到的反射光谱，结合统计学反演法识别成分类型的分布。

在所有这些算法中，丰度方法和环境法可以被归纳为间接方法，即推断浮游植物类型的分布，而不是根据任何遥感信号直接探测，将某种浮游植物类型与其他物质区分开来。根据这一标准，其他的方法可以看作是直接的方法。

这些算法中，有一些是用来识别占优的浮游植物类型，而其他的则能够得出多种类型的相对贡献。有一些算法以色素浓度为基础测量浮游植物群落的丰度，而其他算法则是以细胞计量为基础。

5.2 基于光谱算法的统计学方法

正如本报告第1章和其他篇幅中提到的，海洋中的各种浮游植物具有不同的类型和辅助色素比例，这就造成吸收光谱存在细微的差别。另外，因为浮游植物的细胞粒径和折射率通常存在区别，影响着它们的吸收和后向散射效率。所有这些导致反射光谱调整的变化视具体类型的不同而存在差异。如果存在这种差异，遥感反射率(R_s)光谱的异常现象可能以一种系统的方式与占优的浮游植物类型相关，异常光谱中的特性就直接与浮游植物类型相关。这些信息就可以作为识别这些浮游植物类型的遥感算法的基础。采用 Alvain 等(2005; 2008)的工作说明这种方法，缩写为 PHYSAT(见 <http://log.univ-littoral.fr/Physat>; IDDN.FR.001.330003.000.S.P.2012.000.30300)。

因为这种方法是基于 R_s 发生异常的群落结构的信息的直接经验比对，所以结合详尽的现场数据集尤其重要，这样的数据集代表该方法应用的所有可能情形。

5.2.1 建立全球现场数据库进行卫星配对

第一步是要收集相关的现场测量数据，这种数据必须具有足够丰富的生物学信息，能够指明优势种，数据量必须足够庞大从而可以采用统计学方法，利用卫星在相同的时间和地点观测到的海洋水色测量数据。样本应该代表广泛的气候条件和地理位置。对于PHYSAT来说，必需的数据首次通过一个经济航线通过采样获得：一家德国船运公司同意安排一名海洋地理学家搭载其所属船队中的一艘船——*Contship London*，在其从法国勒阿弗尔至新加勒多尼亞的努美阿之间的每条航线上收集海水样本。这就是GeP&CO项目的起源（地球化学，浮游植物和海洋水色；Dandonneau等，2004）。这条漫长的航线遇到了世界大洋中会遇到的大多数环境（不包括极地和次极地区域），包括春季发生浮游植物藻华的北大西洋、北美东海岸、加勒比海和巴拿马湾、富含营养但是不含铁元素的赤道太平洋、浮游植物稀少的南太平洋环流以及新西兰和塔斯曼海附近的温带水域。

大约20种色素的常规测量使得具有已知色素标记的大多数浮游植物群组得以识别。GeP&CO包含12项活动，从1999年11月至2002年8月每期一个活动（见 <http://www.lodyc.jussieu.fr/gepco/>）。这一数据库用来建立PHYSAT的第一版本(2005; 2008)。几年来实行了新的校准和验证，采用现场补充测量数据，其中一部分从南半球海洋获得(MOMAD数据集 <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>，ICOTA and OISO活动，参见Alvain等，2012)。

但是，因为需要非常晴朗的天空条件，仅有 12% 的现场测量可以与卫星测量数据匹配并相关。这也突出了现场收集数据的必要性，只要有可能，尽量覆盖巨大的空间和季节领域。这一点对于开发一种适合的匹配数据库来说很重要，它需要保证比如 PHYSAT 之类的遥感算法的验证具有良好的校正能力。

5.2.2 去除叶绿素浓度的影响

当有足够的现场信息，就可以将其用于经验模型，用于识别同步遥感测量获得的独特特征。但是，对于研究浮游植物群落结构对 R_n 的影响时，有一点很重要，就是这些影响可以与浮游植物丰度变化（以叶绿素浓度为指标）引起的影响区分开来。

算法开发的第一步是要根据卫星观测数据建立海洋反射率 (R_n) 平均光谱的统计学模型 (Alvain 等, 2005)，将其作为参考与个体反射光谱比对。采用大量与一系列叶绿素浓度相关的反射率数据，将平均光谱生成为叶绿素 a 浓度的函数，然后将其放置于 $0.04 \sim 4 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ 的叶绿素区间（见 Alvain 等, 2005 中的图 1，了解 SeaWiFS 参考集。其他传感器的 LUT 可登陆 PHYSAT 网页 <http://log.univ-littoral.fr/Alvain>, 195）。要注意平均信号必须针对所有卫星传感器执行运算，从而反映特定传感器的 R_n 信号差别，上述匹配数据集的参考集必须独立生成。光谱集用作对比观测结果的参考集。

接下来，匹配数据集中的每个 R_n 光谱与对应叶绿素浓度的参考光谱配对。然后，利用配对参考集中的对应值，对匹配数据集中每个波长的反射值进行归一化，识别光谱分辨辐射异常， R_a 。

因为用来归一化观测结果的反射光谱随着叶绿素浓度的变化而改变，所以要采用一致的叶绿素算法建立参考光谱并估测匹配数据集中的叶绿素浓度，这一点很重要。比如：SeaWiFS 参考光谱不能用来归一化 MODIS 反射光谱，因为用于两种传感器数据标准处理的叶绿素算法并不相同。不过要注意反射率的异常不依赖于归一化的叶绿素浓度，因此不应该依赖于生物-光学算法。

5.2.3 反射率异常与浮游植物类型

反射率异常与匹配数据集中色素的对比揭示了与浮游植物类型变化对应的异常的系统差异（图 5.1）。

- ❖ 最低光谱负异常与 19'-己酰基氧化岩藻黄素的丰度浓度有关，该色素见于定鞭金藻（被认为是超微真核生物）。
- ❖ 仅存在于原绿球藻属植物中的二乙烯基-叶绿素 a 相对丰富的水体，其异常 (R_a) 略小于 1。
- ❖ 具有轻微负异常的观测结果，玉米黄素与二乙烯基-叶绿素 a 的比值较

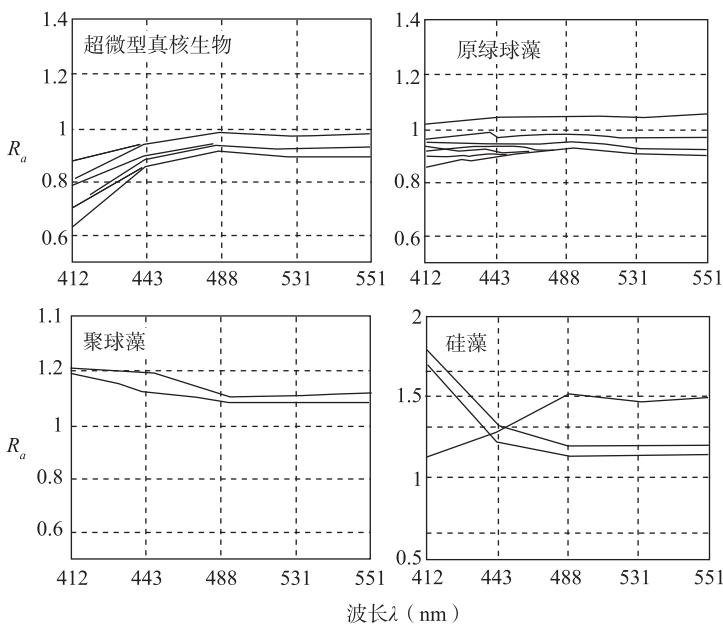


图 5.1 MODIS-Aqua 反射率光谱的异常, 用来识别 4 种浮游植物类型 (见 Ben Mustapha 等, 2013)

(类型识别结果基于自组织绘图。如果来自某一像素的光谱异常处于由特定浮游植物类型异常光谱平均值界定的范围正负一个标准偏差, 那么这个像素就被指定为这一特定的浮游植物类型)

高。因此, 跟有限的二乙烯基-叶绿素 a 与总叶绿素 a 的比值相关的玉米黄素与总叶绿素 a 比值较高可以用来识别聚球藻占优的样本。

❖ 最后, 具有最高光谱负异常 (R_a 远大于 1.2) 见于具有极高墨角藻黄素含量的观测结果, 该色素是硅藻的特征色素。要注意其中的一些特例 (如硅藻), 异常光谱波形除了浮游植物类型变化时会显示之外, 如果级数发生变化也会出现。

这些结果表明可以通过遥感识别占优的浮游植物功能类型, 只要有足够的现场数据对多种叶绿素 a 浓度的 R_a 形状和幅度进行特征描述 (Alvain 等, 2005)。近年来通过采用自组织绘图 (SOM) 已经提高了描述各种浮游植物 R_a 光谱特征的能力 (Kohonen, 1984)。与以往相比, 这让我们可以采用较大比例的现场数据集并识别更加广泛的 R_a 光谱。这种改进的方法 (Ben Mustapha 等, 2013) 使得像素识别的数量比 Alvain 等 (2005) 发布的初步方法增加了一倍 (2005)。

5.2.4 方法实现

因为这种方法的实施需要卫星数据（海洋反射光谱和叶绿素浓度），所以它可用于任何海洋水色卫星获得的数据。已经建立了数据处理链来识别给定像素下的占优浮游植物群组，并描绘这些群组的全球分布。

第一步是要去除气溶胶光学厚度大于 0.15 或者叶绿素浓度超过 $0.04 \sim 4 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ 这一范围的所有像素。对于剩下的每个有效像素，应用归一化获得 MODIS 或者 SeaWiFS 选定的 5 个波长 ($400 \sim 600 \text{ nm}$) 下，给定叶绿素 a 和 R_a 的光谱异常。然后将异常光谱与 4 个浮游植物类型 R_a 光谱的平均值进行比对，见图 5.1。如果样本 R_a 光谱位于某一特定浮游植物类型平均 R_a 光谱的平均值加减一个标准偏差范围内，那么该像素就被识别为该浮游植物群组占优。 R_a 光谱不能识别为任何一个浮游植物群组的像素仍然可视为有效，并可被划分为补充分组，即“未能识别的浮游植物集合体”。

图 5.2 展示了 PHYSAT 的月合成产品。为了生成这一产品，需要采用分辨率 $1/12^\circ$ 的浮游植物群组日分布图，经筛选后形成月分布图，对于每个像素来说，在数据可用的当天，该浮游植物类型占优至少半天时间。PHYSAT 数据库以及更多信息可访问 <http://log.univ-littoral.fr/Physat>。

图 5.2 中所示的模式与之前对于浮游植物群组分布的认识非常一致。验证结果 (Alvain 等, 2012) 表明这些结论对于硅藻和超微型真核生物的应用令人满意，识别成功率分别为 73% 和 82%。原绿球藻和蓝细菌聚球藻属 (SLC) 经观测成功率下降 (分别是 61% 和 57%，不能正确地识别主要与这两个组群的混淆有关)。这一结果在意料之中，因为这两个群组表现出相似的 R_a 特性和地理分布。

采用这种方法获得的结果已经用于研究浮游植物群组的分布以及 (次) - 中尺度海洋循环对其的影响 (D'Ovidio 等, 2010; De Monte 等, 2013)。另外，这些结果还用于验证全球海洋生物地理化学模型 (Bopp 等, 2005)，以及检验大气混合物和浮游植物群落之间联系的研究 (Colomb 等, 2009; Arnold 等, 2010; Belviso 等, 2012)。另外，这些结果也用来研究气候对海洋生态系统的影响 (Demarcq 等, 2011; Masotti 等, 2011; Alvain 等, 2013)。

5.2.5 PHYSAT 的理论解释

虽然这种方法最初作为一种经验性及统计性的方法，但是近年来的研究为这种方法提供了理论支持。在最近的一项研究中 (Alvain 等, 2012)，利用辐射传输模拟 (Hydrolight: Mobley, 1994) 为 PHYSAT 方法识别的辐射异常特性提供理论基础。人们还进行了敏感度分析，评估特定浮游植物吸收、有色

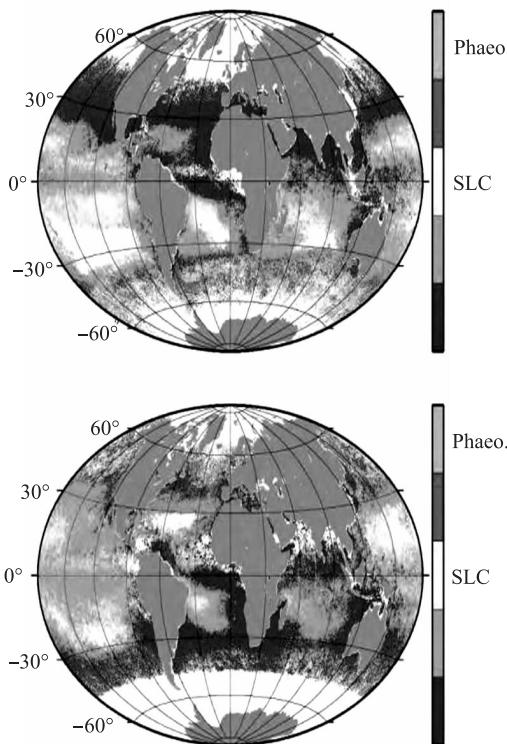


图 5.2 1月（上）和 6月（下）占优浮游植物群落〔超微-真核生物、原绿球藻、蓝细菌聚球藻属（SLC）、硅藻和棕囊藻属，见 Alvain 等，2008〕气候态月平均（白色区域代表遥感测量数据要不存在或算法标准不可用，或者占优的浮游植物类型未被识别）

溶解有机物的吸收和颗粒散射发生变化所带来的影响。算法中考虑的 3 种浮游植物群组经过理论计算得出的异常光谱的形状和幅度与经验结果非常一致。这些理论研究也揭示了浮游植物类型之间的光学差异可能需要考虑浮游植物之外的物质的影响。比如，溶解有机物可能在某些条件下与浮游植物存在差异，但是它也会导致无法识别或者错误识别。基于这些理论分析，基于水体浮游植物和其他光学成员的生物-光学特性，目前可以评估算法应用的光学条件。实际上，目前人们认识到 R_a 取决于浮游植物和有色溶解有机物的吸收，以及颗粒散射对反射的相对贡献。这一理论研究确定了浮游植物功能类型一般与特定生物-光学环境相关，它可以让我们在绝大多数情况下区分群组（Avain 等，2012）。

这些近年来的理论结果也突出了考虑各种类型的浮游植物所喜好的环境条件的必要性，进一步推进从太空探测浮游植物类型（见 5.5 一节，处理环境算法）。最后，基于各种浮游植物 IOP 测量大型现场数据集的补充研究对于实现

不同群组理论和经验光谱异常较好的一致性也是必须的。

5.3 以吸收为基础的微分方法

过去的研究已经表明（如：Bricaud 等，2007）对应波长的浮游植物吸收光谱的分化可以用来从吸收光谱中识别和量化浮游植物色素和浮游植物类型（见第 2 章）。但是在遥感的背景下采用这种方法一直受到限制，因为其需要高光谱分辨率数据（即高光谱数据）；目前的太空海洋水色传感器具有有限的光谱分辨率。另外，在遥感的背景下，需要开发适当的非线性优化方法，将浮游植物吸收信号从其他对卫星信号做出贡献的大气和海洋组分中隔离出来。

这些难题已经被 Bracher 等（2009）和 Sadighi 等（2012a）解决了，他们开发并改进了一种称为 PhytoDOAS 的方法，是差分光学吸收光谱方法（DOAS，由 Perner 和 Platt，1979 开发）的演变，可从高光谱卫星数据中探测浮游植物类型。这种方法可以在全球范围内同时提取不同浮游植物群组的叶绿素 a 浓度（硅藻、蓝藻、颗石藻和甲藻），从大气制图学/化学扫描成像吸收光谱仪（Scanning Imaging Absorption Spectrometer for Atmospheric Chartography，SCIAMACHY）获得高光谱卫星数据，该仪器自 2002—2012 年搭载在 ENVISAT 卫星上。这一卫星传感器以较高的光谱分辨率（ $0.2\sim1.5\text{ nm}$ ）测量 UV-VIS-NIR 光谱范围的太阳直射和后向散射太阳辐射。虽然 SCIAMACHY 设计用于大气化学成分的研究，但是 Bracher 等（2009）和 Sadeghi 等（2012a）成功地证明了其可以用于高光谱海洋水色卫星。

PhytoDOAS 方法可以计算大气顶端至太阳直射的后向散射辐射比例（均借助 SCIAMACHY 测量）。采用 Levenberg-Marquardt 最小平方非线性优化，这种光谱分辨比值在合理的波长范围内可以导入建模比值，包括海洋-大气系统中所有相关的吸收和散射成分的贡献。这一分析考虑了不同的浮游植物群组、水蒸气、水以及大气微量气体 O_3 、 O_4 、 NO_2 、乙二醛（CHOCHO）和氧化碘（IO）。另外，由大气（Ring 效应）和水分子（振动性的拉曼散射）造成的光线的拉曼散射，会引起后向散射光谱中夫琅和费谱线的进入，在提取时被视为伪吸收体。内在光学特性导数光谱结构水平低的其他物质所做出的贡献可以用二阶多项式近似得出。导数光谱中合理波长范围内具有高水平结构的所有相关吸收和散射成分的配对因素均是提取的输入信息。在浮游植物类型的案例中，其吸收因子被归一化为每个群组的叶绿素 a 浓度，配对因子的单位是 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$ 。这是与该群组相关的叶绿素数量，代表由卫星观测到的深度范围内综合浓度。每个卫星像素的平均叶绿素浓度 ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) 最终按照叶绿素浮游植物配对因素除以光照穿透深度得出，光照穿透深度由水分子振动性拉曼

散射的配对因子得出，作为水体透明度的衡量依据，因而是卫星信号穿透深度的依据（Vountas 等，2007）。要注意某一特定波长下的穿透深度，根据 Vountas 等（2007）的研究，是该波长下后向散射的倒数，一般地，在海洋光学中，这一数量是光分散衰减系数的倒数，这与 Gordon 与 McCluney（1975）和 Gordon 与 Clark（1980）的研究相同。

在 PhytoDOAS 的检索中，单目标配对模型中的波长范围是 429~495 nm（某一时间内仅提取一种浮游植物类型），该模型由 Bracher 等（2009）开发，其中硅藻和蓝藻的配对因子通过独立运行该算法获得。Sadeghi 等（2012a）在其开发的多目标配对模型中将该波长范围拓展到 529 nm，在该模型中，颗石藻和甲藻的配对因子可以同步提取。该提取利用自然海水样本中测量的不同浮游植物群组的特定吸收光谱，这些样本采自大西洋多个研究航线。样本中占优的特定群组根据利用高性能液相层析仪（HPLC）测量得知的标记色素的成分和数量识别得出，这在 Bracher 等（2009）和 Sadeghi 等（2012a）的研究中有描述。用来代表硅藻的样本中显示为硅藻含量约为 70%。而对于甲藻，该值为约 90%，蓝藻为 100%。因为没有现场样本被识别为颗石藻占优，用圆石藻的养殖样本的吸收光谱来代表这一浮游植物类型。图 5.3 展示了用于 4 种浮游植物类型的吸收光谱及其对应的差分光谱。

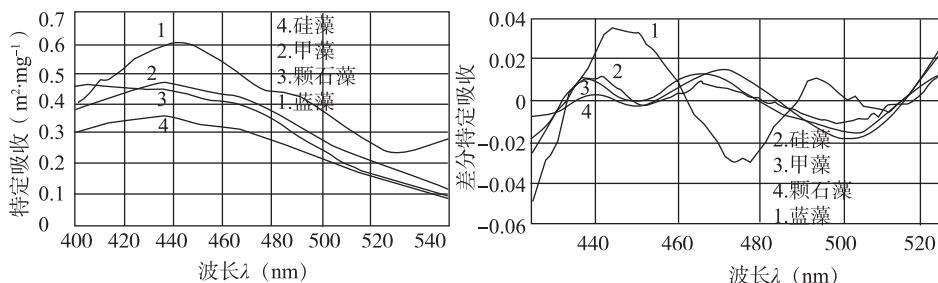


图 5.3（左）Bracher 等（2009）和 Sadeghi 等（2012a）PhytoDOAS 中采用的蓝藻、颗石藻、甲藻和硅藻的特定吸收光谱。（右）左边所示光谱的特定差分吸收光谱。每一个光谱均通过从对应的特定吸收光谱中提取二阶多项式获得，如右半图所示

SCIAMACHY 差分光学深度频谱（图 5.4）清晰地表明不同浮游植物群组的独特光学特性。实际上，优化的残差远低于浮游植物吸收光谱的差异这一点也被考虑其中，而有些案例中这些差异并未考虑。将识别单个占优群组的提取版本与同时识别多个类型的提取版本相比，可以发现提取多个类型的版本减少了 80% 的残差（Sadeghi 等，2012a）。

从对应的特定吸收光谱提取二阶多项式配对后剩余的特定吸收光谱显示在左半图。

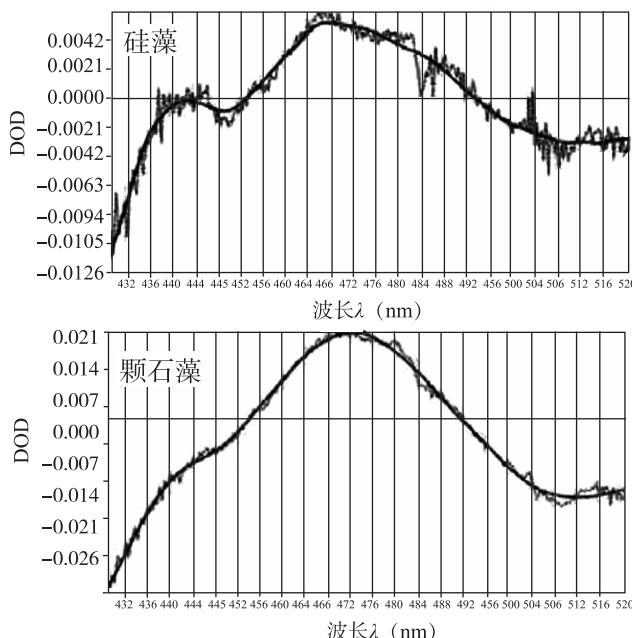


图 5.4 SCIAMACHY 数据的光谱差分光学深度（点线）及利用每个类型的具体差分吸收因子识别的硅藻（左）和颗石藻（右）的对应配对（直线），进行放大与 Sadeghi 等（2012a）描述的 PhytoDOAS 方法获得的测量数据相匹配

对 2002 年 7 月至 2012 年 4 月 ENVISAT 任务结束期间的 SCIAMACHY 数据集进行处理。图 5.5 为采用 PhytoDOAS 方法计算的西太平洋 2009 年 10 月 4 种浮游植物群组月叶绿素 a 浓度示例。同时描绘 4 种类型的叶绿素 a 浓度，从 TransBrom Sonne 航次的同一时间获得的现场 HPLC 色素分析中得来 (Zindler 等, 2013)。这一区域现场和卫星结果表现出相似的范围。由 Bracher 等 (2009) 进行的初步验证表明卫星获得的蓝藻和硅藻分布信息与基于相关水体样本色素分析获得的对应现场信息非常一致。Bracher 等 (2009) 和 Sadeghi 等 (2012a) 的研究也表明硅藻、蓝藻和颗石藻的 PhytoDOAS 结果与 NASA 海洋生物化学模型的结果非常一致 (Gregg 和 Casey, 2007)。到目前为止，尚未获得甲藻差分吸收方法的验证。这种方法结合 SCIAMACHY 数据用于进行 2003—2010 年 3 个选定的海域中颗石藻藻华变化的研究 (Sadeghi 等, 2012b)。这些结果与其他卫星产品对比：来自 ESA's 海洋水色数据集的总叶绿素 a, GlobColour (<http://www.globcolour.info/>; 合成 SeaWiFS-MODIS-MERIS 数据) 以及来自 MODIS-Aqua 的颗粒无机碳 (PIC)。对比结果表明，季节性变化与其他海洋水色产品一致，尤其是 MODIS-Aqua 的 PIC 数据。因为 PIC 是开放海洋中颗石藻丰度的代

名词，这种一致性表明 PhytoDOAS 方法与颗石藻的提取匹配良好。

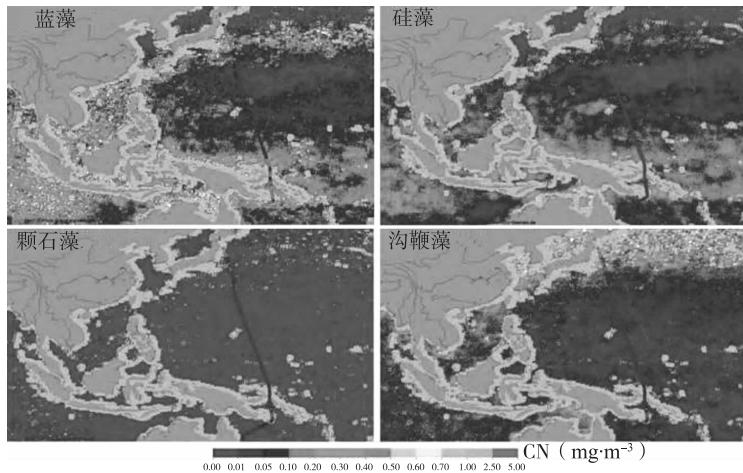


图 5.5 PhytoDOAS 提取的 2009 年 10 月蓝藻、硅藻、颗石藻和
甲藻叶绿素浓度月平均值（单位： $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ）

PhytoDOAS 中实施的光谱差分吸收方法，利用蓝绿区间的高光谱数据，根据浮游植物的特定吸收特性区分不同的浮游植物类型，并且与其他 PFT 方法相同，不利用任何经验关系的假设（如本章及本报告的其他篇幅中讨论的丰度方法）。因此，原则上我们可以利用这种方法检测浮游植物类型分布的变化，而这种变化可是会被经验方法遗漏。本处呈现的方法是基于特定类型的在自然海水样本中测量的现场吸收光谱（除了颗石藻）。但是，经过筛选用来代表某一组的吸收光谱可能容易受到群落粒径变化的干扰，随着种类的变化而改变，或者从更小的范围来说，随着环境条件的变化而改变。这种变化在这种方法目前的实施不占有重大比例。提取的区域性调整应该能够克服这一缺陷，至少在某种程度上能够克服。

PhytoDOAS 的另一个局限是 SCIAMACHY 传感器的时间和空间分辨率相对较差：最佳像素分辨率为 $30\text{km} \times 30\text{km}$ ，时间分辨率是全球覆盖 6d。因为 PhytoDOAS 方法中采用的硅藻和甲藻吸收光谱并非纯净的样本，原则上这些光谱会在很小的程度上受到样本中存在的其他类型浮游植物的影响。很多类型浮游植物吸收光谱的相似性限定了可以监测的类型的数量。

反演法，将提取光谱中具有较高结构水平的物质的光谱标记（比如浮游植物的光谱标记）与具有较低结构水平的光谱标记区分对待，这对大气干扰相对不敏感。提取输入信息之一是波长范围内平均波长下的穿透深度。所获得的 PhytoDOAS 生物量是透光深度的平均值，并假设从表层到真光层底层具有统一的生物量分

布。PhytoDOAS 浮游植物群组时间序列数据已经用于侧重海洋生物地理化学、海洋排放和生态系统动态的各种研究（如：Sadeghi 等，2012b；Ye 等，2012）。

DOAS 技术有进一步改进和拓展的潜力，以较高的精准度和较高的时空分辨率从海洋水色数据中提取 PFTs，也可以提取新的海洋水色产品。大气辐射传输模型，SCIATRAN (Rozanov 等，2002) 用于提取非弹性散射的伪吸收的算法，近年来得到了拓展，可用于耦合的大气-海洋辐射传输 (Blum 等，2012；Rozanov 等，2014)。耦合辐射传输模型，比如 SCIATRAN，可以用于评估 PhytoDOAS 算法的敏感度。通过模拟用于 PhytoDOAS 提取的各种浮游植物成分和浓度的大气顶光谱可以进行此类评估。这种模拟可以用来验证附加的浮游植物群组，或者 CDOM 和叶绿素荧光的影响——能够导致太阳光谱线的补入，可以在高光谱卫星测量数据中识别。为了获取具有较高时空分辨率的 DOAS 海洋水色产品，可以对这种方法进行调整（借助辐射转移模拟）适合于其他高光谱卫星传感器，比如目前搭载于 AURA 的 OMI，搭载于 Metop-A 和-B 的 GOME-2 仪器，以及今后类似的传感器（如 Sentinel-5-precursor、Sentinel-4 和 Sentinel-5）。所有这些卫星传感器都具有改良的空间分辨率和时间覆盖范围。从长期来看，将提供具有适当的时间和空间分辨率的浮游植物群组产品。

5.4 丰度法

描绘浮游植物类型的丰度方法在概念和实施上与描绘浮游植物粒径级别的丰度方法类似，如第 4 章所述。本节采用 Hirata 等 (2011) 的研究结果对这一方法进行说明。

在这一方法中，Hirata 等 (2011) 构建了 HPLC 色素的大型数据库。采用 Uitz 等 (2006) 的方法，每一份样本中 3 种浮游植物粒径级别（小型、超微型和微微型浮游植物）在总叶绿素所占的比例以其特征色素为基础进行计算。接下来，利用墨角藻黄素，即硅藻的特征色素的浓度计算硅藻在小型浮游植物中的比重。假设小型浮游植物由硅藻和甲藻构成，与甲藻有关的叶绿素浓度通过从小型浮游植物浓度中提取硅藻比重的方法估测。类似地，超微型浮游植物被划分为绿藻和定鞭金藻，微微型浮游植物被划分为原核生物和微微型真核生物，并为圆球绿藻单独指定一个类别。

进而划分所有样本中每一种功能类型在总叶绿素中所占的比例，对每一种情形应用经验函数获取观测到的模式。这些经验关系建立后，利用卫星获得的叶绿素浓度计算并描绘指定给每一种浮游植物类型的浓度。根据 Hirata 等 (2011) 的研究，经验估测各种浮游植物类型的等式，首先是卫星获得的叶绿素 a 浓度，见表 5.1，Hirata 等 (2011) 方法输入信息示例见图 5.6。

表 5.1 Hirata 等 (2011) 估测浮游植物粒径级别 (小型、超微和微微型浮游植物)
以及某些浮游植物功能类型的比例 (0.0~1.0) 所采用的等式

PSCs/PFTs	公式	a_0	a_1	a_2	a_3	a_4	a_5	a_6
小型浮游植物	$[a_0 + \exp(a_1x + a_2)]^{-1}$	0.91	-2.7	0.40				
硅藻	$[a_0 + \exp(a_1x + a_2)]^{-1}$	1.3	-4.0	0.20	—	—	—	—
沟鞭藻	(=小型-硅藻)	—	—	—	—	—	—	—
超微型浮游植物	(=1-小型-微微)	—	—	—	—	—	—	—
绿藻	$(a_0/y) \exp[a_1(x + a_2)^2]$	0.25	-1.3	-0.55	—	—	—	—
定鞭金藻	(≈超微-绿藻)	—	—	—	—	—	—	—
微微型浮游植物	$-[a_0 + \exp(a_1x + a_2)]^{-1} + a_3x + a_4$	0.15	1.0	-1.6	-1.9	3.0	—	—
原核生物	$(a_0/a_1/y) \exp[a_2(x + a_3)^2 / + a_4x^2 + a_5x + a_6]$	0.0067	0.62	-1.9	0.96	0.10	-0.12	0.063
原绿球藻*	$(a_0/a_1/y) \exp[a_2(x + a_3)^2 / + a_4x^2 + a_5x + a_6]$	0.0099	0.68	-8.6	0.97	0.0074	-0.16	0.044

$x = \lg(\text{叶绿素 a})$; $y = \text{叶绿素 a}$

注: 如果比例大于 1, 则设置为 1.0, 如果小于 0, 则设置为 0。

*译者注: 英文版图书中原绿球藻公式的一处拼写错误已纠正。

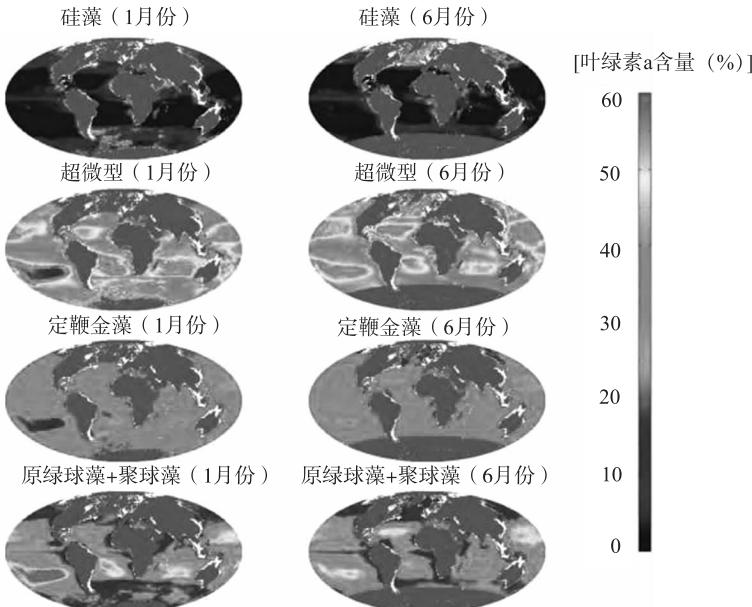


图 5.6 硅藻、超微型浮游植物、定鞭金藻和原绿球藻+聚球藻所占的比例, 根据 Hirata 等 (2011) 的方法并采用 1998—2010 年的 SeaWiFS 数据获得 1 月和 6 月气候学, 如图 5.2 所示

5.5 生态学算法

本报告中阐述并讨论的大部分算法都专门以海洋水色数据为基础。然而，包含更适合各种浮游植物功能类型的其他信息，如物理、化学和生物指标，可以获得改进和更加稳定的算法。

各种类型浮游植物得以繁盛所需要的环境已经众所周知，而且我们对它的了解更多。比如，人们都知道硅藻在光照较弱、高扰动环境中生存情况良好，而颗粒藻一般在强光照、低营养的环境中占据主导地位。第1章中对浮游植物类型的区域和生态喜好已经进行了讨论。很多环境因子的信息都可以通过遥感验证，如果结合浮游植物群落组成的相关现场信息，形成开发算法的基础。要注意这种算法应归纳为简接方法，目的不是直接探测浮游植物类型。相反的，寻找并绘制对一种或另一种浮游植物类型有利的条件的方法，可以为我们带来特定条件下浮游植物可能分布的指标。我们可以称这种算法为生态算法，因为它是以生态学角度为基础的。

Raitos 等 (2008) 曾采用过这类方法。他们利用名为概率神经网络 (PNN, 图 5.7) 的统计学方法，这是一种人工神经网络，利用贝叶斯统计方法 (Specht, 1988; 1990)。他们利用浮游植物组成和地理位置的现场数据，并结合卫星获得的海洋水色和物理变量。特别地，用来识别浮游植物类型“生态位”的变量是叶绿素 a 浓度、海表光合有效辐射 (PAR)、海表温度 (SST)、风应力和归一化离水辐射率 ($L_{\omega N}$)；并采用经度、维度和季节等地理位置信息对其补充。用来开发和训练 PNN 的浮游植物成分信息来自浮游生物连续记录仪 (CPR)，来自从 1931 年开始在北大西洋和北海进行的上层浮游植

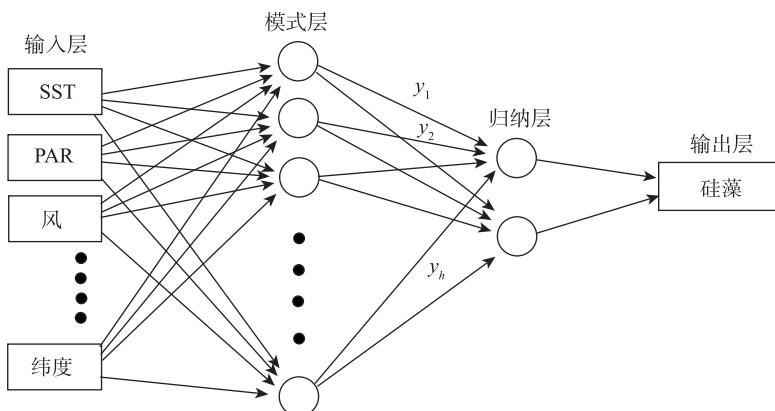


图 5.7 用来计算硅藻发生可能性的概率神经网络结构图示

物监测项目 (Reid 等, 2003b)。样本中每一种浮游植物类型的优势度根据细胞计量来估测 (Raitos 等, 2008)。功能类型总比例的正确识别率大于 80%。功能类型不同, 识别成功率也不统一。识别效果依次为: 硅鞭藻、颗石藻、甲藻、硅藻和无占优植物 (成功率分别是 93%、91%、83%、81% 与 80%)。这种方法的其他细节以及所用数据或者方法本身可能带来的偏差, Raitos 等 (2008) 的研究中均有所阐述。

在一种相似的方法中, Palacz 等 (2013) 利用人工神经网络 (ANN), 并将遥感和建模数据 (SST、风速、PAR、叶绿素 a 和混合层深度) 与 NASA 海洋生物地理化学模型 (NOBM) 对不同浮游植物类型生物量的估测结合起来, 计算重要生物地理化学区域 4 种 PFTs 的分布 (硅藻、颗石藻、蓝藻、绿藻), 并侧重解析亚极地、高硝酸盐、低叶绿素 (HNLC) 区域硅藻-颗石藻之间的共存。

从某种程度上来说, 预测所用变量的选择受到数据有效性的制约。因此, 有必要了解哪一种预测变量对结果的影响最大。每一种预测变量的重要性都会发生变化, 取决于该分析执行的是全部功能类型, 还是单个功能类型 (换句话说, 有些预测变量对于区分某些功能类型来说很重要, 但是对于所有功能类型的区分并不重要)。比如, 在 Raitos 等 (2008) 的方法中, 利用光滑函数的值评估 8 个预测变量的相对影响: 与某个特定变量相关的函数值越高, 其作为区分因子的重要性越高。时空信息, 如经度、月份和纬度对于区分浮游植物类型也起着重要的作用。经发现 SST 是重要的因子, 其次是光强和风应力。叶绿素 a 和 L_{wN} (555) 对于整体区分的确重要, 但是与其他变量相比, 重要程度要低。纬度与 PAR、SST 是区分硅藻和其他类型的关键因子。另外, 风应力和叶绿素 a 发挥着重要的区分作用, 而经度的影响最低。甲藻大多以时空信息为基础进行区分, 即纬度、月份和经度, 而 PAR 是区分甲藻的关键物理特性, 其次是 L_{wN} (555) 和风应力。甲藻的区分中, SST 和叶绿素 a 的重要性相对较低。对于颗石藻的区分来说, 月份、PAR、风应力和 L_{wN} (555) 的影响比 SST 更重要。纬度和 L_{wN} (555) 对硅鞭藻的区分影响最大, 其次是月份、SST 和 PAR; 虽然叶绿素 a 和风应力对最终的区分均有所影响, 但是它们的影响相对较小。最后, 对于非-占优情形来说, 几乎所有的预测变量都发挥着重要的作用, 但是叶绿素 a 和 L_{wN} (555) 的影响相对较小。

图 5.8 西北大西洋硅藻发生示例, 之前未公开发表, 采用 Raitos 等 (2008) 的方法获得。这一例子展示了 2005 年 5 月硅藻发生概率的月度图。该例子不依赖于训练神经网络所采用的时间周期 (1997—2003)。这一工作证明了神经网络能够区分并识别四大功能类型 (硅藻、甲藻、颗石藻、硅鞭藻), 准确度大于 80%。这是采用生态方法的第一步, 原则上能够描绘浮游植物类

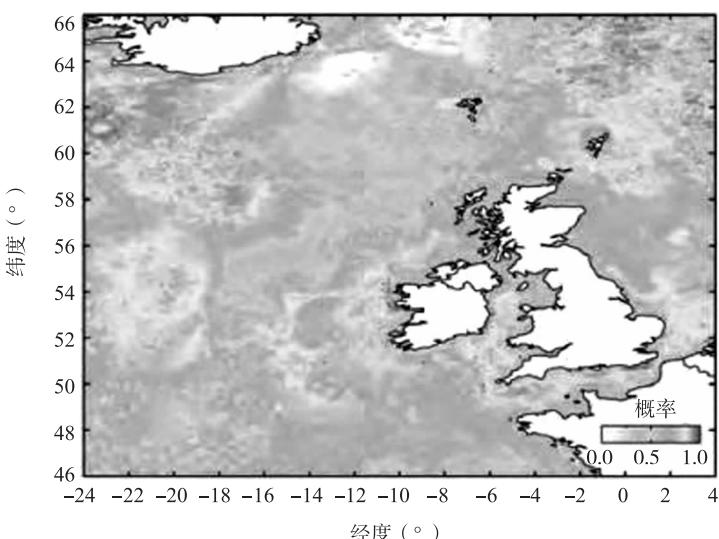


图 5.8 2005 年 5 月硅藻图

[在该研究区域，5 月是硅藻藻华的重要月份。硅藻发生的概率范围从 0 (无硅藻) 到 1 (全部为硅藻)]

型，而不需要地理学或季节性信息。因为在 PNN 训练期间会考虑地理学信息，而且它们很重要，所以只能生成北大西洋海域的合成浮游植物图。有了关于浮游植物类型分布的其他现场数据后，我们可以尝试排除地理学信息。虽然这样做可能会降低模型的准确性，但是它可能会带来更加适用全球范围的结果。也要注意到其他变量，如营养盐（已知是浮游植物丰度的关键制约因素；Redfield 等，1963）和混合层深度（影响分层和营养盐的供应；Estrada 和 Berdalet，1997）不能用于此种分析，因为这些变量无法通过遥感获得，而且也不存在具有足够良好的空间和时间分辨率的现场数据。但是，风应力（垂直混合的手段）被作为一种区分变量。扩大界定生态位的变量列表的另一种可能性是利用海洋模型得出的输出信息，只要这些信息足够准确，且具有足够的分辨率（Palacz 等，2013）。

Platt 等（2005）提出，浮游植物群集的生长、群落结构和粒径结构都会受到大量物理因素的制约，这些物理因素影响真光层栖息地。因此，单独利用一个因子不能识别 PFT。Alvain 等 2005 年提出仅仅利用叶绿素 a 无法区分 PFT（尽管存在很多丰度方法，本报告其他篇幅另有讨论）。不管怎样，利用叶绿素 a 浓度结合其他变量可能会显著地提高卫星对浮游植物类型的识别能力，就如本节所阐述的生态方法。

对于神经网络来说，PNN 的结果受到用来训练网络的现场和卫星匹配数

据的典型性的影响。在本节阐述的方法中，来自浮游生物连续记录仪的现场位数据，因为用于过滤样本的丝网孔径问题，可能对于较大型细胞存在偏差：网眼孔径为 $270 \mu\text{m}$ ，通过用丝线穿过网孔有助于捕获较小的有机体，这些有机体在样本分析中也会被计数。但是与其他类型的浮游植物现场计数方法相比，这种方法很难量化可能存在的偏差。浮游植物类型丰度确定的基础是利用此方法进行细胞计数，如果在分析中采用了其他的丰度测量方法（如叶绿素 a 浓度），其结果可能大不相同。

总的来说，Raitsos 等（2008）和 Palacz 等（2013）的研究结果强调采用先进的统计学方法揭示复杂并且具有较高非线性生态相关作用问题大有裨益。生态学方法对于单独采用遥感数据，或者结合物理和生物模型的输出信息，描绘 PFTs 时间（季节循环）和空间的发展趋势来说具有非常大的潜力。

5.6 海洋水色模型非线性反演为基础的方法

在已知海水吸收 (a) 和后向散射 (b_b) 因子的前提下，某一特定波长 λ 下辐射反射 R 或者遥感反射 R_s 可以表达为这些内在光学特性的函数。比如（另见第 4 章 4.3 一节）：

$$R_s(\lambda) \propto \frac{b_b(\lambda)}{a(\lambda) + b(\lambda)} \quad (5.1)$$

然后可以将吸收因子表达为每一个成分所占比例的总和：

$$a(\lambda) = a_w(\lambda) + a_B(\lambda) + a_{dg}(\lambda) \quad (5.2)$$

下标 w 、 B 和 dg 代表水体、浮游植物生物量和碎屑与黄色物质（有色溶解有机物）的混合物。类似地，

$$b_b(\lambda) = b_{bw} + b_{bp} \quad (5.3)$$

下标 p 代表颗粒。为了能够把这种模型应用到浮游植物类型的遥感中，我们需要按照其组成再次划分浮游植物吸收：

$$a_B(\lambda) = \sum_{i=1}^N a_i(\lambda) \quad (5.4)$$

式中，浮游植物群落由 N 个组成部分构成，每一个组成部分的吸收表示为 i ，从 1 到 N 。根据比尔定律，每一个组成部分的吸收量与这些物质的浓度呈线性相关。为了把组成部分的浓度引入等式，我们利用特定吸收系数，或者浮游植物单位浓度的吸收。叶绿素生物量 B_i 代表组成部分 i 的浓度，对应的特定吸收系数 a_i^* ，上述等式可以表达为：

$$a_B(\lambda) = \sum_{i=1}^N B_i a_i^*(\lambda) \quad (5.5)$$

模型 [式 (5.2)] 中出现的碎屑和溶解物 (a_{dg}) 的吸收通常表达为指数函数:

$$a_{dg}(\lambda) = a_{dg}(\lambda_0) \exp[-S_{dg}(\lambda - \lambda_0)] \quad (5.6)$$

其中, $a_{dg}(\lambda_0)$ 是参考波长 (λ_0) 的吸收级数, S_{dg} 是指数函数的斜率。式 (5.3) 中的颗粒散射通常近似地用以下函数表示:

$$b_{bp}(\lambda) = b_{bp}(\lambda_0) \left(\frac{\lambda}{\lambda_0}\right)^n \quad (5.7)$$

其中, $b_{bp}(\lambda_0)$ 是参考波长 (λ_0) 的后向散射级数, n 表示颗粒散射依赖的波长。要注意到式 (5.6) 和式 (5.7) 中所使用的参考波长必须相同。这两个等式引入了另外 4 个模型参数: $a_{dg}(\lambda_0)$, S_{dg} , $b_{bp}(\lambda_0)$ 和 n 。算法开发人员需要决定其中哪些参数 (如 S_{dg} 和 n) 可以保持不变, 或者表达为其他变量的函数, 或者作为模型中的未知数。因此, 如果所研究的浮游植物组成部分的 $a_i^*(\lambda)$ 已知, 就能得出非线性等式 [式 (5.1) ~ 式 (5.7)], 并有至少 N 个未知数 (的值)。正如我们从式 (5.6) ~ 式 (5.7) 所看到的, 在与界定光谱变量和相关的模型中, 可能会有 4 个额外的位置参数。如果我们有大量波长下的 R_s 观测值, 其数量大于或等于位置参数的数量, 那么这一系列的 R_s 值可以结合非线性优化方法解决浮游植物组成部分的浓度问题。这种算法, 包含一个正向反射模型和一个反演法, 目前常用于提取水体组成成分, 如式 (5.2) 和式 (5.3), 其中很多算法在 IOCCG 报告 No. 5 (2006) 中有所描述。本节中区分所研究的算法是使这些模型更上一个台阶, 把浮游植物浓度按照其组成成分划分。

Roesler 和 Perry (1995) 指出, 反演法缩小了观测结果和模型之间的差异, 可能并不能给一些未知的情况带来满意的解决方案: ①如果模型本身 [式 5.1] 对现实情况的描述不足 (模型中出现错误可能跟等式左右两边比例的定义有关, 或者未包括非弹性的散射过程, 比如拉曼散射或者荧光); ②为吸收和散射指定不完整的组成部分 [式 (5.2) 和式 (5.3)]; 以及, 如果组成成分的光学特性描述不准确。另外, 技术选择, 比如优化算法选择、约束条件设置和波长的选择可以影响反演法的输出信息。系统的非线性可能导致提取参数的不确定性增大。观测结果的精度和准确度不高将会进一步增加不确定性。显然反演法成功的关键是, 每一个模型组成部分都具有能将其与其他组成部分区分开来的光谱特性是至关重要的。

Gege (1980) 证明了这种方法的可行性, 他将这一方法应用到博登湖浮游植物群落组成部分的量化中, 采用船载高光谱仪器测量 512 nm 波长遥感反射数据。采用这种方法, 识别了属于隐藻、硅藻、绿藻和甲藻的浮游植物。Roesler 等 (2004) 采用由 Roesler 与 Perry (1995) 开发并由 Roesler 和 Boss

(2003) 修正的反射模型，结合一个二阶反演法 (Roesler 和 Perry, 1995)，根据南非南本格拉区域中获得的现场高光谱反射测量数据量化浮游植物组成部分。他们的研究表明这种方法成功地量化了吸收单位和叶绿素单位的硅藻、渐尖鳍甲藻、其他甲藻、中缢虫和绿藻浓度。

虽然正向模型和反演法已经用来根据卫星数据估测浮游植物粒径等级 (如：Ciotti 和 Bricaud, 2006；Mouw 和 Yoder, 2010；Devred 等, 2011；见第4章)，但是它们还没有以常规方式用于描绘浮游植物类型（不过要注意，粒径和类型的重叠，本报告其他篇幅亦有提及）。毫无疑问，随着卫星高光谱数据的获得变得越来越常规，将此类方法直接应用到卫星反射光谱会变得越来越容易。

5.7 讨论与总结

本文概述了几种利用不同的基于同步利用水色数据描绘多种浮游植物类型的方法。

本章讨论的所有算法基本都需要全面的现场观测数据，以及匹配的卫星数据对其进行验证。但是，这种需求因算法的不同而存在差异，比如，本章讨论的大多数算法以色素为基础，作为浮游植物类型丰度的衡量依据，而 Raitsos 等 (2008) 的神经网络方法以细胞计量为基础。理想上，验证数据库需要涵盖分析方法会应用到的所有可能的浮游植物浓度范围，并且覆盖广泛的地理位置和海洋学条件；还需要包括很多典型的案例，这些案例中不同的浮游植物类型占据主导地位。验证其他算法，或者是更简单的算法时，也需要匹配数据库，比如估测叶绿素浓度或者内在光学特性的算法。本文仅强调在数据库中包含浮游植物类型信息的价值。因为数据库应该包含每个传感器的匹配数据便于算法的应用，因此数据库得到长期且相同方式的维护。有少量的现场数据限制了这算法可以验证或者互相比较的范围。

算法开发也需要现场数据，但是本文阐述的不同方法在其模型开发过程中对数据的需求也非常不同。Alvain 和同事们 (2005, 2008) 的方法是采用广泛的现场色素匹配数据库和卫星获得遥感反射率开发的。Hirata 等 (2011) 的丰度法是以特征色素和叶绿素 a 的数据库为基础。以模型为手段的方法，比如 Bracher 等 (2009) 的差分吸收法和线性反演法 (Gege, 1998；Roesler 等, 2004) 需要被建模的每一种浮游植物类型的特定内在光学特性。生态法 (Raitsos 等, 2008；Palacz 等, 2013) 采用各种卫星和现场观测，结合建模变量来训练算法。在所有这些方法中，Palacz 等 (2013) 提出的方法非常独特，他们规避了由少量现场数据带来的问题，利用浮游植物功能类型

的建模数据开发算法。当然，这要假设所采用的模型足以满足该算法的需求。

本节所讨论的生态法和丰度法都是间接的方法，也就是说浮游植物的类型是从其他卫星产品中推导得出的，没有采用任何浮游植物特定卫星信号来区分浮游植物类型。丰度方法利用对总浮游植物浓度的测量，而生态方法则采用浮游植物的总浓度来弥补自身从而识别对不同浮游植物类型有利的生态位。在气候变异和变化的前提下，很重要的一点是要知道对于变化的调节适应是否会改变现有的生态关系，并应用到描绘浮游植物类型的间接方法中去。

差分吸收光谱法是高光谱数据利用的最佳应用，如 5.3 一节所述。这种方法，通过区分波长，增强了与不同浮游植物类型相关的浮游植物吸收光谱细分结构中的差异。Tor-recilla 等 (2011) 也提到，采用集群分析，对非藻华条件下获得的高光谱遥感反射光谱取二阶导数提高了区分特征色素的可能。虽然来自 MODIS-Aqua 传感器的遥感反射波长的二阶导数已经用来 (Simon 与 Shanmugam, 2012) 描绘印度附近的海岸水域中具有独特光谱标记的浮游植物种类 (束毛藻、叉状角藻、夜光藻和多环旋沟藻)，多光谱卫星数据有限的光谱分辨率无疑会妨碍这一方法的能力的充分利用。以模型为手段的非线性反演法也采用高光谱数据进行了现场测试，将是高光谱卫星数据的最佳应用。随着高光谱海洋水色数据的获得日益简单，这种算法很可能会盛行。

由 Bracher 等 (2009) 和 Sadeghi 等 (2012a) 提出的方法也利用不同浮游植物类型吸收光谱的细微结构区分这些浮游植物，并可以将其与其他具有吸收和散射特性的物质区分开来 (如气溶胶、大气分子、纯净的海水、非藻类微粒子和有色溶解有机物)，这些物质在大气顶端的卫星信号占有一定的比例，但是其内在光学特性慢慢地随着光谱中蓝色和绿色部分补偿的变化而改变。因此这种方法定位于浮游植物的吸收，而不采用复杂的大气校正程序，因此与本文讨论的其他方法相比非常独特。但是其代价是在耦合的海洋-大气系统中不能很好地与光学特性随着波长的变化而缓慢改变的其他组成部分区分开来。这就带来了一个有趣而又重要的问题：这种新方法，从海洋水遥感传统方法中演变而来，是否能够带来更好的结果呢？为了解决这一问题以及关于算法相对性能的相关问题，我们需要以一种系统的方式对其进行比对。但是这项工作并非易事，除了上文提及的需要数据进行验证之外，下面列出其他原因。

虽然本文提出的所有算法的目标都是相似的，但是其中的差异使得对比工作具有一定的难度 (表 5.2)。

表 5.2 用来确定浮游植物功能类型的各种算法的关键特征

方法	关键特征	限制条件
基于光谱异常的方法	描绘占优类型。以叶绿素单位测量丰度。设计用于硅藻、甲藻、聚球藻、蓝藻、棕囊藻、原绿球藻和超微型真核生物。针对 SeaWiFS 和 MODIS 传感器实施（多光谱）	需要大量的现场和卫星匹配数据，涵盖算法开发所面临的条件范围；浮游植物的反射光谱和特征反射异常光谱需要针对每个卫星传感器进行设定。需要极其晴朗的天空条件
以不同吸收为基础的方法	描绘硅藻、蓝藻、颗石藻和甲藻的丰度。以叶绿素单位测量丰度。针对 SCIAMACHY 传感器（高光谱）实施	不代表浮游植物类型吸收特征的类型内变化。指定为高光谱传感器。受传感器特征影响的产品的低像素分辨率的低时间覆盖
多传感器生态法	间接方法。描绘硅鞭藻、硅藻、颗石藻、甲藻和非-占优植物的丰度。用细胞计量的方式测量丰度。利用多重卫星输入进行分类	要多卫星（可能需要建模）数据和浮游植物类型现场数据的大型数据库来开发，如 Raitsos 等（2008）的方法。大西洋现场数据有限。Palacz 等（2013）的模型采用生物地理化学模型的输出信息进行训练，仅用于世界大洋选定区域的测试
丰度法	间接方法。Hirata 等（2011）描绘了硅藻、绿藻、定鞭金藻、原核生物、微微型真核生物和原绿球藻的丰度。适用于所有提供叶绿素浓度的传感器	产品应视为依赖于叶绿素 a。需要特征色素和叶绿素 a 的大型且有代表意义的数据库来开发算法
海洋水色模型反演法	产品随开发的不同而改变。可利用不同的丰度测量手段，比如吸收、色素浓度或者细胞计量。目前的方法以高光谱数据为手段	尚未根据卫星传感器进行常规运行

并非全都能同步量化在同一地点存在的不同类型的比例。所研究的浮游植物类型随着方法的改变而改变。丰度的不同测量方法用于不同的算法中，叶绿素单位、吸收因数的细胞计量是目前常用的方法。这些方法已经应用于多个传感器，因此，并非所有方法都能在同一时间和同一地点获得结果。

虽然在比较中存在困难，但是人们已经采用标准的方法比较各种算法并在共同的基础上评估它们的性能，并采用相同的标准和相同的输入数据，比如，Brewin 等（2013）在其他海洋水色产品的研究中采用了这种方法。这种活动将从上述综合数据库的可用性中极大地获益。对于需要并利用浮游植物类型广泛的数据进行模型开发的方法（如基于光谱异常的方法、生态法或者丰度法），获得同样全面但是独立的数据集进行模型验证的难度更大。

用户群体描绘卫星产品错误的需求日益增加。本章阐述的各种方法，以及表 5.2 的比对表明每一种方法都有其不确定性，因此，可以相互弥补各种错误。

第6章 整体讨论和总结

Shubha Sathyendranath, Robert J. W. Brewin, Chuanmin Hu, Heidi M. Sosik and Venetia Stuart

由于本专著撰写之时，浮游植物类型遥感正处于动态发展的阶段。因此，作者的目的并非是要表明本文叙述的内容代表了这一领域的最新动态。相反，我们关注迄今为止所做的尝试，全面认识并希望未来发展将会超过目前已经实现的目标。因此，本文中很多内容的价值可能是短暂的，尤其是考虑到引用可能并不完整，新的方法正在萌芽。但是，在撰写这份报告的过程中，我们的希望是双重的。对于与浮游植物类型相关的海洋水色产品的潜在用户，我们希望本文呈现的概述能帮助其从各种可用的选项中做出选择。这些用户在了解了想要选用的产品的能力和局限之后，应该能够选出最能满足其特定需求的解决方案。对于潜在的开发人员，我们希望这份报告能为其提供一个起点——认识差距并突出应该投入精力的领域，以其推动这一领域的发展。

正如前3章所述，有许多算法可从太空研究占优的浮游植物功能类型、群落构成和粒径级别。这些算法并非都能提供相同的信息，另外，它们的性能会随着所要评估的性能的标准不同而变化，也可能随着区域和季节的不同而发生改变。因此，对于用户来说，了解所研究的方法的原理、优点和局限以及某种特定算法最为适合的领域是十分重要的。本文旨在帮助用户选择满足其应用的正确的算法或者数据产品。某些情况下，利用算法的补充并且利用多于一种的算法来获得所需信息也很重要。

作为本报告的最后一章，本章将列出纵贯所有章节的某些问题，以及一些针对今后方向的想法。

6.1 粒径结构和群落结构

本专著中，将提取群落结构和粒径结构的方法分为不同独立的章节，但是

不应该忽略一点，海洋中通常不可能将这两个因素彻底地分开：粒径变化一般伴随着群落的变化，因为给定的浮游植物种类改变其粒径的能力是有限的。类型与粒径之间的相互关系以多种方式影响着本文所讨论的各种算法。比如，硅藻大多是大细胞植物，所以被视为小型浮游植物（细胞粒径 $>20\text{ }\mu\text{m}$ ），用于将硅藻和其他群落进行区分的吸收光谱表现为大细胞群落特有的扁平吸收光谱。但是小细胞硅藻也是存在的，虽然它们的丰度可能不足以成为占优生物量，其光学信号也不足以用于粒径模型或类型模型。硅藻群落细胞粒径的区域差异可能是区分硅藻的算法需要进行区域性调整的原因之一（Jackson等，2011）。

6.2 单变量和多变量方法

很多学者（如：Yentsch 和 Phinney, 1989；Chisholm, 1992；Bricaud 等, 2004；Irigoi en 等, 2004；Sathyendranath 等, 2005）提出，浮游植物粒径结构随着开放海洋中水体叶绿素浓度的变化而改变。粒径的调整伴随着群落组成和光学特性的变化（Sathyendranath 等, 2005），如表 6.1 所示。浮游植物吸收特性对于粒径（或者，同样对于群落）的依赖性蕴含在很多非线性的关系中，这些关系建立在叶绿素浓度和浮游植物吸收的基础上（如：Bricaud 等, 2004），或者建立在叶绿素浓度和后向散射的基础上（Ulloa 等, 1994；Loisel 与 Morel, 1998）。它也暗含在某些以模型为手段的吸收和叶绿素浓度之间的关系中（如 Sathyendranath 等, 2001；Devred 等, 2006；2011；Brewin 等, 2011a）。调节浮游植物内在光学特性随着叶绿素浓度变化而变化的趋势也暗含在生物-光学算法中，这些算法用来从海洋水色数据获得反射比检索叶绿素浓度信息（图 4.7）。

表 6.1 伴随开放海域中叶绿素浓度变化而发生的浮游植物群落结构的典型变化

低叶绿素	高叶绿素
小细胞	大细胞
蓝藻、绿藻	硅藻、甲藻束毛藻和其他大细胞蓝藻
高水平的特定吸收	低水平的特定吸收
吸收峰值	明显扁平的吸收光谱
吸收光谱中蓝峰至红峰的比值较高	吸收光谱中蓝峰至红峰的比值较低
非光合类胡萝卜素与叶绿素 a 的比值较高	非光合类胡萝卜素与叶绿素 a 的比值较低
叶绿素 b 与叶绿素 a 的比值较高	叶绿素 b 与叶绿素 a 的比值较低
叶绿素 c 与叶绿素 a 的比值较低	叶绿素 c 与叶绿素 a 的比值较高
粒径光谱的负斜率较高	粒径光谱的负斜率较低

可以公平地说，根据卫星数据区分粒径的丰度模型，试图提出和量化与叶绿素浓度变化相关的粒径变化总趋势，这是丰度方法的优势（应用于 1 类水体时），也就是说，叶绿素浓度是验证结果最佳的海洋水色产品，丰度模型肯定以叶绿素算法为基础（或者其他浮游植物丰度的相关测量方法）。

但是重要的是要知道丰度方法不会得出不依赖于叶绿素浓度的信息。因此，正如本报告其他篇幅所述，这些方法是间接方法。实际上，在这些案例中，我们把水体看作趋近于 1 类水体，这其中单一的变量，比如叶绿素 a 浓度，阐明哪些生物-光学特征和浮游植物群落结构信息可以推断出来。群落组成或者粒径结构不是直接观测得出的，而是由丰度的某种测量方式间接地确定的，比如叶绿素浓度或者某一波长下的浮游植物吸收。关于群落结构的信息因为不应视为独立的补充信息，而应作为一种统计学导数，揭示中上层浮游植物群落中存在变化的某种自然组织。在这种情况下，遥感是一种外推工具，从稀少的现场测量数据过渡到全球范围内的绘图。

依据前人提出的论点 (Bricaud 等, 2004; Devred 等, 2006)，我们也应该认识到前文提到的一般趋势存在区域差异，因此丰度粒径提取的全球模型可以表明描绘上的系统性偏差。这至少可以部分地解释为什么 3 种丰度方法存在差异，在图 4.4 中显示了某种区域性结构，而不是所有区域一律存在着白噪声。虽然这 3 种模型都是根据全球分布的大型数据库设定参数，这些数据集将不可避免地在所有不同区域存在不统一的分布。对于这种区域性异差的可能解决方案是按照季节和区域调整算法，比如在海洋生态分区的基础上 (Longhurst, 2006)。

丰度算法本身是一种经验算法，少量观测数据决定了需要结合多年的数据在叶绿素浓度和粒径结构之间建立函数关系。如果因为气候变化，或者极端活动，或者长期振荡，叶绿素浓度和群落结构之间的关系就会偏移，丰度方法就不能检测这些变化，除非有辅助信息。尤其是在气候变化的背景下，一定要记住过去观测到的关系预测未来时可能不再可靠。

基于光谱内在光学特性的方法，比如第 3 章、第 4 章和第 5 章讨论的某些算法是多元的算法，利用多个波段的光学信息把一种浮游植物类型与其他的区分开来，不依赖于群落结构和浮游植物丰度之间关系的外部信息。也就是说，它们是直接的方法，与现场法更相近，利用目标的光学信号识别和量化该目标。把这些方法与现场法分开是因为遥感处理着高度非线性且干扰因素特别强的系统，海水中其他物质的光学信号及大气的干扰都会带来噪声。我们越是能够熟练地处理系统中的噪声和非线性，光谱法就越能发挥更好的效能。但是所有直接的方法都需要某一独特的光学信号，它可以用来区分一种浮游植物和所有其他浮游植物。如果没有此类信号，我们只能依赖其检测

结果，这就是一种间接方法，比如丰度法或者生态法以及第5章讨论的线性法。

6.3 产品中的不确定性和探测的局限性

本文描述的很多方法都借助现场数据进行验证，但是各种算法之间的比较以及对特定应用最佳算法识别，我们投入的精力并不多。Brewin等(2011b)（另见第4章）的工作是一个典型的特例，他们对大量用来根据遥感估测浮游植物粒径等级的算法进行了系统性比较。毫无疑问，这方面仍有许多工作要做。另外，评分系统必须采用定量和定性标准来评估哪一种算法最适合某一特定应用，比如在气候变化研究中于筛选水中和大气校正算法(Brewin等，2013；Muller等，2014)。

结合理论分析和基于本格拉上升流区域等量藻类群落(EAP)反演法实际操作的测试，Evers-King等(2014)认为粒径提取高度依赖于藻类生物量，与以辐射度测量的粒径提取相关的误差在本质上增加了叶绿素浓度，增加约 $1\,010\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ 。他们的结论不能普遍用于所有算法和所有区域，因为本文所讨论的很多其他算法是设计用于浓度一般远小于 $10\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ 开放海域。但是目前，对于大多数算法来说，我们尚不清楚浮游植物类型探测的最低浓度。今后，如果清楚认识到每个算法的探测极限将极具价值。

有时人们认为浮游植物群落结构在浮游植物浓度改变海洋水色的变化中发挥次要作用。这通常表明探测浮游植物群落结构比探测浮游植物浓度要难的多。但是问题比这还要复杂一点。比如，在微微型浮游植物占优群落彻底改变为小型浮游植物群落占优的极端案例中，浮游植物 440 m 特定吸收因子可以减少的系数高达10，相对于浓度的变化将是10倍的影响。这绝不是轻微的影响，这一点我们也可以从图4.7中推测。毫无疑问，问题远不止于识别，不论是群落中的变化还是浓度上的变化都会导致海洋水色反射中的颗粒变化。在各种算法成熟之前，我们可以预料探测浓度和成分的各种算法的不确定性，源于我们区分二者的有限能力。

另外，人们已知特定类型浮游植物的光学特性可能会根据生长环境的变化而改变(如：Stramski和Morel，1990；Fujiki和Taguchi，2002；Stramski等，2002；Nair等2008)。单个浮游植物种类或群组的光学特性可塑性设定了精度的极限值，我们能够凭借该值提取浮游植物类型，但是我们尚未建立此类极限值。

总的来说，海洋水色传感器可用于算法开发的波段数量有限，所有设计用于根据遥感提取多种海洋特性的算法必须面临的问题是未知模型参数的数量大于可用波段的数量。另外，其他某些海洋和大气成分的光谱信号的相似性(比

如，碎屑颗粒和有色溶解物的吸收光谱，海洋颗粒和气溶胶的后向散射光谱）可能会限制我们区分它们的能力，反过来会在推测植物固有吸收光谱时带来误差。尤其是不免完善的大气校正的剩余误差可能是海表反射中不可忽略的部分（Hu 等，2013）。今后，具有更多光谱波段的海洋水色传感器（如：Fishman 等，2012），可以覆盖更大的光谱范围，将有助于解决其中某些难题。

6.4 建立现场数据库的必要性

集中精力收集并校对全球范围内的现场数据将会给比对工作带来好处。这种数据库的建立应该是社会的头等大事。数据库中应该包含哪些内容？第 2 章阐述了各种目前用于研究浮游植物群落结构的现场方法。因为不同方法会带来互补信息，而且不同的卫星算法或多或少地与不同的现场方法匹配（表 2.3），很重要的一点是这种数据库从各种现场方法中获取信息，于每一种卫星算法都可以与最匹配该算法的方法收集到的现场数据进行比对。另外，我们也需要把现场数据视为可以为不能从遥感中获取的信息带来补充性的数据。将卫星与现场数据结合，相比于单独使用任何一种方法，让我们能够对海洋环境中的浮游植物群落形成更加完整的描绘。

对于浮游植物类型算法的进一步开发，我们必须依赖于浮游植物内在光学特性的改进信息，而不是其他因素。我们需要列出不同类型浮游植物的光学特性，并且更好地了解特定类型浮游植物光学特性的变化。因此，将所提议的现场数据与自然环境中的浮游植物的内在光学特性相结合十分重要。

6.5 有害藻华

有害藻华可视为具有有害影响的一组浮游植物功能类型。有一些浮游植物类型，尤其是在第 3 章讨论的，具有阻碍价值，有一些已知对海洋生命和人类是有害的。但是有害藻华的探测尤为复杂，因为浮游植物的某些种类可能是在某些生长条件下才是有害或者有毒的。比如：尖刺拟菱形藻已知包括有毒和无毒菌株，有些菌株仅在某种生长条件下具有毒性，因此这种毒害活动的遥感尤为困难（Sathyendranath 等，1997）。探测有害藻华面临的特定问题不属于本文的范畴，而是属于另一篇目前正在准备的论文。

6.6 2 类水体

虽然本书聚焦于从海洋水色辐射计探测浮游植物类型，但是人们对这个领

域投入了同样的精力来解决所谓的2水体中海洋水色的遥感问题，除了浮游植物之外的物质（包括悬浮物和有色溶解有机物）也对海洋水色信号具有重要且独立的影响。从这种意义上来说，2类水体的算法和以光谱标记为手段的浮游植物功能类型算法都是试图从卫星数据中提取多重的、独立的海洋组成部分，从数学的角度来看，这两个领域面对的难题是相似的。我们可能有机会推进这两个领域，但是尚未完全实施。

另外，需要强调的是目前可用的大多数浮游植物功能类型算法大多设计用于开放海域，可以放心地假设除了浮游植物之外的物质的影响会以一种可以预测的方式随着浮游植物发生变化。换句话说，他们主要代表着1类水体。其中的一个例外是在水表漂浮的藻类水华，即在第3章讨论的，比如浒苔、马尾藻、束毛藻或者其他类型蓝藻的藻华也会发生在具有复杂光学性质的2类水体。但是这些水华，通常在NIR和可见光中表现出独特的光谱形状，因此减小了算法开发和性能的光学复杂性。

6.7 今后工作的方向

本报告的前3章阐述了根据卫星数据探测浮游植物类型的各种现有算法，并介绍每一种算法的优点和局限。这些章节及本章的之前各节，是为了帮助我们认识知识上的差距，指出未来发展的方向。一些尚未出现的问题也在本文进行了讨论。

重要的一点是从太空探测浮游植物类型这个领域，如果与海洋水色遥感的其他方面隔离开来就无法实现。比如，大气校正或者仪器校准中的误差可能影响浮游植物类型的提取算法，并极有可能增加本质上的不确定性。因此，改进浮游植物类型算法的先决条件是良好校准的仪器加上高光谱分辨率和高精度。

毫无疑问，较高的光谱分辨率将会给浮游植物类型算法的改进带来好处。但是针对未来传感器筛选最优波段时应采用哪些标准呢？浮游植物特征色素的活体吸收波段中波峰的位置可以提供一系列的标准。但是这些标准必须以其他标准为手段进行优化，比如把波段与大气传递“窗口”对齐从而减少大气校正的问题。Sathyendranath等（1989）和Lee等（2007）检验了2类水体最优波长的问题，但是尚无优化波段以便探测浮游植物类型的类似分析。

如果具有高光谱能力的海洋水色传感器变得常规化，这些考虑可能不再重要，除非船载光谱组合提高信噪比。随着时间的推移，我们预计利用高光谱能力的算法将得到进一步的发展和应用（比如以光谱导数为手段的算法，5.3一节中有所阐述）。对于目前由各种太空研究机构计划的几个任务，比如PACE任务（NASA, 2010）以及GEO-CAPE任务（Fishman, 2012），可能在不久

的将来我们就能拥有具有足够的空间和时间分辨率的最适合渔业应用的高光谱传感器。

科学的发展需要跟上此类技术进步的节奏。随着我们对浮游植物类型内在光学特性认识的提高，海洋水色模型也会随着时间的推移而得到发展。但是还有其他值得考虑的事情：对于作为各种算法的基础的很多模型，目前不包括跨光谱过程，比如浮游植物色素以及有色溶解有机物的拉曼散射或者荧光[虽然存在例外情况，比如 Bracher 等 (2009) 的研究结果结合了拉曼散射。]改进海洋水色模型仍旧是今后工作的目标。

人们已经开发了一些基于光谱中红色区域叶绿素信号的浮游植物类型算法。但是，近年来进行的水中算法比对 (Brewin 等, 2013) 表明试图对 670 nm 浮游植物吸收提供独立信息的算法效果不佳。这些难题很可能来自开放海洋中遥感反射信号在 670 nm 通常较低或者可能是未考虑荧光影响。可以肯定的是，浮游植物类型的检测将会从整个光谱吸收特性的可靠检索中受益，而不是仅仅检索其中的一部分。

6.8 服务于用户群体

如第 1 章所述，提取浮游植物类型算法的开发在对浮游植物功能类型在对海洋中生物地球化学循环以及与气候相关的海气通量方面的作用方面的认识与开发与生物地理化学和气候研究人们的关注一致。因此，算法和产品根据这些研究的需求进行设计。

为了使海洋水色产品对生物地球化学领域更加实用，我们需要在生物地球化学模型和遥感之间，进一步探索海洋生态系统的特性。遥感观测浮游植物生物量的典型指标是叶绿素浓度，有很多实用的应用适于这种生物量的测量，比如初级生产力模型。但是生态系统中的典型要素是碳或者氮生物量，在不同的浮游植物浓度测量之间转换并非易事。比如，浮游植物中的碳-叶绿素比值已知会改变 1~2 个等级，这种变化可能与存在的浮游植物类型及其生长条件相关 (如: Cloern 等, 1995; Sathyendranath 等, 2009)。建模人员和遥感科学家必须团结合作，了解造成这些因素发生变化的原因，从而更好地对比模型和观测结果。

增强产品的可访问性也很重要。与“标准”的海洋水色产品不同——如可以从几个数据门户网站 (如: NASA GSFC, <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>) 获得并查询的叶绿素浓度和漫衰减等，通过定制算法获得的浮游植物类型产品中，大多数是普通用户群体通常无法获得的。今后的工作方向应该是致力于使这些产品操作方便从而促进更多应用。反过来，在跨学科研究中应用 PFT 产

品所获得的结果可以用于这些产品有效性的独立验证，并提供反馈帮助我们优化各种算法和产品。

6.9 总结

让我们重温本书第2章中提到的，描述浮游植物群落结构，需要各种各样的现场观测。类似地，我们需要多种算法从卫星数据提取浮游植物群落的关键信息。另外，我们必须承认海洋总会隐藏某些秘密，遥感设备无法识别，所以遥感本身不是总能满足我们的需求。海洋学家面临的挑战是集合各种观测工具，不论是现场的还是遥感的，互相补足，拼接出全球浮游植物的全貌。



参考文献

- Agustí S, 2004. Viability and niche segregation of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* cells across the Central Atlantic Ocean [J]. *Aquat Microb Ecol*, 36: 53-59.
- Aiken J, Moore G, 2000. Case 2 (S) Bright pixel atmospheric correction [R]. Meris Atbd 2. 6, PO-TN-MEL-GS-0005, 6.
- Aiken J, Fishwick J, Lavender S, et al, 2007. Validation of MERIS reflectance and chlorophyll during the BENCAL cruise October 2002: preliminary validation of new demonstration products for phytoplankton functional types and photosynthetic parameters [J]. *Int. J. Remote Sens.* 28: 497-516.
- Aiken J, Hardman-Mountford N J, Barlow R, et al, 2008. Functional links between bioenergetics and bio-optical traits of phytoplankton taxonomic groups: an overarching hypothesis with applications for ocean colour remote sensing [J]. *J. Plankton Res.*, 30 (2): 165-181.
- Aiken J, Pradhan Y, Barlow R, et al, 2009. Phytoplankton pigments and functional types in the Atlantic Ocean: A decadal assessment, 1995-2005 [J]. *Deep-Sea Res.* II, 56: 899-917.
- Allali K, Bricaud A, Claustre H, 1997. Spatial variations in the chlorophyll-specific absorption coefficients of phytoplankton and photosynthetically active pigments in the equatorial Pacific [J]. *J. Geophys. Res.* 102: 12, 413-12, 423.
- Alen J I, Aiken J, Anderson T R, et al, 2010. Marine ecosystem models for Earth systems applications: the MarQUEST experience [J]. *J. Mar. Sys.* 81: 19-33.
- Alvain S, Loisel H, Dessailly D, 2012. Theoretical analysis of ocean color radiances anomalies and implications for phytoplankton groups detection in case 1 waters [J]. *Opt Express*, 20 (2): 1070-1083.
- Alvain S, Le Quéré C, Bopp L, et al, 2013. Rapid climatic driven shifts of diatoms at high latitudes [J]. *Remote Sens. Environ.*, 132: 195-201.
- Alvain S, Moulin C, Dandonneau Y, et al, 2005. Remote sensing of phytoplankton groups in case 1 waters from global SeaWiFS imagery [J]. *Deep-Sea Res., Part I*, 52: 1989-2004.
- Alvain S, Moulin C, Dandonneau Y, et al, 2008. Seasonal distribution and succession of dominant phytoplankton groups in the global ocean: A satellite view [J]. *Global Biogeochem Cy*, 22 (3): 278-284.
- Alvain S, Moulin C, Dandonneau Y, et al, 2006. A species-dependent bio-optical model of

- case 1 waters for global ocean color processing [J]. Deep Sea Res, I, 53: 917-925.
- Amin R, Zhou J, Gilerson A, et al, 2009. Novel optical techniques for detecting and classifying toxic dinoflagellate *Karenia brevis* blooms using satellite imagery [J]. Opt. Express, 17: 9126-9144.
- Anderson D M, 1995. Identification of harmful algal species using molecular probes: an emerging perspective [M]. //Lassus P, Arzul G, Erard E, et al. Harmful marine algal blooms. (Eds.), Lavoisier.
- Anderson D M, 2007. The ecology and oceanography of harmful algal blooms: multidisciplinary approaches to research and management [M]. Anton Bruun Memorial Lecture, UNESCO, Paris.
- Anderson D M, Hoagland P, Kaoru Y, et al, 2000. Estimated annual economic impacts from harmful algal blooms (HABs) in the United States [R]. Technical Report WHOI-2000-11, Woods Hole Oceanographic Institute, Woods Hole, Mass.
- Anderson D M, Kulis D M, Keafer B A, et al, 2005. Identification and enumeration of *Alexandrium* spp. from the Gulf of Maine using molecular probes [J]. Deep-Sea Res, II, 52: 2467-2490.
- Anthony E J, Vanhee S, Ruz M H, 2006. Short-term beach-dune sand budgets on the north sea coast of France: Sand supply from shoreface to dunes, and the role of wind and fetch [J]. Geomorphology, 81 (3/4): 316.
- Antoine D, André J M, Morel A, 1996. Oceanic primary production II. Estimation at global scale from satellite (Coastal Zone Color Scanner) chlorophyll [J]. Global Biogeochem. Cy, 10: 57-69.
- Archer D, Aiken J, Balch W, et al, 1997. A meeting place of great ocean currents: shipboard observations of a convergent front at 2 °N in the Pacific [J]. Deep Sea Res, Part II, 44: 1827-1849.
- Armstrong R, 1999. Stable model structures for representing biogeochemical diversity and size spectra in plankton communities [J]. J Plank Res, 21: 445-464.
- Arnold S R, Spracklen D V, Gebhardt S, et al, 2010. Relationships between atmospheric organic compounds and air-mass exposure to marine biology [J]. Env Chem, 7 (3): 232-241.
- Arrigo K R, Robinson D H, Worthen D L, et al, 1999. Phytoplankton community structure and the drawdown of nutrients and CO₂ in the Southern Ocean [J]. Science, 283: 365-367.
- Aumont O, Maier-Reimer E, Blain S, et al, 2003. An ecosystem model of the global ocean including Fe, Si, P colimitations [J]. Global Biogeochem. Cy, 17 (2): 1060.
- Austin R W, 1974. The remote sensing of spectral radiance from below the ocean surface [M]. //Jerlov N G, Steenmann-Nielsen E. Optical aspects of oceanography (Eds.). London: Academic Press.
- Babin M, 2005. Phytoplankton fluorescence: theory, current literature and *in situ* measure-

- ment [M]. //Babin M, Roesler C S, Cullen J J. Real-time observation systems for ecosystem dynamics and harmful algal blooms (Eds.), UNESCO, Paris.
- Babin M, Morel A, Claustre H, et al, 1996. Nitrogen- and irradiance-dependent variations of the maximum quantum yield of carbon fixation in eutrophic, mesotrophic and oligotrophic marine systems [J]. Deep-Sea Res, 43: 1241-1272.
- Balch W M, Eppley R W, Abbott M R, et al, 1989. Bias in satellite-derived pigment measurements due to coccolithophores and dinoflagellates [J]. J Plank Res, 11: 575-581.
- Balch W M, Holligan P M, Ackleson S G, et al, 1991. Biological and optical properties of mesoscale coccolithophore blooms in the Gulf of Maine, Limnol [J]. Oceanogr, 36: 629-643.
- Balch W M, Gordon H R, Bowler B C, et al, 2005. Calcium carbonate measurements in the surface global ocean based on Moderate-Resolution Imaging Spectrometer data [J]. J Geophys Res, 110 (C07001), doi: 10.1029/2004JC002560.
- Barlow R G, Aiken J, Moore G F, et al, 2004. Pigment adaptations in surface phytoplankton along the eastern boundary of the Atlantic Ocean [J]. Mar Ecol Prog Ser, 281: 13-26.
- Barnes C, Irigoien X, De Oliveira J A A, et al, 2011. Predicting marine phytoplankton community size structure from empirical relationships with remotely sensed variables [J]. J Plankton Res, 33 (1): 13-24.
- Beaufort L, Couapel M, Buchet N, et al, 2008. Calcite production by coccolithophores in the south east Pacific Ocean [J]. Biogeosciences, 5: 1101-1117.
- Beaugrand G, 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea [J]. Nature, 426: 661-664.
- Beaugrand G, Reid P, 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate [J]. Global Change Biol, 6: Sol-817.
- Behrenfeld M J, Randerson J T, McClain C R, et al, 2001. Biospheric primary production during an ENSO transition [J]. Science, 291: 2594-2597.
- Belviso S, Masotti I, Tagliabue A, et al, 2012. DMS dynamics in the most oligotrophic subtropical zones of the global ocean [J]. Biogeochem. doi: 10.1007/s10533-011-9648-1.
- BenMustapha Z, Alvain S, Jamet C, et al, 2013. Automatic classification of water leaving radiance anomalies from global SeaWiFS imagery: Application to the detection of phytoplankton groups in open ocean waters [J]. Remote Sens. Environ. doi: 10.1016/j.rse.2013.08.046
- Bernard S, Probyn T A, Quirantes A, 2009. Simulating the optical properties of phytoplankton cells using a two-layered spherical geometry [J]. Biogeosciences Discuss, 6: 1497-1563.
- Bernard S, Shillington F A, Probyn T A, 2007. The use of equivalent size distributions of natural phytoplankton assemblages for optical modeling [J]. Opt. Express 15 (5): 1995-2007.
- Beutler M, Wiltshire K H, Meyer B, et al, 2002. A fluorometric method for the differentiation of algal populations *in vivo* and *in situ* [J]. Photosyn. Res. 72: 39-53.

- Bidigare R R, Morrow J H, Kiefer D A, 1989. Derivative analysis of spectral absorption by photosynthetic pigments in the western Sargasso Sea [J]. *J. Mar. Res.* 47: 323-341.
- Bidigare, R. R. , Ondrusek, M. E. , Morrow, J. H. , Kiefer, D. (1990) . *In vivo* absorption properties of algal pigments [M]// Spinrad R W. SPIE vol. 1302 Ocean Optics X, (Ed.) , 290-302, SPIE.
- Bidigare R R, Van Heukelem L, Trees C C, 2002. HPLC phytoplankton pigments: sampling, laboratory methods, and quality assurance procedures [M]// Mueller J L, Fargion G S. Ocean optics protocols for satellite ocean color sensor validation. NASA, Goddard Space Flight Center: 258-268.
- Biegala I C, Not F, Vaulot D, et al, 2003. Quantitative assessment of picoeukaryotes in the natural environment by using taxon-specific oligonucleotide probes in association with tyramide signal amplification- fluorescence *in situ* hybridization and flow cytometry [J]. *Appl. Env. Microbiol.* 69: 5519-5529.
- Blackford J C, Allen J I, Gilbert F J, 2004. Ecosystem dynamics at six contrasting sites: a generic modelling study [J]. *J Mar Syst.* 52 (1-4): 191-215.
- Blomster J, Back S, Fewer p d, et al, 2002. Novel morphology in *Enteromorpha* (Ulvo-phyceae) forming green tides [J]. *Am J Botany*, 89 (11): 1756-1763.
- Blum M, Rozanov V, Burrows J P, 2012. Coupled ocean-atmosphere radiative transfer model in framework of software package SCIATRAN: Selected comparisons to model and satellite data [J]. *Adv Space Res.* 49 (12): 1728-1742.
- Bohren C F, Singham S B, 1991. Backscattering by nonspherical particles - a review of methods and suggested new approaches [J]. *J Geophys Res.* 96: 5269-5277.
- Booth B C, 1993. Estimating cell concentration and biomass of autotrophic plankton using microscopy [M]// Kemp P F, Sherr B F, Sherr EZB, et al. *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. CRC Press: 199-206.
- Bopp I, Aumont O, Cadule P, et al, 2005. Response of diatoms distribution to global warming and potential Implications: A global model study [J]. *Geophys Res Letters* 32: L19606, doi: 10.1029/2005GL023653.
- Borstad G A, Gower J F R, Carpenter E J, et al, 1989. Development of algorithms for remote sensing of marine *Trichodesmium* [C]. *Int. Geosci. Remote Sens. Symposium (IGARSS89)*, Vancouver, BC Canada.
- Boss E, Pegau W S, Gardner W D, et al, 2001a. Spectral particulate attenuation and particle size distribution in the bottom boundary layer of a continental shelf [J]. *J Geophys Res.* 106: 9509-9516.
- Boss E, Pegau W S, Lee M, et al, 2004. Particulate backscattering ratio at LEO 15 and its use to study particle composition and distribution [J]. *J Geophys Res.* 109: doi: 10.1029/2002JC001415.
- Boss E, Twardowski M S, Herring S, 2001b. Shape of the particulate beam attenuation spec-

- trum and its inversion to obtain the shape of the particulate size distribution [J]. Appl Opt, 40: 4885-4893.
- Bouman H, Platt T, Sathyendranath S, et al, 2005. Dependence of light-saturated photosynthesis on temperature and community structure [J]. Deep Sea Res I, 52: 1284-1299.
- Bowers H A, Tengs T, Glasgow H B, et al, 2000. Development of realtime PCR assay for rapid detection of *Pfiesteria piscicida* and related dinoflagellates [J]. Appl. Env. Microbiol. 66: 4641-4648.
- Bowers H A, Triceb T M, Magnien R E, et al, 2006. Detection of *Pfiesteria* spp. by PCR in surface sediments collected from Chesapeake Bay tributaries (Maryland) [J]. Harmful Algae 5: 342-351.
- Boyd P W, Newton P, 1999. Does planktonic community structure determine downward particulate organic carbon flux in different oceanic provinces [J]. Deep Sea Res, I 46: 63-91.
- Bracher A, Vountas M, Dinter T, et al, 2009. Quantitative observation of cyanobacteria and diatoms from space using PhytoDOAS on SCIAMACHY data [J]. Biogeosciences 6: 751-764.
- Brewin R J W, Devred E, Sathyendranath S, et al, 2011a. Model of phytoplankton absorption based on three size classes [J]. Appl. Optics, 50 (2): 4535-4549.
- Brewin R J W, Hardman-Mountford N J, Lavender S, et al, 2011b. An intercomparison of bio-optical techniques for detecting dominant phytoplankton size class from satellite remote sensing [J]. Remote Sens Environ, 115 (2): 325-339.
- Brewin R J W, Hirata T, Hardman-Mountford N J, et al, 2012. The influence of the Indian Ocean Dipole on interannual variations in phytoplankton size structure as revealed by Earth Observation [J]. Deep Sea Res, II 77-80: 117-127.
- Brewin R J W, Lavender S J, Hardman-Mountford N J, 2010b. Mapping size-specific phytoplankton primary production on a global scale [J]. J. Maps. 1-15.
- Brewin R J W, Lavender S J, Hardman-Mountford N J, et al, 2010c. A spectral response approach for detecting dominant phytoplankton size class from satellite remote sensing [J]. Acta Oceanologica Sinica, 29: 14-32.
- Brewin R J W, Sathyendranath S, Hirata T, et al, 2010a. A three-component model of phytoplankton size class for the Atlantic Ocean [J]. Ecol Model, 221: 1472-1483.
- Brewin R J W, Sathyendranath S, Lange P K, et al, 2014. Comparison of two methods to derive the size-structure of natural populations of phytoplankton [J]. Deep-Sea Res, I 85: 72-79.
- Brewin R J W, Sathyendranath S, Müller D, et al, 2013. The Ocean Colour Climate Change Initiative: III A roundrobin comparison on in-water bio-optical algorithms [J]. Remote Sens Environ doi: 10.1016/j.rse.2013.09.016.
- Bricaud A, Babin M, Claustre H, et al, 2010. Light absorption properties and absorption budget of Southeast Pacific waters [J]. J Geophys Res, 115: C08009.

- Bricaud A, Babin M, Morel A, et al, 1995. Variability in the chlorophyll specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parameterization [J]. *J Geophys Res*, 100: 13, 321-13, 332.
- Bricaud A, Ciotti A M, Gentili B, 2012. Spatial-temporal variations in phytoplankton size and colored detrital matter absorption at global and regional scales, as derived from twelve years of SeaWiFS data (1998—2009) [J]. *Global Biogeochem Cy*, 26: GB1010.
- Bricaud A, Claustre H, Ras J, et al, 2004. Natural variability of phytoplanktonic absorption in oceanic waters: Influence of the size structure of algal populations [J]. *J Geophys Res*, 109: C11010.
- Bricaud A, Mejia C, Biondeau-Patissier D, et al, 2007. Retrieval of pigment concentrations and size structure of algal populations from their absorption spectra using multilayered perceptrons [J]. *Appl Optics*, 46 (8): 1251-1260.
- Bricaud A, Morel A, Babin M, et al, 1998. Variations of light absorption by suspended particles with the chlorophyll a concentration in oceanic (case 1) waters: Analysis and implications for bio-optical models [J]. *J Geophys Res*, 103: 31, 033-31, 044.
- Bricaud A, Zaneveld J R V, Kitchen J C, 1992. Backscattering efficiency of coccolithophorids: use of a threelayered sphere model. [C]// Gilbert G D. *Ocean Optics XI*. Proc SPIE 1750, 27-33.
- Broerse A T C, Tyrell T, Young J R, et al, 2003. The cause of bright waters in the Bering Sea in winter [J]. *Continental Shelf Res*, 23: 1579-1596.
- Brotas V, Brewin R J W, Sá e, et al, 2013. Deriving phytoplankton size classes from satellite data: validation along a trophic gradient in the Eastern Atlantic Ocean [J]. *Remote Sens Environ*, 134: 66-77.
- Brown C W, 2000. Spatial and temporal variability of *Emiliania huxleyi* blooms in SeaWiFS imagery [J]. *Proc Am Geophys Soc Ocean Sciences*: 24-28.
- Brown C W, Podesta G P, 1997. Remote sensing of coccolithophore blooms in the western South Atlantic Ocean [J]. *Remote Sens Environ*, 60: 83-91.
- Brown C W, Yoder J A, 1994. Coccolithophorid blooms in the global ocean [J]. *J Geophys Res*, 99: 7467-7482.
- Brownlee C, Taylor AIR, 2002. Algal calcification and silification [M]// Encyclopedia of life sciences. Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group: 1-6.
- Bruggeman J, Kooijman S A L M, 2007. A biodiversity-inspired approach to aquatic ecosystem modeling [J]. *Limnol Oceanogr*, 52 (4): 1533-1544.
- Bruland Kiwi Rue E L, Smith G J, DiTullio G R, 2005. Iron, macronutrients and diatom blooms in the Peru upwelling regime: brown and blue waters of Peru [J]. *Mar Chem*, 93: 81-103.
- Bruland Kiwi, Rue E L, Smith G J, 2001. Iron and macronutrients in California coastal upwelling regimes: Implications for diatom blooms [J]. *Limnol Oceanogr*, 46: 1661-1674.

- Budd J W, Drummer T D, Nalepa T F, et al, 2001a. Remote sensing of biotic effects: Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) influence on water clarity in Saginaw Bay, Lake Huron [J]. Limnol. Oceanogr, 46 (2): 213-223.
- Budd J W, Beeton A M, Stumpf R P, et al, 2001b. Satellite observations of *Microcystis* blooms in western Lake Erie [C]. Paper presented at the International Association of Theoretical and Applied Limnology, Verh [R]. Internat. Verein Limnol, Stuttgart.
- Campbell L, Hendrichs D W, Olson R J, et al, 2013. Continuous automated imaging-in-flow cytometry for detection and early warning of *Karenia brevis* blooms in the Gulf of Mexico [J]. Environ Sci Pollut, doi: 10.1007/s11356-012-1437-4.
- Canadell J G , LeQuéré C, Raupach M R, et al, 2007. Contributions to accelerating atmospheric CO₂ growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks [J]. PNAS, 104 (47): 18, 866-18, 870.
- Cannizzaro J P, Carder K L, Chen F R, et al, 2008. A novel technique for detection of the toxic dinoflagellate, *Karenia brevis*, in the Gulf of Mexico from remotely sensed ocean color data [J]. Cont Shelf Res, 28: 137-158.
- Cannizzaro J P, Hu C, English D C, et al, 2009. Detection of *Karenia brevis* blooms on the west Florida shelf using *in situ* backscattering and fluorescence data. Harmful Algae, 8: 898-909, doi: 10.1016/j.hal.2009.05.001.
- Capone D G, Subramaniam A, Montoya J P, et al, 1998. An extensive bloom of the diazotrophic cyanobacterium, *Trichodesmium*, in the Central Arabian Sea During the Spring Intermonsoon [J]. Mar Ecol Prog Series, 172: 281-292.
- Capone D G, Zehr j, Paerl H, et al, 1997. *Trichodesmium*: A globally significant marine cyanobacterium [J]. Science, 276: 1221- 1229.
- Carder K L, Steward R G, 1985. A remote-sensing reflectance model of a red-tide dinoflagellate off west Florida [J]. Limnol Oceanogr, 30: 286-298.
- Carder K L, Hawes S K, Baker K A, et al, 1991. Reflectance model for quantifying chlorophyll a in the presence of productivity degradation products [J]. J Geophys Res, 96: 20599-20611.
- Caron D A, 2013. Towards a molecular taxonomy for protists: benefits, risks, and applications in plankton ecology [J]. j Euk Microbiol, 60: 407-413.
- Carvalho G A, Minnett P J, Banzon V F, et al, 2011. Long-term evaluation of three satellite ocean color algorithms for identifying harmful algal blooms (*Karenia brevis*) along the west coast of Florida: A matchup assessment [J]. Remote Sens Environ, 115: 1-18, doi: 10.1016/j.rse.2010.07.007.
- Carvalho G A, Minnett P J, Fleming L E, et al, 2010. Satellite remote sensing of harmful algal blooms: A new multi-algorithm method for detecting the Florida Red Tide (*Karenia brevis*) [J]. Harmful Algae, 9: 440-448, doi: 10.1016/j.hal.2010.02.002.
- Cavender-Bares K K, Frankel S L, Chisholm S W, 1998. A dual sheath flow cytometer for

- shipboard analyses of phytoplankton communities from the oligotrophic ocean. *Limnol Oceanogr.* 43: 1383-1388.
- Cavender-Bares K K, Karl D M, Chisholm S W, et al, 2001. Nutrient gradients in the western North Atlantic Ocean: relationship to microbial community structure and comparison to patterns in the Pacific Ocean [J]. *Deep-Sea Res I*, 48: 2373-2395.
- Cavender-Bares K K, Mann E L, Chisom S W, et al, 1999. Differential response of equatorial Pacific phytoplankton to iron fertilization, *Limnol Oceanogr*, 44 (2): 237-246.
- Charleson R J, Lovelock J E, Andreae M O, et al, 1987. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate [J]. *Nature*, 326: 655-661.
- Chavez F P, Strutton P G, Friedrich G E, et al, 1999. Biological and chemical response of the equatorial Pacific ocean to the 1997-98 El Niño [J]. *Science*, 286: 2126-2131.
- Chazottes A, Bricaud A, Crépon M, et al, 2006. Statistical analysis of a database of absorption spectra of phytoplankton and pigment concentrations using self-organizing maps [J]. *Appl Optics*, 45 (31): 8102-8115.
- Chazottes A, Crépon M, Bricaud A, et al, 2007. Statistical analysis of absorption spectra of phytoplankton and of pigment concentrations observed during three POMME cruises using a neural network clustering method [J]. *Appl Optics*, 46 (18): 3790-3799.
- Chekalyuk A M, Landry M R, Goericke R, et al, 2012. Laser fluorescence analysis of phytoplankton across a frontal zone in the California Current ecosystem [J]. *J Plank Res*, 34: 761-777.
- Chisholm S W, 1992. Phytoplankton size [M] // Falkowski P G, Woodhead A D. Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea. New York: Springer.
- Chisholm S W, Olson R J, Zettler E R, et al, 1988. Anovel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone [J]. *Nature*, 334: 340-343.
- Ciotti A M, Bricaud A, 2006. Retrievals of a size parameter for phytoplankton and spectral light absorption by coloured detrital matter from water-leaving radiances at SeaWiFS channels in a continental shelf off Brazil [J]. *Limnol Oceanogr Methods*, 4: 237-253.
- Ciotti A M, Cullen J J, Lewis M R, 1999. A semi-analytical model of the influence of phytoplankton community structure on the relationship between light attenuation and ocean color [J]. *J Geophys Res*, 104: 1559-1578.
- Ciotti A M, Lewis M R, Cullen J J, 2002. Assessment of the relationships between dominant cell size in natural phytoplankton communities and the spectral shape of the absorption coefficient [J]. *Limnol. Oceanogr*, 47 (2): 404-417.
- Claustre H, 1994. The trophic status of various oceanic provinces as revealed by phytoplankton pigment signatures [J]. *Limnol Oceanogr*, 39: 1206-1210.
- Claustre H, Hooker S B, Van Heukelem L, et al, 2004. An intercomparison of HPLC phytoplankton methods using *in situ* samples: Application to remote sensing and database activities [J]. *Mar Chem*, 85: 41-64.

- Clavano W R, Boss E, Karp-Boss L, 2007. Inherent optical properties of nonspherical marine-like particles- from theory to observation [J]. Oceanogr Mar Biol, 45: 1-38.
- Cloern J E, Grenz C, Vidergar-Lucas L, 1995. An empirical model of the phytoplankton chlorophyll: carbon ratio - the conversion factor between productivity and growth rate [J]. Limnol Oceanogr, 40: 1313-1321.
- Coelho S M, Simon N, Ahmed S, et al, 2013. Ecological and evolutionary genomics of marine photosynthetic organisms [J]. Mol Ecol, 22: 867-907.
- Cokacar T, Kubilay N, Oguz T, 2001. Structure of *Emiliania huxleyi* blooms in the Black Sea surface waters as detected by SeaWiFS imagery [J]. Geophys Res Lett, 28 (24): 4607-4610.
- Collier J L, 2000. Flow cytometry and the single cell in phycology [J]. J Phycol, 36: 628-644.
- Colomb A, Gros V, Alvain S, et al, 2009. Variation of atmospheric volatile organic compounds over the Southern Indian Ocean (30-49° S) [J]. Environ Chem, 6: 70-82.
- Countway P D, Caron D A, 2006. Abundance and distribution of *Ostreococcus* sp. in the San Pedro Channel, California, as revealed by quantitative PCR [J]. Appl Env Microbiol, 72: 2496-2506.
- Cox P A, Banack S A, Murch S J, et al, 2005. Diverse taxa of cyanobacteria produce beta-N-methylamino-L-alanine, a neurotoxic amino acid [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 102 (27): 9734-9734.
- Craig S E, Lohrenz S E, Lee Z P, et al, 2006. Use of hyperspectral remote sensing reflectance for detection and assessment of the harmful alga, *Karenia brevis* [J]. Appl Optics, 45: 5414-5425.
- Cullen J J, 1985. Diel vertical migration by dinoflagellates: roles of carbohydrate metabolism and behavioral flexibility [J]. Contr Mar Sci, 27 (Suppl.): 135-152.
- Cullen J J, Ciotti A M, Davis R F, et al, 1997. Optical detection and assessment of algal blooms [J]. Limnol Oceanogr, 42: 1223-1239.
- Cullen J J, Franks P J S, Karl D M, et al, 2002. Physical influences on marine ecosystem dynamics [M]// Robinson A R, McCarthy J J, et al, The Sea. Volume 12, John Wiley & Sons.
- Cunningham A, 1990. Fluorescence pulse shape as a morphological indicator in the analysis of colonial microalgae by flow cytometry [J]. J Microbiol Meth, 11: 27-36.
- Cury P M, Shin Y-J, Planque B, et al, 2008. Ecosystem oceanography for global change in fisheries [J]. Trends Ecol Evol, 23: 338-346.
- Dall'Olmo G, Westberry T K, Behrenfeld M J, et al, 2009. Significant contribution of large particles to optical backscattering in the open ocean. Biogeosciences, 6 (6): 947-967.
- Dandonneau Y, Deschamps P-Y, Nicolas J-M, et al, 2004. Seasonal and interannual variability of ocean color and composition of phytoplankton communities in the North Atlantic,

- equatorial Pacific and South Pacific [J]. Deep-Sea Res II, 51: 303-318.
- Davidson K, Miller P I, Wilding T, et al, 2009. A large and prolonged bloom of *Karenia mikimotoi* in Scottish waters in 2006 [J]. Harmful Algae, 8 (2): 349-361.
- deBoyer Montégut e, Madec g, Fisher A S, et al, 2004. Mixed layer depth over the global ocean; An examination of profile data and a profile-based climatology [J]. J Geophys Res, 109: C12003.
- Demarcq H, Reygondeau G, Alvain S, et al, 2011. Monitoring marine phytoplankton seasonality from space [J]. Remote Sens Environ, 117: 211-222.
- DeMonte S, Soccodato A, Alvain S, et al, 2013. Can we detect oceanic biodiversity hotspots from space? [J]. ISME J. 1-3, doi: 10.1038/ismej.2013.72.
- Devassy V P, Bhattachari P M A, Qasim S Z, 1978. *Trichodesmium* phenomenon [J]. Ind J Mar Sci, 7 (3); 168-186.
- Devred E, Sathyendranath S, Stuart V, et al, 2006. A two-component model of phytoplankton absorption in the open ocean; Theory and applications [J]. J. Geophys. Res. 111; C03011.
- Devred E, Sathyendranath S, Stuart V, et al, 2011. A three component classification of phytoplankton absorption spectra; Applications to ocean-colour data [J]. Remote Sens Environ, 115 (9): 2255-2266.
- Dierssen H M, 2010. Perspectives on empirical approaches for ocean color remote sensing of chlorophyll in a changing climate [J]. P Natl Acad Sci USA, 107 (40): 17, 073-17, 078.
- Dierssen H, Smith R C, 2000. Bio-Optical properties and remote sensing ocean color algorithms for Antarctic Peninsula Waters [J]. J Geophys Res, 105 (C11): 26301-26312.
- Doney S C, 2006. The dangers of ocean acidification [J]. Scientific American, 294; 58-65.
- Doney Sic, Balch W M, Fabry V J, et al, 2009. Ocean acidification; A critical emerging problem for the ocean sciences. Oceanography, 22 (4): 16-25.
- D'Ovidio F, DeMontec S, Alvain S, et al, 2010. Fluid dynamical niches of phytoplankton types [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 107 (43): 18, 366-18, 370.
- Dubelaar G B J, Jonker R R, 2000. Flow cytometry as a tool for the study of phytoplankton [J]. Sci Mar, 64: 135-156.
- Dubelaar G B J, Gerritzen P L, 2000. CytoBuoy: a step forward towards using flow cytometry in operational oceanography [J]. Sci Mar, 64: 255-265.
- Dubelaar G B J, Groenewegen A C, Stokdijk W, et al, 1989. Optical Plankton Analyser; A flow cytometer for plankton analysis, II ; Specifications [J]. Cytometry, 10: 529-539.
- Duforêt-Gaurier L, Loisel H, Dessailly D, et al, 2010. Estimates of particulate organic carbon over the euphotic depth from *in situ* measurements. Application to satellite data over the global ocean [J]. Deep Sea Res I, 57 (3): 351-367.
- Dupouy C, Benielli-Gary D, Neveux J, et al, 2011. An algorithm for detecting *Trichodesmium* surface blooms in the South Western Tropical Pacific [J]. Biogeosci Discuss, 8: 5653-5689.

- Dupouy C, Neveux J, Subramaniam A, et al, 2000. Satellite captures *Trichodesmium* blooms in the southwestern tropical Pacific [J]. EOS Trans, 81 (2): 13-16.
- Dupouy C, Petit M, Dandonneau Y, 1988. Satellite detected cyanobacteria bloom in the southwestern tropical Pacific; Implication for oceanic nitrogen fixation [J]. Int J Remote Sens, 9: 389-396.
- Duyssens L N M, 1956. The flattening of the absorption spectrum of suspensions as compared to that of solutions [J]. Biochim Biophys Acta, 19: 1-12.
- Egeland E S, Guillard R R L, Liaaen-Jensen S, 1997. Additional carotenoid prototype representatives and a general chemosystematic evaluation of carotenoids in Prasinophyceae (Chlorophyta) [J]. Phytochem, 44: 1087- 1097.
- Eller G, Töbe K, Medlin L K, 2007. A set of hierarchical FISH probes for the Haptophyta and a division level probe for the Heterokonta [J]. J Plank Res, 29: 629-640.
- Eppley R W, Peterson B J, 1979. Panicle organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean [J]. Nature, 282: 677-680.
- Eppley R W, Holm-Hansen O, Strickland J D H, 1968. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates [J]. J Phycol, 4: 333-340.
- Estrada M, Berdalet E, 1997. Phytoplankton in a turbulent world [J]. Scientia Marina, 61 (Supl. 1): 125-140.
- Evers-King H, Bernard S, Robertson-Lain L, et al, 2014. Sensitivity in reflectance attributed to phytoplankton cell size; forward and inverse modelling approaches [J]. Optics Express, 22 (10): 11, 536-11, 551.
- Faust M A, Gulledge R A, 2002. Identifying harmful marine dinoflagellates [J]. Contrib U S Natl Herb, 42: 1-144.
- Faust M A, Norris K H, 1985. *In vivo* spectrophotometric analysis of photosynthetic pigments in natural populations of phytoplankton [J]. Limnol Oceanogr, 30: 1316-1322.
- Field C, Behrenfeld M, Randerson J, et al, 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components [J]. Science, 281: 237-240.
- Fishman J, Iraci L T, Al-Saadi J, et al, 2012. The United States' next generation of atmospheric composition and coastal ecosystem measurement: NASA's Geostationary Coastal and Air PollutionEvents (GEO-CAPE) Mission [J]. BAMS, 10: 1547-1566, DOI: 10.1175/BAMS-D-11-00201.1.
- Fletcher R L, 1996. The occurrence of "green tides": a review [M]// Schramm W, Nienhuis P H. Marine benthic Vegetation: Recent Changes and the Effects of Eutrophication. Springer, Berlin, Germany: 7-43.
- Foster R A, Zehr J P, 2006. Characterization of diatom-cyanobacteria symbioses on the basis of nifH, hetR and 16S rRNA sequences [J]. Environ Microbiol, 8: 1913-1925.
- Frankel S L, Binder B B, Chisholm S W, et al, 1990. A high-sensitivity flow cytometer for studying picoplankton [J]. Limnol Oceanogr, 35: 1164-1169.

- Fujiki T, Tagughl S, 2002. Variability in chlorophyll a specific absorption coefficient in marine phytoplankton as a function of cell size and irradiance [J]. *J Plank Res*, 24 (9): 859-874 doi: 10.1093/plankt/24.9.859.
- Fujiwara M, Hirawake T, Suzuki K, et al, 2011. Remote sensing of size structure of phytoplankton communities using optical properties of the Chukchi and Bering Sea shelf region [M]. *Biogeosci*. 4: 817-835.
- Galluzzi I, Penna A, Bertozzini E, et al, 2004. Development of Real-Time PCR assay for rapid detection and quantification of *A. minutum* (Dinoflagellate) [M]. *Appl Env Microbiol*, 70: 1199-1206.
- Gardner W D, Mishonov A V, Richardson M J, 2006. Global POC concentrations from *in situ* and satellite data [M]. *Deep-Sea Res II*, 53: 718-740.
- Garver S A, Siegel D A, Mitchell B G, 1994. Variability in near-surface particulate absorption spectra: What can a satellite ocean colorimager see? [M]. *Limnol Oceanogr*, 39: 1349-1367.
- Gege P, 1998. Characterization of the phytoplankton Lake Constance for classification by remote sensing [M]//Bäuerle E, Gaedke U. Lake Constance, Characterization of an ecosystem in transition. *Arch Hydrobiol Spec Issues Advanc Limnol*, 53: 179-193.
- Geider R J, Platt T, Raven J A, 1986. Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms: a synthesis [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 30: 93-104.
- Gieskes W W C, Kraay G W, 1983. Dominance of Cryptophyceae during phytoplankton spring bloom in the central North Sea detected by HPLC analysis of pigments [J]. *Mar Biol*, 75: 179-185.
- Goericke R, Montoya J P, 1998. Estimating the contribution of microalgal taxa to chlorophyll a in the fieldvariations of pigment ratios under nutrient- and light-limited growth [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 169: 87-95.
- Goffart A, Catalano G, Hecq J H, 2000. Factors controlling the distribution of diatoms and *Phaeocystis* in the Ross Sea [J]. *J Mar Sys*, 27: 161-175.
- Goldman J C, McCarthy J J, Peavey D G, 1979. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters [J]. *Nature*, 279: 210-215.
- Gordon H R, Balch W M, 1999. MODIS Detached Coccolith Concentration Algorithm, Theoretical Basis Document (ATBD) Version4 (ATDB-MOD-23) [R]. MODIS Ocean Discipline Group. http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/DOCS/MSL12/master_prodlist.html/#prod19.
- Gordon H R, Clark D K, 1980. Remote sensing optical properties of a stratified ocean: an improved interpretation [J]. *Appl Opt*, 19: 3428-3430.
- Gordon H R, McCluney W R, 1975. Estimation of the depth of sunlight penetration in the sea for remote sensing [J]. *Appl Opt*, 14: 413-416.
- Gordon H R, Boynton G C, Balch W M, et al, 2001. Retrieval of coccolithophorecalcite concentration from SeaWiFS imagery [J]. *Geophys Res Lett*, 28: 1587-1590.
- Gordon H R, Brown O B, Evans R H, et al, 1988. A semianalytic radiance model of ocean

- color [J]. *J Geophys Res*, 93: 10909-10924.
- Gordon H R, Clark D K, Brown J W, et al, 1983. Phytoplankton pigment concentrations in the Middle Atlantic Bight: Comparison of ship determinations and CZCS estimates [J]. *Appl Opt*, 22: 20-36.
- Gordon H R, Clark D K, Muller J L, et al, 1980. Phytoplankton pigments from the Nimbus-7 Coastal Zone Color Scanner - Comparisons with surface measurements [J]. *Science*, 210: 63-66.
- Gower J F R, King S A, 2011. Distribution of floating *Sargassum* in the Gulf of Mexico and the Atlantic Ocean mapped using MERIS [J]. *Int J Remote Sens*, 32: 1917-1929.
- Gower J, King S, Goncalves P, 2008. Global monitoring of plankton blooms using MERIS MCI [J]. *Int J Remote Sens*, 29 (21): 6209-6216.
- Gower J, Young E, King S, 2013. Satellite images suggest a new *Sargassum* source region in 2011 [J]. *Remote Sens Lett*, 4: 764-773.
- Gower J, King S, Borstad G, et al, 2005. Detection of intense plankton blooms using the 709 nm band of the MERIS imaging spectrometer [J]. *Int J Remote Sens*, 26: 2005-2012.
- Gower J, Hu C, Borstad G, et al, 2006. Ocean color satellites show extensive lines of floating *Sargassum* in the Gulf of Mexico [J]. *IEEE Trans Geosci Remote Sens*, 44: 3619-3625.
- Green R E, Sosik H M, Olson R J, 2003. Contributions of phytoplankton and other particles to inherent optical properties in New England continental shelf waters [J]. *Limnol Oceanogr*, 48: 2377-2391.
- Greene R M, Geider R J, Falkowski P G, 1991. Effect of iron on photosynthesis in a marine diatom [J]. *Limnol Oceanogr*, 36: 1772-1782.
- Gregg W W, Casey N W, 2007. Modeling coccolithophores in the global oceans [J]. *DeepSea Res II*, 54 (5-7): 447-477.
- Gregg W W, Ginoux P, Schopf P S, et al, 2003. Phytoplankton and iron: validation of a global three-dimensional ocean biogeochemical model [J]. *Deep-SeaRes II*, 50: 3143-3169.
- Groom S, Holligan P M, 1987. Remote sensing of coccolithophore blooms [J]. *Adv Space Res*, 7 (2): 273-278.
- Gruber N, Sarmiento J L, 1997. Global patterns of marine fixation and denitrification [J]. *Global Biogeochem Cy*, 11: 235-266.
- Guidi L, Stemmann L, Jackson G A, et al, 2009. Effects of phytoplankton community on production, size and export of large aggregates: A world-ocean analysis. *Limnol Oceanogr*, 54 (6): 1951-1963.
- Hallegraeff G M, 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase [J]. *Phycologia*, 32: 79-99.
- Hallegraeff G M, Jeffrey S W, 1984. Tropical phytoplankton species and pigments of continental shelf waters of North and North-West Australia [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 20: 59-74.

- Harlay J, Borges A V, VanDer Zee C, et al, 2010. Biogeochemical study of a coccolithophorid bloom in the northern, Bay of Biscay (NE Atlantic Ocean) in June 2004 [J]. *Prog Oceanogr*, 86: 317-336.
- Haywood A J, Steidinger K A, Truby E W, et al, 2004. Comparative morphology and molecular phylogenetic analysis of three new species of the genus *Karenia* (Dinophyceae) from New Zealand [J]. *J Phycol*, 40: 165-179.
- He M-X, Liu J, Yu F, et al, 2011. Monitoring green tides in Chinese marginal seas [M]// Morales J, Stuart V, Platt T. *Handbook of Satellite Remote Sensing Image Interpretation: Applications for Marine Living Resources Conservation and Management*. EU PRESPO and IOCCG, Dartmouth, Canada: 111 - 124.
- Henderson C, 2006. Paradise lost. *New Scientist*, August 5: 29-33.
- Henriksen P, Riemann B, Kaas H, et al, 2002. Effects of nutrient-limitation and irradiance on marine phytoplankton pigments [J]. *J Plank Res*, 24: 835-858.
- Hirata T, Brewin R J W, 2009. Phytoplankton community structure from space [J]. *GLOBEC International Newsletter*, 15 (1): 5-6.
- Hirata T, Hardman-Mountford N J, Brewin R J W, 2012. Comparing satellitebased phytoplankton classification methods [J]. *EOS Trans Am Geophys Union*, 93 (6): 59-60.
- Hirata T, Aiken J, Hardman-Mountford N J, et al, 2008a. An absorption model to derive phytoplankton size classes from satellite ocean colour [J]. *Remote Sens Environ*, 112 (6): 3153-3159.
- Hirata T, Hardman-Mountford N J, Aiken J, et al, 2008b. Optical approach to derive phytoplankton size classes using ocean color remote sensing [M] // *Ocean Optics XIX*. Castelvecchio Pascoli, Italy: 6-10 Oct. PDF No. oo080412 (CDROM) .
- Hirata T, Hardman-Mountford N J, Barlow R, et al, 2009. An inherent optical property approach to the estimation of size-specific photosynthetic rates in eastern boundary upwelling zones from satellite ocean colour: an initial assessment [J]. *Prog Oceanogr*, 83: 393-397.
- Hirata T, Hardman-Mountford N J, Brewin R J W, et al, 2011. Synoptic relationships between surface chlorophyll-a and diagnostic pigments specific to phytoplankton functional types [J]. *Biogeosciences*, 8: 311-327.
- Hoepffner N, Sathyendranath S, 1991. Effect of pigment composition on absorption properties of phytoplankton [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 73: 11-23.
- Hoepffner N, Sathyendranath S, 1993. Determination of the major groups of phytoplankton pigments from the absorption spectra of total particulate matter [J]. *J Geophys Res*, 98: 22789-22803.
- Holligan P M, Voilier Mi, Harbour Dis, et al, 1983. Satellite and ship studies of coccolithophore production along a continental-shelf edge [J]. *Nature*, 304: 339-342.
- Holligan P, Fernandez E, Aiken J A, et al, 1993. A biogeochemical study of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* in the North Atlantic [J]. *Global Biogeochem Cy*, 7: 879-900.

- Holm-Hansen O, Lorenzen C J, Holmes R W, et al, 1965. Fluorometric determination of chlorophyll [J]. *J Cons Int l'Exploration de al Mer*, 30: 3-15.
- Hood R R, Laws E A, Armstrong R A, et al, 2006. Pelagic functional group modeling: Progress, challenges and prospects [J]. *Deep-Sea Res II*, 53: 459-512.
- Hooker S B, Van Heukelem L, Thomas C S, et al, 2005. The second SeaWiFS HPLC Analysis Round-Robin Experiment (SeaHARRE-2) [J]. *Tech Memo 2005-212787*, NASA, Goddard Space Flight Center, Greenbelt, MD.
- Hovis W A, Clark D K, Anderson F, et al, 1980. Nimbus-7 Coastal Zone Color Scanner - System description and initial imagery [J]. *Science*, 210: 60-63.
- Hu C, 2009. A novel ocean color index to detect floating algae in the global oceans [J]. *Remote Sens Environ*, 113: 2118-2129.
- Hu C, He M-X, 2008. Origin and offshore extent of floating algae in Olympic sailing area [J]. *Eos AGU Trans*, 89 (33): 302-303.
- Hu C, Feng L, Lee Z, 2013. Uncertainties of SeaWiFS and MODIS remote sensing reflectance: Implications from clear water measurements [J]. *Remote Sens Environ*, 133: 163-182.
- Hu C M, Cannizzaro J, Carder K L, et al, 2010a. Remote detection of *Trichodesmium* blooms in optically complex coastal waters: Examples with MODIS full-spectral data [J]. *Remote Sens Environ*, 114 (9): 2048-2058.
- Hu C, Cannizzaro J P, Lee Z P, et al, 2011. Red tide detection in the Eastern Gulf of Mexico using MODIS imagery [R]// Morales J, Stuart V, Platt T, et al. *Handbook of Satellite Remote Sensing Image Interpretation: Applications for Marine Living Resources Conservation Management*. EUPRESPO and IOCCG, p. 293.
- Hu e, Lee Z, Ma R, et al. 2010b. Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) observations of cyanobacteria blooms in Taihu Lake, China [J]. *J Geophys Res*, 115: C04002, doi: 10.1029/2009JC005511.
- Hu e, Li D, Chen C, et al, 2010c. On the recurrent *Ulva prolifera* blooms in the Yellow Sea and East China Sea [J]. *J Geophys Res II S*, C05017, doi: 10.1029/2009JC005561.
- Hu C, Luerssen R, Muller-Karger F E, et al, 2008. On the remote monitoring of *Karenia brevis* blooms of the west Florida shelf [J]. *Cont Shelf Res*, 28: 159-176.
- Hu C, Muller-Karger F E, Taylor C, et al, 2005. Red tide detection and tracing using MODIS fluorescence data: A regional example in SW Florida coastal waters [J]. *Remote Sens Environ*, 97: 311-321.
- Huot Y, Babin M, 2010. Overview of fluorescence protocols: Theory, basic concepts, and practice [M]// Suggett D J, Prášil O, Borowitzka M A. *Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications*. pp. 31-74, Springer.
- Huot Y, Morel A, Twardowski M S, et al, 2008. Particle optical backscattering along a chlorophyll gradient in the upper layer of the eastern South Pacific Ocean [J]. *Biogeoscienc-*

- es 5: 495-507.
- Hutchinson G E, 1957. Concluding remarks [J]. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 22: 415-427.
- Iglesias-Rodríguez M D, Brown C W, Doney S C, et al, 2002. Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models: Coccolithophorids [J]. Global Biogeochem Cy, 16: doi: 10.1029/2001GB001454.
- IOCCG, 1999. Status and plans for satellite ocean-colour missions: considerations for complementary missions [R]//Yoder J A. Reports of the International Ocean-Colour Coordinating Group, No. 2, IOCCG, Dartmouth, Canada.
- IOCCG, 2006. Remote Sensing of Inherent Optical Properties: Fundamentals, Tests of Algorithms, and Applications [R]//Lee Z P Reports of the International Ocean-Colour Coordinating Group, No. 5, IOCCG, Dartmouth, Canada.
- Irigoien X, Meyer B, Harris, R, et al, 2004. Using HPLC pigment analysis to investigate phytoplankton taxonomy: the importance of knowing your species [J]. Helgoland Marine Research, 58: 77-82.
- Irwin A J, Finkel Z V, Schofield O M E, et al, 2006. Scaling-up from nutrient physiology to the sizestructure of phytoplankton communities [J]. J Plank Res, 28: 459-471.
- Jackson T, Bouman H A, Sathyendranath S, et al, 2011. Regional-scale change in diatom distribution in the Humboldt Current as revealed by remote sensing: implications for fisheries [J]. ICES J Mar Sci, 68: 729-736, doi: 10.1093/icesjms/fsq18.
- Jeffrey S W, Veske M, 1997. Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures [M]//Jeffrey S W, Mantoura RFC, Wright S W. Phytoplankton Pigments in Oceanography. UNESCO Publishing, Paris.
- Jeffrey S W, Mantoura R F C, Wright S W, 1997. Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods [M]. UNESCO, France.
- Jin X, Gruber N, Dunne J P, 2006. Diagnosing the contribution of phytoplankton functional groups to the production and export of particulate organic carbon, CaCO_3 , and opal from global nutrient and alkalinity distributions [M]. Global Biogeochem. Cycles 20. GB2015, doi: 10.1029/2005GB002532.
- Jochem F J, Mathot S, Quéguiner B, 1995. Size fractionated primary production in the open Southern Ocean in austral spring [M]. Polar Biol. 15: 381-392.
- Johnsen G, Nelson N B, Jovine R V M, et al, 1994. Chromoprotein- and pigment-dependent modelling of spectral light absorption in two dinoflagellates, *Prorocentrum minimum* and *Heterocapsa pygmaea* [M]. Mar Ecol Prog Ser, 114: 245-258.
- Johnsen G, Sakshaug E. (2007) . Bio-optical characteristics of PSII and PSI in 33 species (13 pigment groups) of marine phytoplankton, and the relevance for pulse-amplitude-modulated and fast-repetition-rate fluorometer [M]. J. Phycol. 43: 1236-1251.
- Johnson Z I, Zinser E R, Coe A, et al, 2006. Niche partitioning among *Prochlorococcus* eco-

- types along ocean-scale environmental gradients [M]. *Science* 311: 1737-1740.
- Johnsen G, Samset O, Granskog L, et al, 1994. *In vivo* absorption characteristics in 10 classes of bloom-forming phytoplankton-Taxonomic characteristics and responses to photoadaptation by means of discriminant analysis [M]. *Mar Ecol Prog Ser*, 105: 149-157, 10.3354/meps105149.
- Kahru M, Leppanen J-M, Rud O, 1993. Cyanobacterial blooms cause heating of the sea surface [M]. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 191: 1-7.
- Kahru M, Leppanen J-M, Rud O, et al, 2000. Cyanobacteria blooms in the Gulf of Finland triggered by saltwater inflow into the Baltic Sea [M]. *Mar Ecol Prog Ser*, 207: 13-18.
- Kameda T, Ishizaka J, 2005. Size-fractionated primary production estimated by a twophytoplankton community model applicable to ocean color remote sensing [M]. *J Oceanogr*, 61: 663-672.
- Karl D M, Letelier R, Tupas L, et al, 1997. The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean [M]. *Nature*, 388: 533-538.
- Keller M D, 1989. Dimethylsulfide production and marine phytoplankton: The importance of species composition and cell size [J]. *Biolog Oceanogr*, 6: 375-382.
- Keller M, Bellows W K, Guillard R R L, 1989. Dimethyl sulfide production in marine phytoplankton [M]// Saltzman E S, Cooper W J. Biogenic Sulfur in the Environment. American Chemical Society, Washington D C: 183-200.
- Kettle A J, Andreae M O, 2000. Flux of dimethylsulfide from the oceans: A comparison of updated data seas and flux models [J]. *J Geophys*, 105 (D22): 26, 793-26, 808.
- Kiefer D A, 1973. Fluorescence properties of natural phytoplankton populations [J]. *Mar Biol*, 22: 263-269.
- Ki J-S, Han M-S, 2006. A low-density oligonucleotide array study for parallel detection of harmful algal species using hybridization of consensusPCR products of LSU rDNA D2 domain [J]. *Biosens Bioelectron*, 21: 1812-1821.
- Kirk J T O, 1975a. A theoretical analysis of the contribution of algal cells to the attenuation of light within natural waters I. General treatment of suspensions of pigmented cells [J]. *New Phytologist*, 75: 11-20.
- Kirk J T O, 1975b. A theoretical analysis of the contribution of algal cells to the attenuation of light within natural waters II [J]. spherical cells *New Phytologist*, 75: 21-36.
- Kirkpatrick G J, Millie D J, Moline M A, et al, 2000. Optical discrimination of a phytoplankton species in natural mixed populations. *Limnol Oceanogr*, 45: 467-471.
- Kishi M J, Kashlwan M, Ware D M, et al, 2007. NEMURO-a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem [J]. *Ecol Model*, 202 (1-2): 12-25.
- Kitchen J C, Zaneveld J R V, 1992. A 3-layered sphere model of the optical-properties of phytoplankton [J]. *Limnol Oceanogr*, 37: 1680-1690.
- Kobayashi F, Takahashi K, 2002. Distribution along the equatorial transect in the western and

- central Pacific during the 1999 La Niña conditions. Deep Sea Res [J]. II, 49: 2810-2821.
- Kohonen T, 1984. Self Organization and Associative Memory [M]. 2nd ed. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- Kosakowska A, Lewandowska J, Ston J, et al, 2004. Qualitative and quantitative composition of pigments in *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) stressed by iron [J]. Biometals, 17: 45-52.
- Kostadlnov T S, Siegel D A, Maritorena S, 2009. Retrieval of the particle size distribution from satellite ocean color observations [J]. J Geophys Res, 114: C09015.
- Kostadlnov T S, Siegel D A, Maritorena S, 2010. Global variability of phytoplankton functional types from space: assessment via the particle size distribution [J]. Biogeosciences, 7: 3239-3257.
- Krüger O, Graßl H, 2011. Southern Ocean phytoplankton increases cloud albedo and reduces precipitation [J]. Geophys Res Lett, 38: L08809, doi: 10.1029/2011GL047116.
- Kuchler D A, Jupp D L B, 1988. Shuttle photograph captures massive phytoplankton bloom in the Great Barrier Reef [J]. Int J Remote Sens, 9 (8): 1299-1301.
- Kurekln A A, Miller P I, Vander Woerd H J, 2014. Satellite discrimination of *Karenia mikimotoi* and *Phaeocystis* harmful algal blooms in European coastal waters: Merged classification of ocean colour data [J]. Harmful Algae, 31: 163-176. doi: 10.1016/j.hal.2013.11.003.
- Lana A, Bell T G, Simó R, et al, 2010. An updated climatology of surface dimethylsulfide concentrations and emission fluxes in the global oceans [J]. Global Biogeochem Cy, 25 (1): GB1004 doi: 10.1029/2010GB003850.
- Laney S R, Sosik H M, 2014. Phytoplankton assemblage structure in and around a massive under-ice bloom in the Chukchi Sea [J]. Deep-Sea Res, II . http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.03.012.
- Lapointe B E, 1995. A comparison of nutrient-limited productivity in *Sargassum natans* from neritic vs. oceanic waters of the western North Atlantic Ocean [J]. Limnol Oceanogr, 40: 625-633.
- Laws E A, Falkowski P G, Smith Jr W O, et al, 2000. Temperature effects on export production in the open ocean [J]. Global Biogeochem Cy, 14: 1231-1246.
- Lee Z P, Carder K L, Arnone R A, 2002. Deriving inherent optical properties from water colour: a multiband quasi-analytical algorithm for optically deep waters [J]. Appl Optics, 41: 5755-5772.
- Lee Z P, Carder K L, Arnone R, et al. 2007. Determination of primary spectral bands for remote sensing of aquatic environments [J]. Sensors, 7: 3428-3441.
- Legendre L, LeFevre J, 1991. From individual plankton cells to pelagic marine ecosystems and to global biogeochemical cycles [M] // Demers S. Particle Analysis in Oceanography. Berlin, Springer.

- Lelong A, Hégaret H, Soudant P, et al. 2012. *Pseudonitzschia* (Bacillariophyceae) species, domoic acid and amnesic shellfish poisoning: revisiting previous paradigms [J]. *Phycologia*, 51: 168-216.
- Le Quéré C, Harrison S P, Prentice C I, et al, 2005. Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models [J]. *Global Change Biol*, 11 (11): 2016-2040, doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.1004.x.
- Letelier R M, Abbott M R, 1996. An analysis of chlorophyll fluorescence algorithms for the Moderate Resolution Imaging Spectrometer (MODIS) [J]. *Remote Sens Environ*, 58: 215-223.
- Letelier R M, Bidigare R R, Hebel D V, et al. 1993. Temporal variability of phytoplankton community structure based on pigment analysis [J]. *Limnol Oceanogr*, 38: 1420-1437.
- Lieberman O S, Shllo M, van Rijn J, 1994. The physiological ecology of a freshwater dinoflagellate bloom population: vertical migration, nitrogen limitation, and nutrient uptake kinetics [J]. *J Phycol*, 30: 964-971.
- Lima I D, Doney S C, 2004. A three-dimensional, multinutrient, and size-structured ecosystem model for the NorthAtlantic [J]. *Global Biogeochemical Cy*, 18: GB3019, doi: 10.1029/2003GB002146.
- Lima I D, Olson D B, Doney S C, 2002. Intrinsic dynamics and stability properties of size-structured pelagic ecosystem models [J]. *J Plank Res*, 24: 533-556.
- Liss P S, Hatton A D, Malin G, et al, 1997. Marine sulphur emissions [J]. *Phil Trans R Soc London*, B352: 159-169.
- Liu D, Keesing J K, Xing Q, et al, 2009a. World's largest macroalgal bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China [J]. *Mar Sci Bull*, doi: 10.1016/j.marpolbu
- Liu H, Probert I, Uitz J, et al, 2009b. Haptophyta rule the waves: extreme oceanic biodiversity in non-calcifying haptophytes explains the 19-Hex paradox [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 12803-12808.
- Llewellyn C A, Fishwick J R, Blackford J C, 2005. Phytoplankton community assemblage in the English Channel: a comparison using chlorophyll a derived from HPLC-CHEMTAX and carbon derived from microscopy cell counts [J]. *J Plank Res*, 27: 103-119.
- Lohrenz S E, Weidemann A D, Tuel M, 2003. Phytoplankton spectral absorption as influenced by community size structure and pigment composition [J]. *J Plank Res*, 25: 35-61.
- Loisel H, Morel A, 1998. Light scattering and chlorophyll concentration in case 1 waters: a reexamination [J]. *Limnol Oceanogr*, 43: 847-858.
- Loisel H, Poteau A, 2006. Inversion of IOP based on R_s and remotely retrieved K_d [M]// Lee Z P. Remote Sensing of Inherent Optical Properties: Fundamentals, Tests of Algorithms, and Applications. Reports of the International Ocean Colour Coordinating Group, No. 5. IOCCG, Dartmouth, Canada: 35-41.
- Loisel H, Stramski D, 2000. Estimation of the inherent optical properties of natural waters

- from the irradiance attenuation coefficient and reflectance in the presence of Raman scattering [J]. *Appl Optics*, 30 (18): 3001-3011.
- Loisel H, Lubac B, Dessailly D, et al, 2010. Effect of inherent optical properties variability on the chlorophyll retrieval from ocean color remote sensing: an *in situ* approach [J]. *Opt Express*, 18 (20): 20949-20959.
- Loisel H, Nicolas J-M, Deschamps P-Y, et al, 2002. Seasonal and interannual variability of particulate organic matter in the global ocean [J]. *Geophys Res Lett*, 29: 49-52.
- Loisel H, Nicolas J-M, Sciandra A, et al, 2006. Spectral dependency of optical backscattering by marine particles from satellite remote sensing of the global ocean [J]. *J Geophys Res*, 111: C09024.
- Longhurst A, 2006. Ecological Geography of the Sea [M]. 2nd ed. Elsevier, Amsterdam, 543 p.
- Longhurst A R, Sathyendranath S, Platt T, et al, 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data [J]. *J Plank Res*, 17: 1245-1271.
- Lovelock J, 2007. The Revenge of Gaia [M]. Penguin Books Ltd. ISBN 0141025972.
- Lü X, Qiao F, 2008. Distribution of sunken macroalgae against the background of tidal circulation in the coastal waters of Qingdao, China, in summer 2008 [J]. *Geophys Res Lett*, 35: L23614, doi: 10.1029/2008GL036084.
- Lubac B, Loisel H, Guiselin N, et al, 2008. Hyperspectral versus multispectral remote sensing approach to detect phytoplankton blooms in coastal waters: application to a *Phaeocystis globosa* bloom [J]. *J Geophys Res*, 113: C06026.
- Lutz V A, Sathyendranath S, Head E J, et al, 2001. Changes in the *in vivo* absorption and fluorescence excitation spectra with growth irradiance in three species of phytoplankton [J]. *J Plankton Res*, 23 (6): 555-569.
- MacIntyre H L, Lawrenz E, Richardson T L, 2010. Taxonomic discrimination of phytoplankton by spectral fluorescence [M]// Suggett D J, Prášil, O, Borowitzka M A. Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: Methods and applications. pp. 129-169, Springer.
- MacIsaac E A, Stockner J G, 1993. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy [M]// Kemp P F, Sherr B F, Sherr E B. Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. CRC Press: 187-198.
- Mackey M D, Mackey D J, Higgins H W, et al, 1996. CHEMTAX - a program for estimating class abundances from chemical markers: Application to HPLC measurements of phytoplankton [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 144: 265-283.
- Magaña H A, Contreras C, Villareal T A, 2003. A historical assessment of *Karenia brevis* in the western Gulf of Mexico [J]. *Harmful Algae*, 2: 163-171.
- Mahoney K L, 2003. Backscattering of light by *Karenia brevis* and implications for optical detection and monitoring [D]. Ph. D thesis, University of Southern Mississippi, Stennis Space Center, MS, USA, 116 p.
- Maier-Reimer E, Mikolajewicz U, Winguth A, 1996. Future ocean uptake of CO₂: interac-

- tion between ocean circulation and biology [J]. Climate Dynamics, 12: 711-721.
- Maloney C L, Field J G, 1991. The size-based dynamics of plankton foodwebs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows [J]. J Plankton Res, 13 (5): 1003-1038.
- Mangoni O, Modigh M, Conversano F, et al, 2004. Effects of summer ice a coverage on phytoplankton assemblages in the Ross Sea, Antarctica [J]. Deep Sea Res I , 51: 1601-1617.
- Marandino C A, De Bruyn W J, Miller S D, et al, 2008. DMS air/sea flux and gas transfer coefficients from the North Atlantic summertime coccolithophore bloom [J]. Geophys Res Lett, 35: L23S12, doi: 10.1029/2008GL036370.
- Marañón E, 2009. Phytoplankton size structure [M]// Steele J H, Turekian K, Thorpe S A. Encyclopedia of Ocean Sciences. Oxford, Academic Press.
- Marañón E, Cermeno P, Lopez-Sandoval D C, et al, 2013. Unimodal size-scaling of phytoplankton growth and the size dependence of nutrient uptake and use [J]. Ecology Lett, 16: 371-379.
- Margalef R, 1967. Some concepts relative to the organization of plankton [J]. Ann Rev Oceanogr Mar Biol, 5: 257-259.
- Margalef R, 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment [J]. Oceanologica Acta, 1: 439-509.
- Margalef R, 1994. Through the looking glass: how marine phytoplankton appears through the microscope when graded by size and taxonomically sorted [J]. Sci Mar, 58: 87-101.
- Marie D, Zhu F, Balague V, et al, 2006. Eukaryotic picoplankton communities of the Mediterranean Sea in summer assess by molecular approaches (DGGE, TTGE, QPCR) . FEMS Microb Ecol, 55: 403-415.
- Marinov I, Doney S C, Lima I D, 2010. Response of ocean phytoplankton community structure to climate change over the 21st century: partitioning the effects of nutrients, temperature and Light [J]. Biogeosciences 7: 3941-3959.
- Maritorena S, Siegel D A, Peterson A R, 2002. Optimization of a semianalytical ocean color model forglobalscale applications [J]. Appl Optics, 41 (15): 2705-2714.
- Martinez-Vicente V, Tilstone G, Sathyendranath S, et al, 2012. Contributions of phytoplankton and bacteria to the optical backscattering coefficient over the mid-Atlantic ridge [J]. Mar Ecol Prog Ser, 445: 37-51.
- Masotti I, Moulin C, Alvain S, et al, 2011. Large scale shifts in phytoplankton groups in the Equatorial Pacific during ENSO cycles [J]. Biogeosci, 8: 539-550.
- Mazard S L, Fuller N J, Orcutt K M, et al, 2004. PCR analysis of the distribution of unicellular cyanobacterial diazotrophs in the Arabian Sea [J]. Appl Env Microbiol, 70: 7355-7364.
- McCarthy J J, 2002. Biological responses to nutrients [M]// Robinson A R, McCarthy J J, Rothschild B J. The Sea. Volume 12. John Wiley & Sons: 219-244.
- McCave I N, 1975. Vertical flux of particles in the ocean [J]. Deep Sea Res, 22: 491-502.

- McClain C R, 2009. A decade of satellite ocean color observation [J]. Annu Rev Mar Sci, 1: 19-42.
- McGill B J, Enquist B J, Weiher E, et al, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits [J]. Trends Ecol Evol, 21 (4): 178-185.
- McKinna L I W, Furnas M J, Ridd P V, 2011. A simple, binary classification algorithm for the detection of *Trichodesmium* spp. within the Great Barrier Reef using MODIS imagery [J]. Limnol. Oceanogr. Methods 9: 50-66.
- Medin L K, Metfies K, Mehl H, et al, 2006. Picoeukaryotic plankton diversity at the Helgoland Time Series Site as assessed by three molecular methods [J]. Microbial Ecol, 52: 53-71.
- Medin L K, Wiebe H C, Kooistra H C F, 2010. Methods to estimate the diversity in the marine photosynthetic protist community with illustrations from case studies: a review [J]. Diversity, 2: 973-1014.
- Merceron M, Antoine V, Auby I, et al, 2007. *In situ* growth potential of the subtidal part of green-tide forming *Ulva* spp. stocks [J]. Sci Total Environ, 384: 293-305.
- MericoA, Tyrell T, Brown C W, et al, 2003. Analysis of satellite imagery for *Emiliania huxleyi* blooms in the Bering Sea before 1997 [J]. Geophys Res Lett, 30 (6): doi: 10.1029/2002GL016648.
- Metfies K, Medlin L K, 2004. DNA microchips for phytoplankton: The fluorescent wave of the future [J]. Nova Hedwigia, 79: 321-327.
- Metsamaa L, Kutser T, Strombeck N, 2006. Recognising cyanobacterial blooms based on their optical signature: a modelling study. Boreal Environ [J]. Res, 11 (6): 493-506.
- Michaels A F, Silver M W, 1988. Primary production, sinking fluxes and the microbial food web [J]. Deep-Sea Res I, 35: 473-490.
- Miller P I, Shutler J D, Moore G F, et al, 2006. SeaWiFS discrimination of harmful algal bloom evolution [J]. Int J Remote Sens, 27 (11): 2287-2301.
- Millie D F, Kirkpatrick G J, Vinyard B T, 1995. Relating photosynthetic pigments and *in vivo* optical density spectra to irradiance for the Florida red-tide dinoflagellate *Gymnodinium breve* [J]. Mar Ecol Prog Ser, 120: 65-75.
- Millie D F, Schofield O M, Kirkpatrick G J, et al, 1997. Detection of harmful algal blooms using photopigments and absorption signatures: A case study of the Florida red tide dinoflagellate, *Gymnodinium breve*. Limnol [J]. Oceanogr, 42: 1240-1251.
- Mitchell B G, 1994. Coastal zone color scanner retrospective [J]. J Geophys Res, 99 (C4): 7291-7292.
- Moberg E A, Sosik H M, 2012. Distance maps to estimate cell volume from two-dimensional plankton images [J]. Limnol Oceanogr Methods, 10: 278-288.
- Mobley C D, 1994. Light and Water; Radiative Transfer in Natural Waters [M]. Academic Press, San Diego, California, 592 pp.

- Mobley C, Sundman L, 2006. Hydrolight 4.4 technical documentation [M]. Tech rep, Sequoia Sci, Bellevue, Wash.
- Moisan T A, Sathyendranath S, Bouman H A, 2012. Ocean color remote sensing of phytoplankton functional types. Remote sensing of biomass-principles and applications [J]. In-tech, Rijeka, Croatia, 101-122.
- Moisan T A, Moisan J R, Linkswiler M A, et al, 2013. Algorithm development for predicting biodiversity based on phytoplankton absorption [J]. Cont Shelf Res, 55: 17-28.
- Moisander P H, Beinart, R A, Hewson I, et al, 2010. Unicellular cyanobacterial distributions broaden the oceanic N₂ fixation domain [J]. Science 327, doi: 1512- 1514. 10.1126/science.1185468.
- Moloney C L, Field J G, 1991. The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows [J]. J Plank Res, 13: 1003-1038.
- Moore J K, Doney S C, Lindsay K, 2004. Upper ocean ecosystem dynamics and iron cycling in a global three-dimensional model. Global Biogeochem [S]. Cy, 18. GB4028, doi: 10.1029/2004GB002220.
- Moore L R, Goericke R E, Chisholm S W, 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties [J]. Mar Ecol Prog Ser, 116: 259-275.
- Moore L R, Post A F, Rocap G, et al, 2002. Utilization of different nitrogen sources by the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus* [J]. Limnol Oceanogr, 47: 989-996.
- Moore T S, Campbell J W, Dowell M D, 2009. A class-based approach to characterizing and mapping the uncertainty of the MODIS ocean chlorophyll product [J]. Remote Sens Environ, 113: 2424-2430.
- Moore T S, Dowell M D, Franz B A, 2012. Detection of coccolithophore blooms in ocean color satellite imagery; a generalized approach for use with multiple sensors [J]. Remote Sens Environ, 117: 249-263.
- Morel A, 1973. Diffusion de la lumière par les eaux de mer. résultats expérimentaux et approche théorique [M]// AGARD Lecture Series No. 61, Optics of the Sea (Interface and In-water Transmission and Imaging) . London: North Atlantic Treaty Organisation.
- Morel A, 1988. Optical modeling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content (case I waters) [J]. J Geophys Res, 93: 10, 749-710, 768.
- Morel A, 1997. Consequences of a *Synechococcus* bloom upon the optical properties of oceanic (case I) waters [J]. Limnol Oceanogr, 42 (8): 1746-1754.
- Morel A, 2009. Are the empirical relationships describing the bio-optical properties of case 1 waters consistent and internally compatible [J]? J Geophys Res, 114: C01016.
- Morel A, Antoine D, 2000. Pigment index retrieval in Case 1 waters [R]. MERIS Level 2 algorithms theoretical basis document. European Space Agency.

- Morel A, Bricaud A, 1981. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton [J]. Deep-Sea Res, 28; 1375-1393.
- Morel A, Huot Y, Gentili B, et al, 2007. Examining the consistency of products derived from various ocean color sensors in open ocean (case 1) waters in the perspective of a multi-sensor approach [J]. Remote Sens Environ, 111: 69-88.
- Morel A, Prieur L, 1977. Analysis of variations in ocean color. Limnol. Oceanogr [J]. 22: 709-722.
- Mouw C B, Yoder J, 2010. Optical determination of phytoplankton size composition from global SeaWiFS imagery [J]. J Geophys Res, 115: C12018.
- Mouw C B, Yoder J, Doney S C, 2012. Impact of phytoplankton community size on a linked global ocean optical and ecosystem model [J]. J Marine Syst, 89: 61-75.
- Müller D, Krasemann H, Brewin R J W, et al, 2014. The Ocean Colour Climate Change Initiative: I. A methodology for assessing atmospheric correction processors based on *in-situ* measurements [J]. Remote Sens Environ.
- Nair A, Sathyendranath S, Platt T, et al, 2008. Remote sensing of phytoplankton functional types [J]. Remote Sens Environ, 112 (8): 3366-3375.
- NASA, 2010. Responding to the Challenge of Climate and Environmental Change [R]. NASA's Plan for a Climate-Centric Architecture for Earth Observations and Applications from Space. 48 pp. (<http://science.nasa.gov/earth-science/>) .
- Nelson N B, Siegel D A, Michaels A F, 1998. Seasonal dynamics of colored dissolved material in the Sargasso Sea [J]. Deep-Sea Res I, 45: 931-957.
- Nelson T A, Nelson A V, Tjoelker M, 2003. Seasonal and spatial patterns of "Green Tides" (ulvoid algal blooms) and related water quality parameters in the coastal waters of Washington State, USA [J]. Botanica Marina, 46: 263-275.
- NSSP, 2011. Guide for the Control of Molluscan Shellfish 2011 Revision [R]. <http://www.fda.gov/downloads/Food/GuidanceRegulation/FederalStateFoodPrograms/UCM350344.pdf>.
- Odum E P, 1959. Fundamentals of Ecology [M]. Philadelphia; W. B. Saunders Co.
- Olson R J, Chisholm S W, 1990. Flow cytometry; Applications and prospects [M]// Alberte R, Barber R. Photosynthesis in the Sea.
- Olson R J, Chisholm S W, Zettler E R, et al, 1990a. Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean [J]. Deep-Sea Res, 37: 1033-1051.
- Olson R J, Chisholm S W, Zettler E R, et al, 1990b. Pigments, size, and distribution of *Synechococcus* in the North Atlantic and Pacific Oceans [J]. Limnol Oceanogr, 35: 45-58.
- Olson R J, Shalapyonok A A, Sosik H M, 2003. An automated submersible flow cytometer for pico- and nanophytoplankton: FlowCytobot [J]. Deep-Sea Res I, 50: 301-315.
- Olson R J, Sosik H M, 2007. A submersible imaging-in-flow instrument to analyze nano- and microplankton: Imaging FlowCytobot [J]. Limnol Oceanogr Methods, 5: 195-203.

- Olson R J, Zettler E R, Anderson O K, 1989. Discrimination of eukaryotic phytoplankton cell types from light scatter and autofluorescence properties measured by flow cytometry [J]. *Cytometry*, 10: 636-643.
- O'Reilly J E, Maritorena S, Siegel D A, et al, 2000. Ocean color chlorophyll-a algorithms for SeaWiFS, OC2, and OC4: version 4 [R]. SeaWiFS postlaunch calibration and validation analyses, Part 3, NASA/TM 206892, 11, 9-23.
- O'Reilly J E, Maritorena S, Mitchell B G, et al, 1998. Ocean chlorophyll algorithms for SeaWiFS [J]. *J Geophys Res*, 103 (C11): 24, 937-24, 953.
- Organelli E, Bricaud A, Antoine D, et al, 2013. Multivariate approach for the retrieval of phytoplankton size structure from measured light absorption spectra in the Mediterranean Sea (BOUSSOLE site) [J]. *Appl Opt*, 52: 2257-2273.
- Ornólfssdóttir E B, Pinckney J L, Tester P A, 2003. Quantification of the relative abundance of the toxic dinoflagellate, *Karenia brevis* (Dinophyta), using unique photopigments [J]. *J Phycol*, 39: 449-457.
- Orr J C, Fabry V J, Aumont O, et al, 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms [J]. *Nature*, 437: 681-686.
- Palacz A P, John M A St, Brewin R J W, et al, 2013. Distribution of phytoplankton functional types in high-nitrate, low-chlorophyll waters in a new diagnostic ecological indicator model [J]. *Biogeosciences*, 10: 7553-7574. doi: 10.5194/bg-10-7553-2013.
- Pan X, Mannino A, Marshall H G, et al, 2010a. Remote sensing of phytoplankton community composition along the northeast coast of the United States [J]. *Remote Sens Environ*, 115: 3731-3747.
- Pan X, Mannino A, Russ M E, et al, 2010b. Remote sensing of phytoplankton pigment distribution in the United States northeast coast [J]. *Remote Sens Environ*, 114: 2403-2416.
- Parsons T R, Lalli C M, 2002. Jellyfish populations explosions: Revisiting a hypothesis of possible causes [J]. *La Mer*, 40: 111-121.
- Partensky F, Hess W R, Vaulot D, 1999. *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance [J]. *Microbiol Mol Biol R*, 63: 106-127.
- Pearl M R, Swanstrom J A, Bruckman L S, et al, 2013. Taxonomic classification of phytoplankton with multivariate optical computing, Part III: Demonstration [J]. *Applied Spectroscopy*, 67: 640-647.
- Perner D, Platt U, 1979. Detection of nitrous acid in the atmosphere by differential optical absorption [J]. *Geophys Res Lett*, 93: 917 -920.
- Platt T, Bouman H, Devred E, et al, 2005. Physical forcing and phytoplankton distributions [J]. *Sci Mar*, 69: 55-73.
- Platt T, Denman K L, 1976. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton [J]. *J Phycol*, 12 (4): 421-430.
- Platt T, Denman K L, 1977. Organisation in the pelagic ecosystem [J]. *Helgoänder wiss*

- Meeresunters, 30: 575-581.
- Platt T, Denman K L, 1978. The structure of pelagic marine ecosystems. Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm [J]. int Explor Mer: 60-65.
- Pope R, Fry E, 1997. Absorption spectrum (380-700 nm) of pure water. II. Integrating cavity measurements [J]. Appl Optics, 36 (33): 8710-8723.
- Popels L C, Cary S C, Hutchins D A, et al, 2003. The use of quantitative polymerase chain reaction for the detection and enumeration of the harmful alga *Aureococcus* in environmental samples along the United States East Coast [J]. Limnol Oceanogr Methods, 1: 92-102.
- Post A F, 2006. The genus *Prochlorococcus* [M] // Stackebrandt E, Jones D, Holzapfel W. The Prokaryotes. Springer: 1099-1110.
- Poulton N J, Martin J L, 2010. Imaging flow cytometry for quantitative phytoplankton analysis-FlowCAM [M] // Karlson B, Cusack C, Bresnan E. Microscopic and Molecular Methods for Quantitative Phytoplankton Analysis. IOC Manuals and Guides, No. 55, pp. 47-54, UNESCO, Paris.
- Prieur L, Sathyendranath S, 1981. An optical classification of coastal and oceanic waters based on the specific spectral absorption curves of phytoplankton pigments, dissolved organic matter and other particulate materials [J]. Limnol Oceanogr, 26: 617-689.
- Probyn T A, 1985. Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in the southern Benguela upwelling system [J]. Mar Ecol Prog Ser, 22: 249-258.
- Quinn P K, Bates T S, ZOU. The case against climate regulation via oceanic phytoplankton sulphur emissions [J]. Nature, 480: 52-56. doi: 10.1038/nature.10580.
- Raimbault P, Rodier M, Taupier-Letage I, 1988. Size fraction of phytoplankton in the Ligurian Sea and the Algerian Basin (Mediterranean Sea): Size distribution versus total concentration [J]. Mar Microb Food Webs, 3: 1-7.
- Raittos D E, Lavender S J, Maravellas C D, et al, 2008. Identifying four phytoplankton functional types from space: An ecological approach. Limnol. Oceanogr. 53 (2): 605-613.
- Raittos D E, Lavender A J, Pradham Y, et al, 2006. Coccolithophore bloom size and variation in response to the regional environment of the subarctic North Atlantic [J]. Limnol Oceanogr, 51 (5): 2122-2130.
- Ras J, Claustre H, Uitz J, 2008. Spatial variability of phytoplankton pigment distributions in the subtropical South Pacific Ocean: Comparison between *in situ* and modelled data [J]. Biogeosciences, 5: 353-369.
- Raven J A, 1998. Small is beautiful: The picophytoplankton [J]. Funct. Ecol, 12: 503-513.
- Raven J, 2005. Ocean acidification due to increasing atmospheric carbon dioxide [R]. The Royal Society, London, UK. Policy document 12/05.
- Raymond J E G, 1980. Plankton and Productivity in the Oceans [M]. 2nd ed. Vol. 1 - Phytoplankton. Pergamon Press, London.
- Reckermann M, Colijn F, 2000. Aquatic flow cytometry: Achievements and prospects [M].

Scientia Marina.

- Redfield A C, Ketchum B H, Richards F A, 1963. The influence of organisms on the composition of sea water [M]// Hill M N. The Sea. Wiley: 26-77.
- Reid P C, Colebrook J M, Matthews J B L, 2003a. The Continuous Plankton Recorder: concepts and history, from plankton indicator to undulating recorders [J]. Prog Oceanogr, 58 (2-4): 117-175.
- Reid P C, Matthews J B L, Smith M A, 2003b. Achievements of the Continuous Plankton Recorder survey and a vision for its future [J]. Prog. Oceanogr. 58: 115-358.
- Reynolds C S, 2006. The Ecology of Phytoplankton [M]. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Reynolds C S, Huszar V, Kruk C, et al, 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton [J]. J Plank Res, 24: 417-428.
- Reynolds R A, Stramski D, Mitchell B G, 2001. A chlorophyll dependent semianalytical reflectance model derived from field measurements of absorption and backscattering coefficients within the Southern Ocean [J]. J Geophys Res, 106: 7125-7138.
- Rhodes L, Haywood A, Adamson J, et al, 2004. DNA probes for the rapid detection of *Karenia* species in New Zealand's coastal waters [M]// Steidinger K A, Landsberg J H, Tomas C R. Harmful Algae 2002. St. Petersburg, FL: Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, Florida Institute of Oceanography, and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO: 273-275.
- Rhodes L, Scholin C, Garthwaite I, 1998. *Pseudo-nitzschia* in New Zealand and the role of DNA probes and immunoassays in refining marine biotoxin monitoring programmes [J]. Natural Toxins, 6: 105-in.
- Richardson A J, Walne A W, John A W G, et al, 2006. Using continuous plankton recorder data [J]. Prog Oceanogr, 68: 27-74.
- Richardson T L, Lawrenz E, Pinckney J L, et al, 2010. Spectral fluorometric characterization of phytoplankton community composition using the Algae Online Analyser [J]. Water Research, 8: 2461-2472.
- Riebesell U, Zondervan I, Rost B, et al, 2000. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂ [J]. Nature, 407: 364-367.
- Robbins I C, Kirkpatrick G J, Blackwell S M, et al, 2006. Improved monitoring of HABs using autonomous underwater vehicles (AUV) [J]. Harmful Algae, 5: 749-761.
- Rocap G, Larimer F W, Lamerdin J, et al, 2003. Genome divergence in two *Prochlorococcus* ecotypes reflects oceanic niche differentiation [J]. Nature, 424: 1042-1047.
- Roesler C S, Boss E, 2003. Spectral beam attenuation coefficient retrieved from ocean color inversion [J]. Geophys Res Letters, 30: 1468-1472.
- Roesler C S, Perry M J, 1995. *In situ* phytoplanktonabsorption, fluorescence emission, and particulate backscattering spectra determined from reflectance [J]. J Geophys Res, 100

- (C7): 13, 279-13, 294.
- Roesler C S, Etheridge S M, Pitcher G C, 2004. Application of an ocean color algal taxa detection model to red tides in the Southern Benguela, pp. 303-305 [M] // Steidinger K A, Lansberg J H, Tomas C R. Harmful Algae 2002, Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, Florida Institute of Oceanography, and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO.
- Rooker J, Turner J, Holt S, 2006. Trophic ecology of *Sargassum*-associated fishes in the Gulf of Mexico determined from stable isotopes and fatty acids [J]. Mar Eco Prog Ser, 313: 249-259.
- Root R B, 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher [J]. Ecological Monographs 37: 317-350.
- Rost B, Riebesell U, 2004. Coccolithophores and the biological pump: responses to environmental changes [M] // Thierstein H R, Young J R. Coccolithophores, From Molecular Processes to Global Impact: 99-127.
- Roy S, Sathyendranath S, Platt T, 2010. Retrieval of phytoplankton size from biooptical measurements; theory and applications [J]. J R Soc Interface, 8 (S8): 650-660.
- Roy S, Llewellyn C, Egeland E S, et al, 2011. Phytoplankton pigments; Characterization, chemotaxonomy and applications in oceanography [M]. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Roy S, Sathyendranath S, Bouman H, et al, 2013. The global distribution of phytoplankton size spectrum and size classes from their light-absorption spectra derived from satellite data [J]. Remote Sens. Env, 139: 185-197.
- Rozanov V V, Buchwitz M, Eichmann K-U, et al, 2002. SCIATRAN - a new radiative transfer model for geophysical applications in the 240-2400 nm spectral region; the pseudo-spherical version [J]. Adv Space Res, 29; 1831-1835.
- Rozanov V V, Rozanov A, Kokhanovsky A, et al, 2014. Radiative transfer through atmosphere and ocean; Software package SCIATRAN [J]. J Quant Spectrosc Rad Transfer, 133: 13-71. Doi: 10.1016/j.jqsrt.2013.7.004
- Ryther J H, 1956. The Sargasso Sea [M]. Scientific American, 194: 98-104.
- Sabine C L, Feely R A, Gruber N, et al, 2004. The ocean sink for anthropogenic CO₂ [J]. Science, 305 (5682): 367-371 doi: 10.1126/science.1097403.
- Sadeghl A, Dinter T, Vountas M, et al, 2012b. Remote sensing of coccolithophore blooms in selected oceanic regions using the PhytoDOAS method applied to hyper-spectral satellite data [J]. Biogeosci, 9: 2127-2143.
- Sadeghl A, Dinter T, Vountas M, et al, 2012a. Improvements to the PhytoDOAS method for identification of coccolithophores using hyper-spectral satellite data [J]. Ocean Sciences, 8: 1055-1070.
- Sarmiento J L, Hughes T M C, 1999. Anthropogenic CO₂ uptake in a warming ocean [J].

- Tellus, 51B; 560-561.
- Satake M, Tanaka Y, Ishikura Y, et al, 2005. Gymnocin-B with the largest contiguous polyether rings from the red tide dinoflagellate, *Karenia* (formally *Gymnodinium*) *mikimotoi* [J]. Tetrahedron Letters, 46.
- Sathyendranath S, Platt T, 1997. Analytic model of ocean color [J]. Appl Optics, 36: 2620-2629.
- Sathyendranath S, Platt T, 1998. Ocean-color model incorporating transpectral processes [J]. Appl Optics, 37: 2216-2226.
- Sathyendranath S, Platt T, 2007. Spectral effects in bio-optical control on the ocean system [J]. Oceanologia, 49 (1): S-39.
- Sathyendranath S, Lazzara L, Prieur L, 1987. Variations in the spectral values of specific absorption of phytoplankton [J]. Limnol Oceanogr, 32: 403-415.
- Sathyendranath S, Prieur L, Morel A, 1989. A three-component model of ocean colour and its application to remote sensing of phytoplankton pigments in coastal waters [J]. Int J Remote Sens, 10: 1373-1394.
- Sathyendranath S, Cota G, Stuart V, et al, 2001. Remote sensing of phytoplankton pigments: a comparison of empirical and theoretical approaches [J]. Int J Remote Sens, 22: 249-273.
- Sathyendranath S, Platt T, Irwin B, et al, 2004a. A multispectral remote sensing study of coastal waters off Vancouver Island [J]. Int J Remote Sensing, 25: 893-919.
- Sathyendranath S, Stuart V, Nair A, 2009. Carbon-to-chlorophyll ratio and growth rate of phytoplankton in the sea [J]. Mar Ecol Prog Ser, 383: 73-84.
- Sathyendranath S, Stuart V, Platt T, et al, 2005. Remote sensing of ocean colour; Towards algorithms for retrieval of pigment composition [J]. Indian J Mar Sci, 34: 333-340.
- Sathyendranath S, SubbaRao D V, Chen Z, et al, 1997. Aircraft remote sensing of toxic phytoplankton blooms; a case study from Cardigan River, Prince Edward Island [J]. Can J Remote Sens, 23: 15-23.
- Sathyendranath S, Watts L, Devred E, et al, 2004b. Discrimination of diatoms from other phytoplankton using ocean-colour data [J]. Mar Ecol Prog Ser, 272: 59-68.
- Schena M, Shalon D, Davis R W, et al, 1995. Quantitative monitoring of gene expression patterns with a complementary DNA microarray [J]. Science, 270: 467-470.
- Schofield O, Grzymski J, Bissett W P, et al, 1999. Optical monitoring and forecasting systems for harmful algal blooms; Possibility or pipe dream [J]? J. Phycol. 35: 1477-1496.
- Schofield O, Kerfoot J, Mahoney K, et al, 2006. Vertical migration of the toxic dinoflagellate *Karenia brevis* and the impact on ocean optical properties [J]. J Geophys Res, 111; doi: 10.1029/2005JC003115.
- Scholin C A, Gulland F, Doucette G J, et al, 2000. Mortality of sea lions along the central California coast linked to a toxic diatom bloom [J]. Nature, 403; 80-84.

- Shutler J D, Davidson K, Miller P I, et al, 2012. An adaptive approach to detect high-biomass algal blooms from EO chlorophyll-a data in support of harmful algal bloom monitoring [J]. *Remote Sens Lett*, 3 (2): 101-110.
- Shutler J D, Land P E, Brown C W, et al, 2013. Coccolithophore surface distributions in the North Atlantic and their modulation of the air-sea flux of CO₂ from 10 years of satellite Earth observation data [J]. *Biogeosciences*, 10: 2699-2709, doi: 10.5194/bg-10-2699-2013.
- Shutler J D, Grant M G, Miller P I, et al, 2010. Coccolithophore bloom detection in the north east Atlantic using SeaWiFS: algorithm description, application and sensitivity analysis [J]. *Remote Sens Environ*, 114 (5): 1008-1016, doi: 10.1016/j.rse.2009.12.024.
- Shutler J D, Miller P I, Groom S B, et al, 2005. Automatic near-real time mapping of MERIS data in support of CASIX and as input to a phytoplankton classifier [K]. Proc. ESA MERIS (A) ATSR Workshop 2005, (CD-ROM).
- Sieburth J M, Smetacek V, Lenz J, 1978. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions [J]. *Limnol Oceanogr*, 23, 1256-1263.
- Siegel D A, Maritorena S, Nelson N B, et al, 2005. Independence and interdependencies among global ocean color properties: Reassessing the bio-optical assumption [J]. *J Geophys Res*, 110: C07011.
- Sieracki C K, Sieracki M E, Yentsch C S, 1998. An imaging-in-flow system for automated analysis of marine microplankton [J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 168: 285-296.
- Sieracki M E, Viles C L, Webb K L, 1989. Algorithm to estimate cell biovolume using image analyzed microscopy [J]. *Cytometry*, 10: 551-557.
- Silió-Calzada A, Bricaud A, Uitz J, et al, 2008. Estimation of new primary production in the Benguela upwelling area, using ENVISAT satellite data and a model dependent on the phytoplankton community size structure [J]. *J Geophys Res*, 113: C11023.
- Simis S G H, Ruiz-Verdú A, Domínguez-Gómez J A, et al, 2007. Influence of phytoplankton pigment composition on remote sensing of cyanobacterial biomass [J]. *Remote Sens Environ*, 106: 414-427.
- Simó R, 2001. Production of atmospheric sulfur by oceanic plankton: biogeochemical, ecological and evolutionary links [J]. *Trends Ecol Evol*, 16: 287-294.
- Simon A, Shanmugam P, 2012. Algorithm for classification of algal blooms using MOSIS-Aqua data in oceanic waters around India [J]. *Adv Remote Sens*, 1: 35-51.
- Simon N, Brenner J, Edvardsen B, et al, 1997. The identification of *Chrysochromulina* and *Prymnesium* species (Haptophyta, Prymnesiophyceae) using fluorescent or chemiluminescent oligonucleotide probes: a means of improving studies on toxic algae [J]. *Eur J Phycol*, 32: 393-401.
- Simon N, LeBot N, Marie D, et al, 1995. Fluorescent *in situ* hybridization with rRNA-targeted

- ted oligonucleotide probes to identify small phytoplankton by flow cytometry [J]. Appl Environ Microbiol, 61: 2506-2513.
- Sivonen K, Kononen K, Carmichael W, et al, 1989. Occurrence of the hepatotoxic cyanobacterium *Nodularia spumigena* in the Baltic Sea and structure of the toxin [J]. Appl Environ Microbiol, 55 (8): 1990-1995.
- Smayda T J, 1997. Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea [J]. Limnol Oceanogr, 42 (5): 1137-1153.
- Smayda, T. J. (1980) . Species succession [M] // Morris I. The Physiological Ecology of Phytoplankton. Univ. Calif. Press, Berkeley, CA: 493-570.
- Smith R C, Baker K S, 1982. Oceanic chlorophyll concentrations as determined by satellite (Nimbus-7 Coastal Zone Color Scanner) [J]. Mar Biol, 66: 269-279.
- Smyth T J, Moore G F, Hirata T, et al, 2006. Semianalytical model for the derivation of ocean color inherent optical properties: description, implementation, and performance assessment [J]. Appl Opt, 45: 8116-8131.
- Smyth T J, Tyrell T, Tarrant B, 2004. Time series of coccolithophore activity in the Barents Sea from twenty years of satellite imagery [J]. Geophys Res Lett, 31 (L11302), doi: 10.1029/2004GL019735.
- Sosik H M, 2008. Characterizing seawater constituents from optical properties. [M] // Babin M, Roesler C S, Cullen J J. Real-time coastal observing systems for ecosystem dynamics and harmful algal blooms: 281-329, UNESCO, Paris.
- Sosik H M, Mitchell B G, 1991. Absorption, fluorescence and quantum yield for growth in nitrogen limited *Dunaliella tertiolecta* [J]. Limnol Oceanogr, 36 (5): 910-921.
- Sosik H M, Olson R J, 2007. Automated taxonomic classification of phytoplankton sampled with imaging-in-flow cytometry [J]. Limnol Oceanogr Methods, 5: 204-216.
- Sosik H M, Olson R J, Armbrust E V, 2010. Flow cytometry in phytoplankton research [M] // Suggett D J, Prasil O, Borowitzka M A. Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: Methods and applications: 171-185, Springer.
- Sosik H M, Olson R J, Futrelle J, 2011. Imaging FlowCytobot Data Dashboard [R]. Woods Hole Oceanographic Institution. <http://ifcbot-data.whoi.edu/>, accessed January 2014.
- Sosik H M, Olson R J, Neubert M G, et al, 2003. Growth rates of coastal phytoplankton from time-series measurements with a submersible flow cytometer [J]. Limnol Oceanogr, 48: 1756-1765.
- Soto I, 2013. Harmful algal blooms in the west Florida Shelf and Campeche Bank: Visualization and quantification using remote sensing methods [D]. Ph. D. , University of South Florida, Tampa, Florida, 116 p.
- Sournia A, Chrétiennot-Dinet M-J, Ricard M, 1991. Marine phytoplankton: how many species in the world ocean [J]? J. Plank. Res. 13: 1093-1099.
- South Atlantic Fishery Management Council, 2002. Fishery management plan for pelagic Sar-

- gassum* habitat of the South Atlantic region [J]. <http://safmc.net/Library/pdf/SargFMP.pdf>.
- Specht D F, 1988. Probabilistic neural networks for classification, mapping, or associative memory (IEEE) [J]. Neural Networks, 1: 525-532.
- Specht D F, 1990. Probabilistic neural networks (IEEE) [J]. Neural Networks, 3: 109-118.
- Steele J H, 1991. Marine functional diversity [J]. BioScience 41 (7): 470-474.
- Steidinger K A, Haddad K, 1981. Biologic and hydrographic aspects of red tides [J]. BioSci, 31: 814-819, 10. 2307/1308678.
- Steidinger K A, Vargo G A, Tester P A, et al, 1998. Bloom dynamics and physiology of *Gymnodinium breve* with emphasis on the Gulf of Mexico [M]//Anderson D M, Cembella A D, Hallegraeff G M. Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms, Springer-Verlag, New York: 135-153.
- Steidinger K A, 2009. Historical perspective on *Karenia brevis* red tide research in the Gulf of Mexico [J]. Harmful Algae 8: 549-561, <http://dx.doi.org/10.1016/j.hal.2008.11.009>.
- Steinke M, Malin G, Archer S D, et al, 2002. DMS production in a coccolithophorid bloom: evidence for the importance of dinoflagellate DMSP lyases [J]. Aquatic Microb Ecol, 26: 259-270.
- Stramski D, Kiefer D A, 1991. Light scattering by microorganisms in the open ocean [J]. Prog Oceanogr, 28: 343-383.
- Stramski D, Mobley C D, 1997. Effects of microbial particles on oceanic optics: A database of single-particle optical properties [J]. Limnol Oceanogr, 42: 538-549.
- Stramski D, Morel A, 1990. Optical properties of photosynthetic picoplankton in different physiological states as affected by growthirradiance [J]. Deep-Sea Res, 37: 245-266.
- Stramski D, Sciandra A, Claustre H, 2002. Effects of temperature, nitrogen, and light limitation on the optical properties of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* [J]. Limnol Oceanogr, 47 (2): 392-403.
- Stramski D, Reynolds R A, Kahru M, et al, 1999. Estimation of particulate organic carbon in the ocean from satellite remote sensing [J]. Science, 285: 239-242.
- Stramski D, Reynolds R A, Babin M, et al, 2008. Relationships between the surface concentration of particulate organic carbon and optical properties in the eastern South Pacific and eastern Atlantic Oceans [J]. Biogeosciences, 5: 171-201.
- Stumpf R P, 2001. Applications of satellite ocean color sensors for monitoring and predicting harmful algal blooms [J]. Human Ecol Risk Assess, 7: 1363-1368.
- Stumpf R P, Culver M E, Tester P A, et al, 2003. Monitoring *Karenia brevis* blooms in the Gulf of Mexico using satellite ocean colour imagery and other data [J]. Harmful Algae, 2: 147-760.
- Stumpf R P, Tomlinson M C, Calkins J A, et al, 2009. Skill assessment for an operational

- algal bloom forecast system [J]. *J. Mar. Syst.* 76: 151-161, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.05.016>.
- Subramaniam A, Carpenter E J, 1994. An empirically derived protocol for the detection of blooms of the marine cyanobacterium *Trichodesmium* using CZCS imagery [J]. *Int. J. Remote Sens.*, 15: 1559-1569.
- Subramaniam A, Carpenter E J, Falkowski P G, 1999. Bio-optical properties of the marine diazotrophic cyanobacteria *Trichodesmium* spp. II. A reflectance model for remote sensing [J]. *Limnol Oceanogr*, 3: 618-627.
- Subramaniam A, Brown C W, Hood R R, et al, 2002. Detecting *Trichodesmium* blooms in SeaWiFS imagery [J]. *Deep-Sea Res.* II 49: 107-121.
- Sun S, Wang F, Li C, et al, 2008. Emerging challenges: Massive green algae blooms in the Yellow Sea [C]. *Nature Precedings*, hdl: 10101/npre.2008.2266.1.
- Sunda W, Kieber D J, Kiene R P, et al, 2002. An antioxidant function for DMSP and DMS in marine algae [J]. *Nature*, 418: 317-320.
- Sunda W G, Huntsman S A, 1997. Interrelated influence of iron, light and cell size on marine phytoplankton growth [J]. *Nature*, 390: 389-392.
- Tangen K, 1977. Blooms of *Gyrodinium aureolum* (Dinophyceae) in north European waters, accompanied by mortality in marine organisms [J]. *Sarsia*, 63: 123-133.
- Tassan S, 1995. SeaWiFS potential for remote sensing of marine *Trichodesmium* at subbloom concentration [J]. *Int. J. Remote Sens.*, 16 (18): 3619-3627.
- Tester P A, Steidinger K A, 1997. *Gymnodinium breve* red tide blooms: Initiation, transport, and consequences of surface circulation [J]. *Limnol Oceanogr*, 42: 1039-1051.
- Tester P A, Stumpf R P, 1998. Phytoplankton blooms and remote sensing: What is the potential for early warning [J]. *J Shellfish Res.*, 17: 1469-1471.
- Thyssen M, Garcia N, Denis M, 2009. Sub-meso scale phytoplankton distribution in the north east Atlantic surface waters determined with an automated flow cytometer [J]. *Bio-geosciences*, 8: 569-583.
- Thyssen M, Tarhan G A, Zubkov M V, et al, 2008. The emergence of automated high frequency flow cytometry: revealing temporal and spatial phytoplankton variability [J]. *J Plank Res.*, 30: 333-343.
- Töbe K, Eller G, Medlin L K, 2006. Automated detection and enumeration of *Prymnesium parvum* (Haptophyta: Prymnesiophyceae) by solid-phase cytometry [J]. *J Plank Res.*, 28: 643-657.
- Tomas C R, 1997. Identifying Marine Phytoplankton [M]. Elsevier.
- Tomlinson M C, Stumpf R P, Ranisbrahmanakul V, et al, 2004. Evaluation of the use of SeaWiFS imagery for detecting *Karenia brevis* harmful algal blooms in the eastern Gulf of Mexico [J]. *Remote Sens. Environ.* 91: 293-303.
- Tomlinson M C, Wynne T T, Stumpf R P, 2009. An evaluation of remote sensing techniques

- for enhanced detection of the toxic dinoflagellate, *Karenia brevis* [J]. Remote Sens. Environ. IIS: 598-609. http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2008.11.003.
- Torrecilla E, Stramski D, Reynolds R A, et al, 2011. Cluster analysis of hyperspectral optical data for discriminating phytoplankton assemblages in the open ocean [J]. Remote Sens. Environ. IIS: 2578-2593.
- Touzet N, Keady E, Raine R, et al, 2009. Evaluation of taxa-specific realtime PCR, whole-cell FISH and morphotaxonomy analyses for the detection and quantification of the toxic microalgae *Alexandrium minutum* (Dinophyceae), Global Clade ribotype [J]. FEMS Microbiol Ecol, 67: 329-341.
- Trees C C, Aiken J, Hirche H-J, et al, 1992. Bio-optical variability across the Arctic front [J]. Polar Biol. 12: 455-461.
- Tsoar H, 2005. Sand dunes mobility and stability in relation to climate [J]. Physica A, 357 (1): 50-56.
- Tyrrell T, 2008. Calcium carbonate cycling in future oceans and its influence on future climates [J]. J. Plank. Res. 30 (2): 141-156. 10.1093/plankt/fbml05.
- Tyrrell T, Holligan P, Mobley C D, 1999. Optical impacts of oceanic coccolithophore blooms [J]. J Geophys Res, 104: 3223-3241.
- Tyrrell T, Merico A, 2004. *Emiliania huxleyi*: Bloom observations and the conditions that induce them [M]// Thlertein H R, Young J R. Coccolithophores: from Molecular Processes to Global Impact. SpringerVerlag.
- Uitz J, Claustre H, Griffiths F B, et al, 2009. A phytoplankton class-specific primary production model applied to the Kerguelen Islands region (Southern Ocean) [J]. Deep-Sea Res. I 56: 541-560.
- Uitz J, Claustre H, Gentili B, et al, 2010. Phytoplankton class-specific primary production in the world's oceans: Seasonal and interannual variability from satellite observations [J]. Global Biogeochem. Cy. 24: GB3016.
- Uitz J, Claustre H, Morel A, et al, 2006. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: an assessment based on surface chlorophyll [J]. J Geophys Res, 111: C08005.
- Uitz J, Huot Y, Bruylants F, et al, 2008. Relating phytoplankton photophysiological properties to community structure on large scales [J]. Limnol Oceanogr, 53 (2): 614-630.
- Uitz J, Stramski D, Gentili B, et al, 2012. Estimates of phytoplankton class-specific and total primary production in the Mediterranean Sea from satellite ocean color observations [J]. Global Biogeochem. Cy. doi: 10.1029/2011GB004055.
- Ulloa O, Sathyendranath S, Platt T, 1994. Effect of the particle-size distribution on the back-scattering ratio in seawater [J]. Appl. Optics 33: 7070-7077.
- Utermöhl H, 1931. Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons. (Mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons.) [J]. Verh. Internat. Verein Limnol, 5: 567-595.

- Uz S S, Brown C W, Heidinger A K, et al, 2013. Monitoring a sentinel species from satellites: Detecting *Emiliania huxleyi* in 25 years of AVHRR imagery [M]//Qu J J, Powell A M, Sivakumar M V K. Satellite Applications on Climate Change. Springer, Dordrecht: 277-288.
- Vaillancourt R D, Brown C W, Guillard R R L, et al, 2004. Light backscattering properties of marine phytoplankton: relationships to cell size, chemical composition and taxonomy [J]. *J. Plankton Res.* 26 (2): 191-212.
- Vaulot D, Eikrem E, Viprey M, et al, 2008. The diversity of small eukaryotic phytoplankton ($\leqslant 3\mu\text{m}$) in marine ecosystems [J]. *FEMS Microbiol. Rev.* 32: 795-820.
- Veldhuis M, De Baar H J W, 2005. Iron resources and ocean nutrients: advancement of global environment simulations [J]. *J. Sea Res.* 53: 1-6.
- Vidussi F, Claustre H, Manca B B, et al, 2001. Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter [J]. *J. Geophys. Res.* 106 (C9): 19, 939-19, 956.
- Villareal T A, Carpenter E J, 2003. Buoyancy regulation and the potential for vertical migration in the oceanic cyanobacterium *Trichodesmium* [J]. *Microb. Ecol.* 45: 1-10.
- Vountas M, Dinter T, Bracher A, et al, 2007. Spectral studies of ocean water with space-borne sensor SCIAMACHY using differential optical absorption spectroscopy (DOAS) [J]. *Ocean Sciences* 3: 429-440.
- Walsh J J, Steidinger K A, 2001. Saharan dust and Florida red tides: The cyanophyte connection [J]. *J. Geophys. Res.* 106: 11, 597-11, 612.
- Walsh J J, Jolliff J K, Darrow B P, et al, 2006. Red tides in the Gulf of Mexico: Where, when and why? [J]. *J. Geophys. Res.* 111, C11003, doi: 10.1029/2004JC002813.
- Weber L H, El-Sayed S, 1987. Contribution to the net, nano- and picoplankton flux in the Southern ocean from sediment trap data [J]. *J. Plankton Res.* 9: 973-994.
- Werdell P J, Bailey S W, 2005. An improved *in situ* bio-optical data set for ocean colour algorithm development and satellite data production validation [J]. *Remote Sens. Environ.* 98: 122-140.
- Westberry T K, Siegel D A, Subramaniam A, 2005. An improved bio-optical model for the remote sensing of *Trichodesmium* spp. blooms [J]. *J. Geophys. Res.* 110: C06012, doi: 10.1029/2004JC002517.
- Whitmire A L, Pegau W S, Karp-Boss L, et al, 2010. Spectral backscattering properties of marine phytoplankton cultures [J]. *Opt. Express* 18: 15073-15093.
- WHO, 2003. Guidelines for safe recreational water environments [R]. 1: Coastal and Fresh Waters, World Health Organization, Geneva, pp. 136-158. <http://whqlibdoc.who.int/publications/2003/9241545801.pdf>
- Winter A, Hendericks J, Beaufort L, et al, 2013. Poleward expansion of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* [J]. *J. Plankt. Res.* doi: 10.1093/plankt/fbt110.

- Witherington B, Shigetomo H, Hardy R, 2012. Young sea turtles of the pelagic Sargassum-dominated drift community: habitat use, population density, and threats [J]. Mar. Ecol. Prog. Ser. 463: 1-22.
- Wozniak S B, Stramski D, 2004. Modeling the optical properties of mineral particles suspended in seawater and their influence on ocean reflectance and chlorophyll estimation from remote sensing algorithms [J]. Appl. Optics 43: 3489-3503.
- Wright S W, 2005. Analysis of phytoplankton populations using pigment markers [R]. Workshop on pigment analysis of Antarctic microorganisms : University of Malaya, June 29-July 1, 2005.
- Ye Y, Voelker C, Bracher A, et al, 2012. Environmental controls on N₂ fixation by *Trichodesmium* in the tropical eastern North Atlantic [J]. Deep Sea Res. I. 64: 104-117. doi: 10.1016/j.dsr2011.12.008.
- Yentsch C M, Horan P K, 1989. Cytometry in the aquatic sciences [J]. Cytometry10: 497-499.
- Yentsch C S, Phinney D A, 1985. Spectral fluorescence: An ataxonomic tool for studying the structure of phytoplankton populations [J]. J. Plank. Res. 7: 617-632.
- Yentsch C S, Phinney D A, 1989. A bridge between ocean optics and microbial ecology [J]. Limnol. Oceanogr. 34 (8): 1694-1705.
- Yentsch C S, Yentsch C M, 1979. Fluorescence spectral signatures: The characterization of phytoplankton populations by the use of excitation and emission spectra [J]. J. Mar. Res. 37: 471-483.
- Zapata M, Jeffrey S W, Wright S W, et al, 2004. Photosynthetic pigments in 37 species (65 strains) of Haptophyta: Implications for oceanography and chemotaxonomy [J]. Mar. Ecol. Prog. Ser. 270: 83-102.
- Zehr J P, Waterbury J B, Turner P J, et al, 2001. Unicellular cyanobacteria fix N₂ in the subtropical North Pacific Ocean [J]. Nature, 412: 635-638.
- Zepp R G, Shank G C, Vähäntalo A, et al, 2008. Photobiogeochemistry of *Sargassum*: A potentially important source of chromophoric dissolved organic matter in the upper ocean [C]. Ocean Science Meeting, 2-7 March 2008, Orlando, Florida, U. S. A.
- Zhang H, 2002. Detecting red tides on the west Florida Shelf by classification of SeaWiFS Satellite Imagery [R]. M. Sc. Thesis, Department of Computer Science and Engineering, University of South Florida.
- Zhang X, Hu L, 2009. Estimating scattering of pure water from density fluctuation of the refractive index [J]. Opt. Express 17: 1671-1678.
- Zhang X, Hu L, He M-X, 2009. Scattering by pure seawater: Effect of salinity [J]. Opt. Express 17: 5698-5710.
- Zindler C, Bracher A, Marandino C A, et al, 2013. Sulphur compounds, methane and phytoplankton: interactions along a north-south transit in the western Pacific Ocean [J]. Bio-

geosci. 10: 3297-3311.

Zubkov M V, Burkhill P H, 2006. Syringe pumped high speed flow cytometry of oceanic phytoplankton [J]. Cytometry Part A 69A: 1010-1019.

Zwirglmaier K, Heywood J L, Chamberlain K, et al, 2007. Basin-scale distribution patterns of picocyanobacterial lineages in the Atlantic ocean [J]. Environ. Microbiol. 9: 1278-1290.

Zwirglmaier K, Jardinier L, Ostrowski M, et al, 2008. Global phylogeography of marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* reveals a distinct partitioning of lineages among oceanic biomes [J]. Environ. Microbiol. 10: 147-161.



缩略语

AMT	Atlantic Meridional Transect 大西洋经线横断面
ANN	Artificial Neural Network 人工神经网络
AVHRR	Advanced Very High Resolution Radiometer 先进超高分辨率辐射计
BMAA	Beta Methyl Amino Alanine β -甲基氨基丙氨酸
CaCO ₃	Calcium Carbonate 碳酸钙
CCD	Charge-Coupled Device 电荷耦合器件
CDOM	Coloured Dissolved Organic Matter 有色溶解有机物
CO ₂	Carbon Dioxide 二氧化碳
CPR	Continuous Plankton Recorder 浮游植物连续记录器
CTD	Conductivity, Temperature and Depth 传导率、温度和深度
CZCS	Coastal Zone Color Scanner 海岸带扫描仪
DMS	Dimethyl Sulphide 二甲基硫

DMSP	Dimethyl Sulfoniopropionate 二甲基巯基丙酸内盐
DOAS	Differential Optical Absorption Spectroscopy 差分光谱吸收分析
EAP	Equivalent Algal Population 等量藻类数量
ENVISAT	Environmental Satellite (ESA) 环境卫星
EO	Earth Observation 地球观测
ERBG	Enhanced RGB 增强 RGB
ESA	European Space Agency 欧洲空间局
ETM	Enhanced Thematic Mapper 增强型专题成像仪
FAI	Floating Algae Index 漂浮藻类指数
FISH	Fluorescent In Situ Hybridization 荧光免疫原位杂交
FLH	Fluorescence Line Height 荧光谱高度
GEO-CAPE	GEOstationary Coastal and Air Pollution Events 地球同步沿海和大气污染事件
GeP&·CO	Geochemistry, Phytoplankton and Colour of the Ocean 海洋地理化学、浮游植物和水色
GOCI	Geostationary Ocean Color Imager 地球同步海洋水色成像仪
GOM	Gulf of Mexico 墨西哥湾
HAB	Harmful Algal Bloom 有害藻华

HNLC	High-Nitrate, Low-Chlorophyll 高营养, 低叶绿素
HPLC	High Performance Liquid Chromatography 高效液相层析仪
IOCCG	International Ocean-Colour Coordinating Group 国际海洋水色协调工作组
IOP	Inherent Optical Properties 内在光学特性
KBBI	K. brevis Bloom Index 短裸甲藻藻华指数
L_{wN}	Normalised Water-leaving Radiance 规范的水离辐射
LUT	Look-up Table 查找表
MCI	Maximum Chlorophyll Index 最大叶绿素指数
MERIS	Medium Resolution Imaging Spectrometer (ESA) 中等分辨率成像光谱仪
MODIS	Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (NASA) 中分辨率成像光谱仪
NASA	National Aeronautics and Space Administration 美国国家航空和航天局
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index 归一化植物指数
NIR	Near-Infrared 近红外
NOAA	National Oceanic and Atmospheric Administration 美国国家海洋和大气管理局
NOBM	NASA Ocean Biogeochemical Model NASA 海洋生物地理化学模型
NOMAD	NASA bio-Optical Marine Algorithm Data set NASA 生物-光学海洋算法数据集

NPP	National Polar-orbiting Partnership 国家极地轨道伙伴卫星
NPZ	Nitrogen-Phytoplankton-Zooplankton 氮-浮游植物-浮游动物
OWT	Optical Water Type 光学水类型
PAR	Photosynthetically Available Radiation 光合有效辐射
PC	Phycocyanin 藻青蛋白
PEB	Phycoerythrin 藻红蛋白
PFT	Phytoplankton Functional Type 浮游植物功能类型
PIC	Particulate Inorganic Carbon 颗粒无机碳
PNN	Probabilistic Neural Network 概率神经网络
PPC	Photoprotective Carotenoids 光保护类胡萝卜素
PSC	Photosynthetic Carotenoids 光合类胡萝卜素
PSD	Particle Size Distribution 颗粒物粒径分布
PUB	Phycourobilin 藻尿胆素
qPCR	Quantitative Polymerase Chain Reaction 定量聚合酶链反应
RBD	Red Band Difference 红色波段差异
RGB	Red, Green, Blue 红色、绿色、蓝色

SCIAMACHY	Scanning Imaging Absorption Spectrometer for Atmospheric Char- tography 大气制图扫描成像吸收光谱仪
SeaBASS	SeaWiFS Bio-optical Archive and Storage System SeaWiFS 生物光学存储系统
SeaDAS	SeaWiFS Data Analysis System SeaWiFS 数据分析系统
SeaWiFS	Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor 宽视场海洋观测传感器
SI	Similarity Index 相似指数
SLC	Synechococcus-Like Cyanobacteria 蓝细菌聚球藻
SNR	Signal-to-Noise Ratio 信噪比
SOM	Self Organizing Maps 自组织绘图
SST	Sea-Surface Temperature 海洋表面温度
TM	Thematic Mapper 专题成像
UV	Ultra Violet 紫外线
VIIRS	Visible Infrared Imaging Radiometer Suite 可见光红外成像辐射计
VIS	Visible 可见光
WFS	West Florida Shelf 西佛罗里达陆架
WHO	World Health Organization 世界卫生组织