

植被光合、冠层导度和蒸散的耦合模拟*

张永强^{①②**} 于强^① 刘昌明^① 王靖^①

(① 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; ② 日本国立环境研究所, 筑波 305-8506, 日本)

摘要 采用非直角双曲线估算了叶片的光合速率, 将冠层分为多层, 分别计算每层受光叶和遮光叶的光合速率, 采用积分法估算冠层群体的光合速率, 通过群体净光合速率($A_{n,c}$)与冠层导度的耦合模式将 $A_{n,c}$ 与潜热通量(λE)耦联起来, 通过双层模型估算 λE , 最后建立了植被群体光合-冠层导度-蒸散的耦合模型(CPCEM). 本模型的优点在于计算相对比较简单, 便于应用. 通过涡度相关系统测定的 λE 与 NEE 对 CPCEM 进行验证, 显示 CPCEM 模拟的生态系统净交换速率(NEE)与实测结果变化非常一致, 二者的根均方差仅为 $2.94 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CPCEM 模拟的潜热通量(λE)与实测结果变化趋势比较一致, 但模拟结果比实测结果偏高.

关键词 光合 冠层导度 蒸散 耦合模型

模拟植被光合及与之耦合的蒸散过程, 是评价全球和区域初级生产力、模拟作物生长、研究陆面过程与气候系统相互作用和预测生态环境变化等重要手段, 对研究地球表面能量物质迁移、地球生物化学循环等有重要意义^[1]. 模拟植被光合的模型种类很多, 包括生化模型、生化-能量平衡的耦合模型^[2-4]和非经验模型, 如非直角双曲线模型等^[5-7]. 生化模型最初由 Farquhar 等提出^[2], 认为光合速率受 3 种作用限制, 即受 Rubisco 活性限制, RuBP 再生速率限制, 光合产物运输或利用能力的限制. 生化模型的优点是模型考虑的植物光合过程的生理意义明确, 缺点是计算比较复杂, 一般采用迭代运算求解叶片光合速率, 不考虑光合过程对环境因子的响应. 非直角双曲

线模型基于叶片光合随光强变化呈非直角双曲线型变化模拟叶片光合速率, 其优点是模型仅需要 3 个参数即光饱和点的光合速率、初始量子效率和光响应曲线凸度即可模拟叶片光合速率, 且模型模拟的效果很好^[8], 便于应用. 本模型作为叶片尺度模型, 用于模拟生态系统的 CO_2 传输、光合同化需要合理的参数化方案.

陆地植被蒸散过程可通过土壤-植被-大气传输(SVAT)模型揭示. 双层的 SVAT 模型可以将植被冠层和土壤区分开, 将土壤和植被的物理过程以及土壤、植被大气相互作用综合考虑, 比单层 SVAT 模型能更好的模拟水、热传输过程^[9-13].

考虑到简便适用的特点, 本文通过非直角双曲

2004-07-14 收稿, 2004-10-22 收修改稿

*国家重点基础研究发展规划项目(编号: 2002CB412501)、中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-01-01A)和国家自然科学基金项目(批准号: 40371024)共同资助

** E-mail: zhang.yongqiang@nies.go.jp

线模型估算叶片的光合速率, 运用冠层辐射传输模型估算受光叶和遮光叶接受的光合有效辐射, 同时将植被冠层分为多层, 通过积分法求解植被群体的光合速率; 采用群体光合与冠层导度的耦合模式将光合过程与植被蒸散发过程耦联起来, 通过冠层的双层蒸散模型求解冠层蒸散发. 最终目标建立了耦合的植被群体光合-冠层导度-植被蒸散的耦合模型(CPCEM)模型, 揭示植被与大气之间的 CO_2 和水热传输机理. 本模型最大的特点是通量计算具有鲜明的物理意义, 计算过程相对比较简单, 便于地学家和生态学家所采用.

1 植被群体光合、冠层导度和蒸散耦合模型(CPCEM)

1.1 冠层和地表的能量平衡

冠层顶部净辐射(R_n), 经冠层截留到达地表的净辐射为 R_{ns} , 到达地表土壤热通量为 G (向下为正), 冠层上方的潜热通量 λE , 可分为植被蒸腾 λE_c 和土壤蒸发 λE_s ; 冠层上方的感热通量(H)区分为冠层感热通量(H_c)和地表-空气感热通量(H_s). 冠层上方、冠层和地表的能量平衡方程如下:

$$R_n = \lambda E + H + G + P_n, \quad (1)$$

$$R_{nc} = \lambda E_c + H_c + S_c, \quad (2)$$

$$R_{ns} = \lambda E_s + H_s - G, \quad (3)$$

式中, P_n 为植被光合耗能, S_c 为植被的热储量, 相对于能量平衡其他项耗能, 植被的光合耗能很小, 计算中可忽略, 对于矮杆植被(如小麦和草地) S_c 很小, 可以忽略. R_n 分配给 R_{nc} 和 R_{ns} 符合 Beer-Lambert 定律, R_n 在冠层内按照指数形式衰减, 则土壤表面的净辐射 R_{ns} 为叶面积指数(LAI)的指数函数:

$$R_{ns} = R_n \exp\left(\frac{-EXT_m LAI}{(2 \cos \delta)^{0.5}}\right), \quad (4)$$

式中, δ 为太阳天顶角, EXT_m 为冠层对净辐射的衰减系数.

1.2 蒸发蒸腾子模型

将冠层的蒸散分为土壤蒸发和作物蒸腾分别计

算^[10], 采用 5 种阻力模式确定系统阻力. 冠层上方的总蒸散量(λE)分解为以下两部分:

$$\lambda E = C_c PM_c + C_s PM_s, \quad (5)$$

式中, PM_c 是完全植被覆盖下植被蒸腾通量(没有土壤蒸发), PM_s 为裸地条件的土壤蒸发通量(没有植被蒸腾), C_c 和 C_s 为阻力系数. PM_c 和 PM_s 分别根据下面两式计算:

$$PM_c = \frac{\Delta(R_n - G) + [\rho_a C_p VPD - \Delta r_{ac}(R_{ns} - G)] / (r_{aa} + r_{ac})}{\Delta + \gamma \left(1 + \frac{r_c}{r_{aa} + r_{ac}}\right)}, \quad (6)$$

$$PM_s = \frac{\Delta(R_n - G) + [\rho_a C_p VPD - \Delta r_{as}(R_n - R_{ns})] / (r_{aa} + r_{as})}{\Delta + \gamma \left(1 + \frac{r_{ss}}{r_{aa} + r_{as}}\right)}, \quad (7)$$

式中, Δ 为饱和水汽压-温度的斜率, ρ_a 为空气密度, R_n 和 R_{ns} 分别为冠层上方和土壤表面的净辐射通量 ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$), G 为土壤热通量 ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$), C_p 为空气定压比热, VPD 为参考高度的水汽压差, γ 为干湿球常数, r_{as} 为土壤表面到冠层通量平均高度处的空气动力学阻力, r_{aa} 为冠层通量平均高度处到参考高度的空气动力学阻力, r_{ss} 为土壤表面阻力, r_{ac} 为冠层边界层阻力, r_c 为冠层阻力.

C_c 和 C_s 是 r_{as} , r_{ac} , r_{ss} , r_{aa} 和 r_c 的函数, 分别根据下面两式计算:

$$C_c = \frac{1}{1 + \frac{\xi_c \xi_a}{\xi_s (\xi_c + \xi_a)}}, \quad (8)$$

$$C_s = \frac{1}{1 + \frac{\xi_s \xi_a}{\xi_c (\xi_s + \xi_a)}}, \quad (9)$$

式中 ξ_c , ξ_s , ξ_a 分别根据下面 3 个公式计算:

$$\xi_a = (\Delta + \gamma) r_{aa}, \quad (10)$$

$$\xi_s = (\Delta + \gamma) r_{as} + \gamma r_{ss}, \quad (11)$$

$$\xi_c = (\Delta + \gamma) r_{ac} + \gamma r_c, \quad (12)$$

型中具有典型性和代表性。

观测时间从 2002-10 月到 2003-6 月冬小麦生育期。用全自动涡度相关系统测定作物冠层的水、热与 CO_2 通量。采用 KH-20 型(Campbell 公司)高度灵敏的水汽变动计测定潜热通量,可以快速测定大气中水汽的脉动;采用 CSAT3 型(Campbell 公司)超声风速仪测定水平、垂直方向上风速、温度的脉动;采用 LI-7500 型 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 开路分析系统测定 CO_2 通量(即生态系统净 CO_2 交换速率, NEE), 它的红外分析器可以准确、快速测定 CO_2 浓度。本套仪器安装于禹城站的综合观测实验场, 高度为 2.1 m, 风浪区长度约为 200 m, 基本满足试验观测的要求(即安装高度/风浪区长度 $\approx 1:100$)。采用全自动气象观测系统同步测定太阳辐射、气温、大气湿度、土壤温度、冠层温度、土壤湿度等数据^[18]。观测数据通过 CR23X 采集器自动采集, 每 30 分钟储存一次, 每周用笔记本电脑采集一次数据, 并对系统进行检测。采用异常值剔除法剔除涡度相关测定的异常数据, 对涡度相关系统测定的 CO_2 通量和潜热通量进行了 WPL 校正。

3 模型模拟结果和验证

3.1 实测值和模拟值的日变化过程及其比较

图 1 为 CPCEM 模拟生态系统净交换速率(NEE)与实测值的日变化过程, 负值表示 CO_2 由冠层向下传输(CO_2 汇), 正值表示 CO_2 由冠层向上传输(CO_2 源)。连续 5 d 的模拟结果显示 CPCEM 模拟的结果与实测结果变化非常一致, 且模拟的冠层 NEE 与实测冠层

NEE 的最高值(负值)比较接近。

CPCEM 模拟冠层潜热通量(λE)的日变化显示, 模拟值与实测值具有非常一致的变化过程(图 2), DOY91, DOY95 和 DOY96 三日模拟值的峰值比实测结果高, 其它日模拟值与实测值的峰值比较接近。这可能由模型的系统误差造成, 也可能由于涡度相关系统测定的潜热通量结果偏低所致^[19-20], 大量观测表明涡度相关系统测定的 λE 与 H 和仅为实测可供能量(R_n-G)的 60~90%左右^[21-22]。对 22 个不同生态系统类型站点涡度相关系统测定能量通量显示, 几乎在所有站点都存在能量不闭合性, 测定的 λE 与 H 之和平均值为实测 R_n-G 的 80%^[23]。Wilson 等^[23]认为主要有以下五种原因造成能量不闭合。(i) 涡度相关系统测定能量通量的贡献区范围与其它传感器实测的地表可供能量(R_n-G)代表区域范围不一致;(ii) 仪器不正确的标定和数据处理误差;(iii) 高大植被热储量估计不足, G 测量不准确对能量平衡影响非常大;(iv) 由于低频和高频损失, 涡度相关系统低估了平均湍流通量;(v) 由于水平方向的空间异质性或夜间垂直直流的存在导致能量闭合性很差。理论和数值分析显示, 涡度相关系统在单点测定通量, 不可避免地产生产能量不闭合^[24]。

为了比较 NEE 在生育期的模拟精度, 对 NEE 实测值与模拟值进行对比分析, 本研究只选择白天(7:00-19:00, LST)的 NEE 进行比较(图 3), 显示模拟值与实测值具有很好的一致性(斜率为 1.02, $R^2=0.88$), 根均方差(RMSE)为 $2.94 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。可见模型

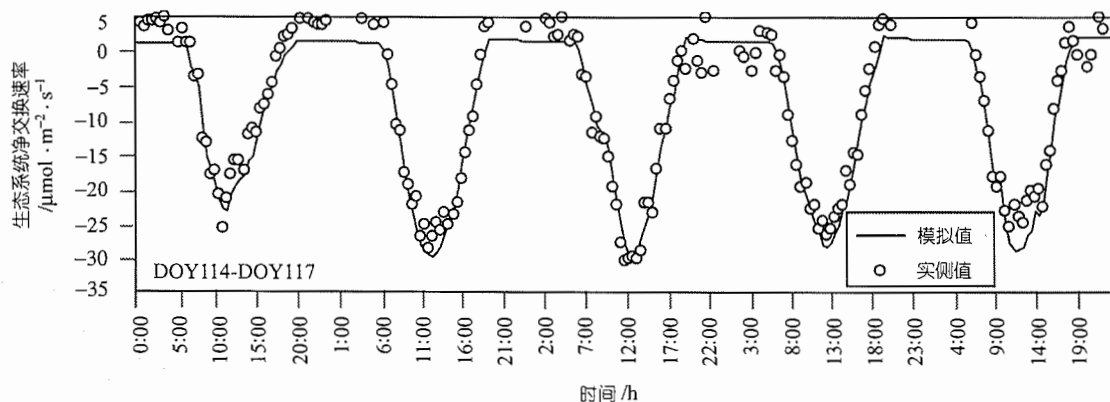


图 1 生态系统净交换速率(NEE)实测值和模拟值的日变化过程
DOY 为儒略日

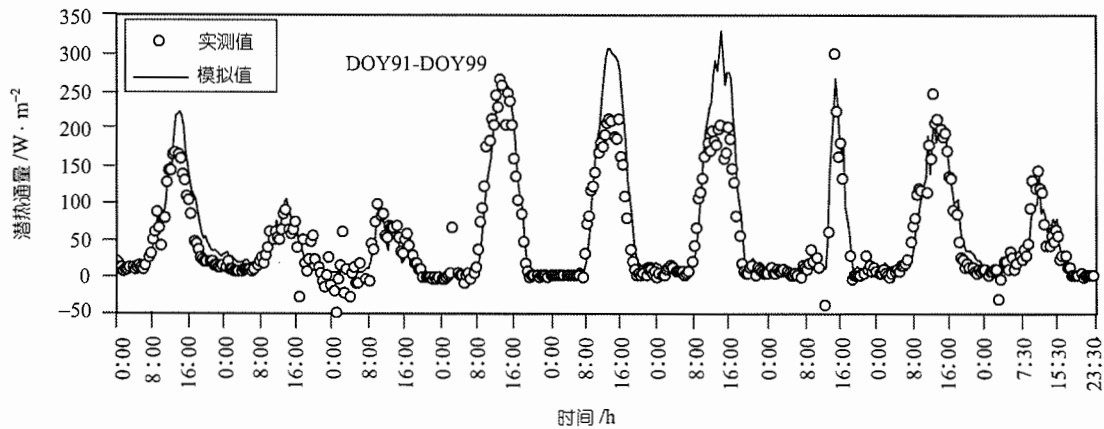


图2 冠层潜热通量(λE)实测值和模拟值的日变化过程
DOY 为儒略日

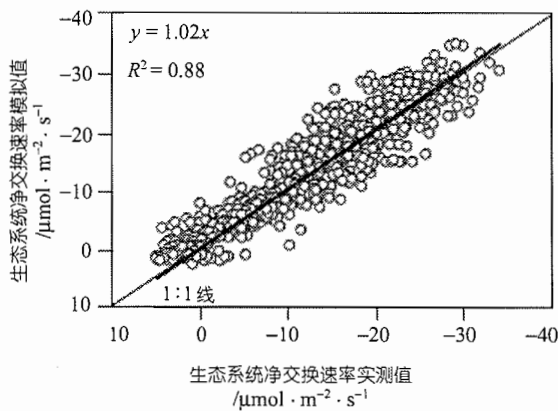


图3 生态系统净交换速率(NEE)实测值和模拟值的比较
RMSE = $2.94 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($N=1261$)

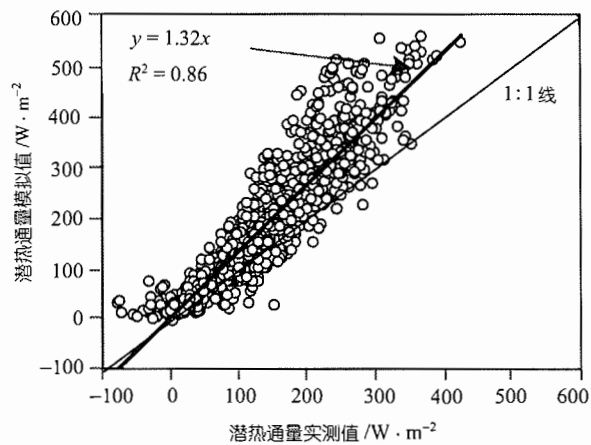


图4 冠层潜热通量(λE)实测值和模拟值的比较
RMSE = $66.97 \text{W} \cdot \text{m}^{-2}$ ($N=1261$)

很好地模拟了白天的 NEE (7:00-19:00, LST)。同样选择白天(7:00-19:00, LST)对模拟和实测的潜热通量(λE)进行比较分析(图4), 显示模拟结果与实测结果也具有比较好的一致性($R^2=0.86$), RMSE 为 $66.97 \text{W} \cdot \text{m}^{-2}$, 但模拟值要明显高于实测值(斜率为1.32)。夜间由于摩擦速度比较小, 垂直方向上的湍流交换较弱, 涡度相关系统很难捕捉垂直方向上的湍流, 不能准确测定夜间的生态系统呼吸^[25], 因此没有对模型夜间模拟结果与涡度相关系统夜间实测结果进行比较。

3.2 实测值和模拟值的季节变化过程及其比较

通过 CPCEM 模拟的冠层瞬时光合和呼吸推算出受光叶日光合总量、遮光叶日光合总量、水分胁迫条件下日光合总量和作物日呼吸总量。从冬小麦返青

期-乳熟期可见, 这些量都表现出一定的季节变化过程(图5)。受光叶日光合总量、遮光叶日光合总量、和作物呼吸日总量的季节变化与叶面积指数(LAI)的变化比较一致, 在 DOY120-DOY130 之间达到最大, 此时为孕穗-抽穗期, LAI 达到最大。就数值而言, 而遮光叶与作物呼吸大小比较接近, 受光叶日光合总量远高于遮光叶日光合总量。

冠层净光合速率($A_{n,c}$)为冠层光合速率(土壤水分影响下)与作物呼吸速率之差; 生态系统净交换速率 NEE 为 $A_{n,c}$ 与土壤呼吸速率(R_s)之差。与 LAI 的变化趋势相似, 模拟的冠层群体净交换量与实测和模拟的生态系统日净交换量都显示出相似的变化过程, 从返青期-抽穗期呈上升趋势, 灌浆期-抽穗期呈下降

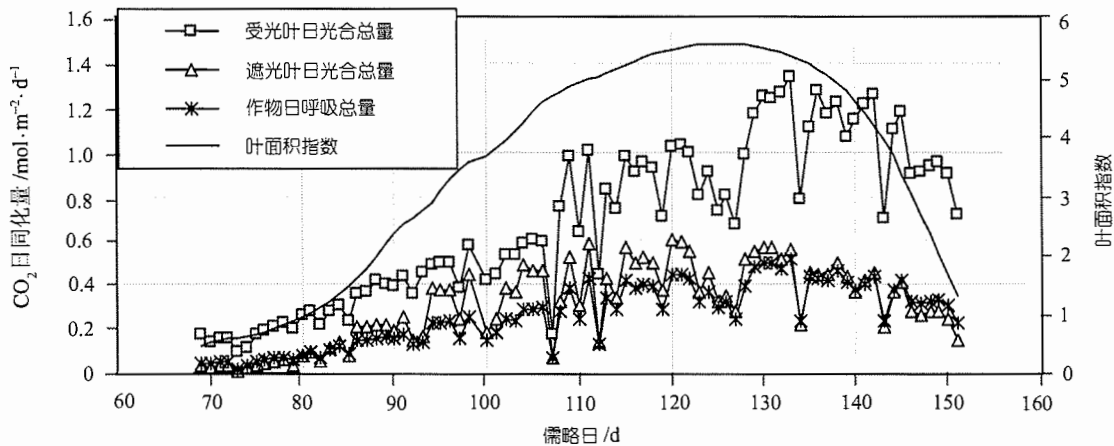


图 5 CPCEM 估算冠层受光叶日光合总量、遮光叶日光合总量和作物日呼吸总量的季节变化

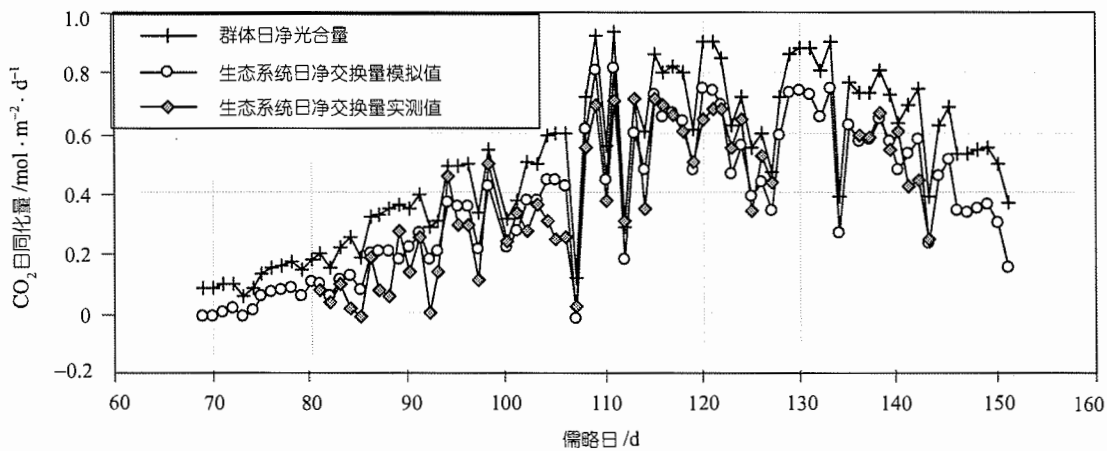


图 6 CPCEM 估算的冠层群体日净光合量、生态系统日净交换量和实测生态系统日净交换量的季节变化

趋势(图6). 群体净交换量的最高值接近于 $1.0 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 生态系统日净交换量的最高值为 $0.8 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 左右. 对模型模拟和涡度相关系统实测的生态系统日净交换量结果比较(图 7), 结果显示二者大小比较一致(斜率为 1.02, $R^2=0.83$), RMSE 仅为 $0.089 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ (样本数 $N=54$).

CPCEM 模拟冠层日蒸散量显示与作物实测的日蒸散具有比较一致的季节变化过程(图 8), 模拟期间的最高日蒸散量约为 $7.0 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$, 出现在 DOY120 (孕穗-抽穗期)左右. 对 CPCEM 模拟的日蒸散量与涡度相关系统实测日蒸散量比较, 结果显示两者有比较高的相关性($R^2 = 0.81$), 但模型模拟值明显大于

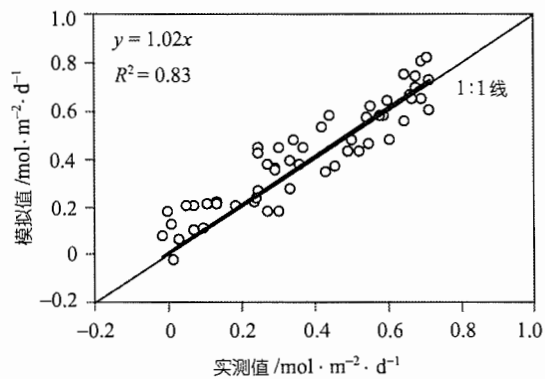


图 7 生态系统日净交换量实测值和模拟值比较
RMSE= $0.089 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ($N=54$), N 样本数

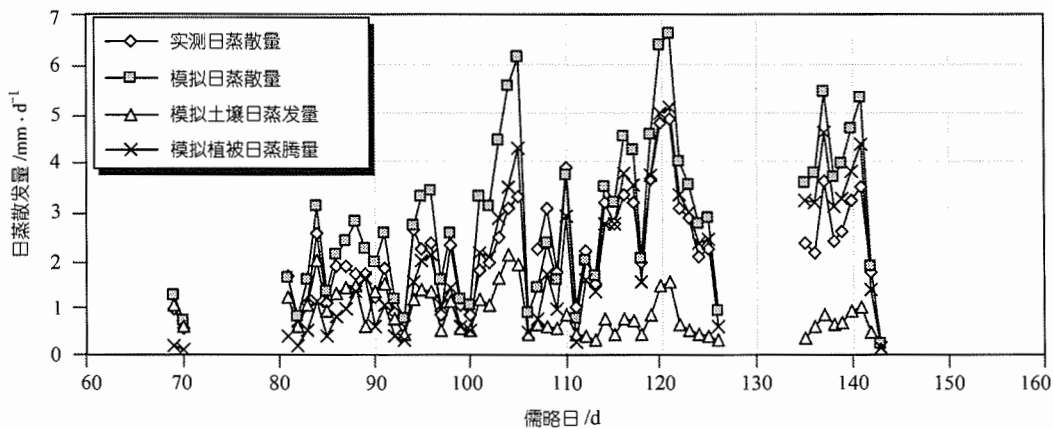


图8 CPCEM 估算的冠层日蒸散量、土壤蒸发量、植被蒸腾量和冠层实测日蒸散量的季节变化

实测值(斜率为 1.33), RMSE 为 $1.05 \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$ (样本数为 54).

4 结果与讨论

本文的研究目标是建立一个耦合的冠层光合-导度-蒸散模型(CPCEM), 模拟陆地生态系统 NEE 和潜热通量的动态变化. 通过华北平原冬小麦冠层 NEE 和潜热通量的实测结果验证了 CPCEM 的模拟精度. 结果显示, CPCEM 模拟的 NEE 和生态系统日净交换量与涡度相关实测结果非常一致, CPCEM 模拟的潜热通量与涡度相关系统实测的结果变化比较一致, 但模拟结果比实测结果偏高.

CPCEM 尽管能很好得模拟 NEE , 但存在一定的不足. 模型中土壤呼吸速率通过地表土壤温度计算, 以后研究中应进一步建立土壤呼吸的机理模型. 由于涡度相关法测定潜热通量时存在明显的能量不闭合性^[26,27], λE 测定结果偏低, CPCEM 模拟 λE 的精度很难进一步的验证, 今后的工作中应进一步加强其他小气候方法的同步测定, 如波文比能量平衡法^[28,29], 以验证 CPCEM 模拟 λE 的精度.

许多光合模型都建立在生化模型的基础上, 从叶片到冠层, 从点到面, 且得到了广泛的应用^[2,30-35]. 生化模型的参数众多, 需要大量的数学迭代运算求解. 本文采用非直角双曲线模拟冠层的光合速率相对比较简单, 且易于操作. 将冠层群体光合和蒸散通过冠层导度耦联起来, 同时引入了土壤水分胁迫因子确定水分胁迫条件下的冠层总光合速率. 将光合

有效辐射在冠层内的传输分为直接辐射和散射辐射, 冠层内叶片分为遮光叶和受光叶两部分, 遮光叶只接受散射辐射, 而受光叶接受直接辐射和散射辐射, 并将冠层分为多层分别计算每层的遮光叶和受光叶光合速率, 这种分层方式提高了 NEE 的模拟精度. 同时将冠层视为“双源”结构模式区分植被的蒸腾和土壤的蒸发, 比单层大叶蒸散模型更进一步.

参 考 文 献

- 1 于 强, 谢贤群, 孙淑芬, 等. 植物光合生产力与冠层蒸散模拟研究进展. 生态学报, 1999, 19(5): 744~753
- 2 Farquhar G D, von Caimmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthesis CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 1980, 149: 78~90
- 3 Collatz G J, Ball J T, Grivet C, et al. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agric For Meteorol*, 1991, 54: 107~136
- 4 Leuning R, Kelliher F M, De Pury D G, et al. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant Cell Environ*, 1995, 18: 1183~1200
- 5 Hirose T, Werger M J A. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in a canopy. *Oecologia*, 1987, 72: 520~526
- 6 Kull O, Jarvis P G. The role of nitrogen in a simple scheme to scale up photosynthesis from leaf to canopy. *Plant, Cell Environ*, 1995, 18: 1174~1182
- 7 Choudhury B J. A sensitivity analysis of the radiation use efficiency for gross photosynthesis and net carbon accumulation by wheat. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 101: 217~234
- 8 Thornley J H M. Instantaneous canopy photosynthesis: Analytical

- expressions for sun and shade leaves based on exponential light decay down the canopy and an acclimated non-rectangular hyperbola for leaf photosynthesis. *Annals of Botany*, 2002, 89: 451~458
- 9 Choudhury B J, Monteith J L. A four-layer model for the heat budget of homogeneous land surfaces. *Q J Roy Meteorol Soc*, 1988, 144: 373~398
- 10 Shuttleworth W J, Wallace J S. Evaporation from sparse crops-an energy combination theory. *Q J Roy Meteorol Soc*, 1985, 111: 839~855
- 11 Wang Y, Leuning R. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy. I. Model description and comparison with a multi-layered model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, 91: 89~111
- 12 Arora V. Simulating energy and carbon fluxes over winter wheat using coupled land surface and terrestrial ecosystem models. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 118: 21~47
- 13 Mo X G, Liu S X. Simulating evapotranspiration and photosynthesis of winter wheat over the growing season. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 109: 203~222
- 14 Amthor J S. *Respiration and Crop Productivity*. New York: Springer, 1989. 339~355
- 15 Ronda R J, de Bruin H A R, Holtslag A A M. Representation of the canopy conductance in modeling the surface energy budget for low vegetation. *J Appl Meteorol*, 2001, 40 (8): 1431~1444
- 16 Choudhury B J. Estimating gross photosynthesis using satellite and ancillary data: Approach and preliminary results. *Remote Sensing of environment*, 2001, 75: 1~21
- 17 Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q (10). *Global Change Biology*, 2001, 7: 223~230
- 18 张永强. 土壤-植被-大气系统水、热传输机理及区域蒸散模型. 中国科学院博士学位论文, 2004. 49
- 19 Villalobos F J. Correction of eddy covariance water vapor flux using additional measurements of temperature. *Agric For Meteorol*, 1997, 88: 77~83
- 20 张永强, 沈彦俊, 刘昌明, 等. 华北平原典型农田水、热与 CO₂ 通量的测定. *地理学报*. 2002, 57 (3): 333~342
- 21 Constantin J, Inclan M G, Raschendorfer M. The energy budget of a spruce forest: field measurements and comparison with the forest-land-atmosphere model (FLAME). *Journal of hydrology*, 1998, 212~213: 22~35
- 22 Kelliher F M, Hollinger D, Schulze E D, et al. Evaporation from an eastern Siberian larch forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1997, 85: 135~147
- 23 Wilson K, Goldstein A, Falge E, et al. Energy balance closure at FLUXNET sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113: 223~243
- 24 Kanda M, Inagaki A, Letzel M O, et al. LES study of the energy imbalance problem with Eddy covariance fluxes. *Boundary-Layer Meteorology*, 2004, 110, 381~404
- 25 Aubinet M, Grelle A, Ibrom A, et al. Estimates of the annual net carbon and water exchange of European forests: the EUROFLUX methodology. *Adv Ecol Res*, 2000, 30: 114~175
- 26 Goulden M L, Daube B C, Fan S M, et al. Physiological responses of a black spruce forest to weather. *J Geophys Res*, 1997, 102 (D24): 28987~28996
- 27 McCaughey J H, Lafleur P M, Joiner D W, et al. Magnitudes and seasonal patterns of energy, water, and carbon exchanges at a boreal young jack pine forest in the BOREAS northern study area. *J Geophys Res*, 1997, 102 (D24): 28997~29007
- 28 Zhang Y, Liu C, Shen Y, et al. Measurement of evapotranspiration in a winter wheat field. *Hydrological Processes*, 2002, 16: 2805~2817
- 29 Shen Y, Kondoh A, Tang C, et al. Measurement and analysis of evapotranspiration and surface conductance of a wheat canopy. *Hydrological processes*, 2002, 16: 2173~2187
- 30 Sellers P J, Bounoua L, Collatz G J, et al. Comparison of radiative and physiological effects of doubled atmospheric CO₂ on climate. *Science*, 1996b, 271: 1402~1406
- 31 Sellers P J, Randall D A, Collatz G J, et al. A revised land surface parameterization (SSiB 2) for atmospheric GCMs. Part I. Model formulation. *J. Climate*, 1996a, 9: 676~705
- 32 Pachevsky L B, Acock B. A model 2DLEAF of leaf gas exchange: development, validation, and ecological application. *Ecol Model*, 2002, 93: 1~18
- 33 Wirtz K W. Second order up-scaling: theory and an exercise with a complex photosynthesis model. *Ecol Model*, 2000, 126: 59~71
- 34 Yu Q, Liu J D, Wang T D. Simulation of leaf photosynthesis of winter wheat on Tibetan Plateau and in North China Plain. *Ecological Modelling*, 2002, 155: 205~216
- 35 Zhan X, Xue Y, Collatz G J. An analytical approach for estimating CO₂ and heat fluxes over the Amazonian region. *Ecological Modelling*, 2003, 162: 97~117