



Title	北方湿地生態系からのメタン放出に及ぼす積雪の影響
Author(s)	村瀬, 潤; Murase, Jun
Citation	低温科学, 70, 131-136
Issue Date	2012-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/49057
Type	departmental bulletin paper
File Information	LTS70_018.pdf



北方湿地生態系からのメタン放出に及ぼす積雪の影響

村瀬 潤¹⁾

2011年1月5日受付, 2012年1月18日受理

北方の湿地やツンドラは、地球の全土壌炭素の約30%が蓄積する場であり、メタンの主要発生源である。本稿では、積雪が北方の湿地におけるメタン放出やメタンの代謝に関わる微生物に及ぼす影響を概説、以下のように要約した。1) 積雪によって冬期のメタン放出量は低下するが、その間湿地土壌中にメタンが蓄積し、春の融雪とともに急激に大気へ放出される。2) 積雪による保温効果や不凍水における栄養塩やその他基質の濃縮効果により、微生物の活性が高くなる。3) 大気との遮断や地下水位の上昇により湿地土壌中の嫌気環境が拡大しメタン生成が促進される。4) 積雪の影響は冬季ばかりでなく夏季のメタン放出にも及ぶ。

Impact of snow on methane emission from northern wetlands

Jun Murase¹

Northern wetland and tundra regions store approximately 30% of the world organic soil carbon and function as a major source of atmospheric methane. In this article, the impact of snow on methane emission and microorganisms in northern wetlands is reviewed. In summary, 1) Methane emission from northern wetland is reduced in winter partly by snowpack and methane is accumulated in the soil under snow; snow melt causes a "burst" of methane emission in spring. 2) Microbial activities in wetland soil are enhanced by snow cover that keeps the underlying surface soil warmer (around 0 °C) and causes concentrated nutrients and substrates for microorganisms in unfrozen soil water. 3) Snow pack suppresses gas exchange between wetland soil and the atmosphere and melted snow may raise the level of water table, both of which expand anoxic area in soil and enhance methane production. 4) Snow can also give an impact on methane emission in a vegetative season of summer.

キーワード：湿地、雪、メタン、温室効果ガス、微生物

wetlands, snow, methane, greenhouse gases, microorganisms

1. はじめに

メタンはCO₂に次ぐ温室効果ガスであり、地球温暖化の観点から注目を集めてきた。これまで異なる発生源からのメタンの放出量が見積もられるとともに、その精度を高めるためにメタン放出メカニズムやその制御に関する研究が精力的に行われてきた。

寒冷地の湿地やツンドラには地球の全土壌炭素の30%に相当する20 Gtの土壌有機物炭素が蓄積しており(Post et al., 1982)、陸上の炭素循環にとって極めて重

要な生態系である。湿地はメタンの主要な自然発生源であり、寒冷湿地からの年間放出量は35 Tg yr⁻¹、大気メタンの総発生源の約7%に相当すると見積もられている(Reeburgh, 2007)。また、北半球の高緯度地域は地球温暖化の影響を最も強く受ける生態系であると考えられており、将来的に炭素循環やガス代謝が大きく変わる可能性が指摘されている(IPCC, 1996)。

北半球の陸地の最大50%は冬期に積雪する(Robinson et al., 1993; Frei and Robinson, 1998)。積雪は、陸上のエネルギー、水、炭素のフラックスを決定する重要な要因である。また、冬季の積雪が夏季の生物活性の高い期間の長短をコントロールすることで炭素収支に影響するなど、積雪は年間を通じて直接・間接的に陸上生態系に大きな影響を与えている(Harding et al., 2001)。湿地生態系からのメタンの放出についても積雪の影響を

1) 名古屋大学大学院生命農学研究科

¹ Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-8601, Japan
E-mail: murase@agr.nagoya-u.ac.jp

受けることが指摘されてきた。

本稿では、北方湿地におけるメタンフラックスの季節変動に関する知見を紹介するとともに、メタンの動態やメタン発生に関わる微生物に及ぼす積雪の影響についてまとめた。

2. 北方湿地生態系におけるメタンフラックスの季節変動

Matthews and Fung (1987) によって、大気メタンの供給源としての北方 (50-70°N) 湿地生態系の重要性が指摘され、その後世界各地でメタンフラックスが測定された。湿地生態系からのメタンフラックスに関する初期の研究データは Bartlett and Harriss (1993) の総説で包括的にまとめられている。それによると、主として積雪のない春から秋に行われた観測の結果、北方湿地からのメタンフラックスは地温との相関が高く、光合成も盛んな夏期のフラックスが年間フラックスの主要な部分を占めると考えられた。

冬期、特に積雪期のメタンフラックスは観測が困難であり、地温の低いこの時期のメタンフラックスは当初それほど注目されていなかった。Dise (1992) は、チャンバー法によって米国ミネソタ州の泥炭地における冬期のメタンフラックスを観測し、冬期4ヶ月のメタン放出量が年間放出量の4-21%に相当することを報告した。その後冬期間のメタンフラックスが測定されるようになり、年間フラックスに対して一定の意義を持っていることが次第に明らかになった。北米 (Melloh and Crill, 1996)、フィンランド (Alm et al., 1999)、西シベリア (Panikov and Dedysch, 2000) の湿地で観測された冬期のメタン放出は、フラックスとして5-56 mg m⁻² d⁻¹、年間放出量の2-22%に相当すると推定されている (表1)。

チャンバー法では植生ごとのメタンフラックスの解析が可能であるが、頻繁に測定を行うことができない、密閉容器中のメタン濃度の上昇を測定するためメタンフラックスが実際よりも低くなる可能性がある、などのデメリットがある。一方、微気象学的フラックス計測法の1つである手法の渦相関法は、植生ごとの解析には向いていないが、長期にわたる短い時間間隔でのフラックス解析が可能である。Friborg et al. (1997) は、チャンバー法と渦相関法を用いてスウェーデン東部の Sotrdalen Mire においてメタンフラックスを連続測定し、融雪時期の数日の間にメタンフラックスが2.6 mg m⁻² d⁻¹ から22.5 mg m⁻² d⁻¹ に急激に増加することを観測した。Hargreaves et al. (2001) は、フィンランド北部の mire における渦相関法に基づくメタンフラックスの季節変動の解析を行い、春の融雪期のメタンフラックスのピークは夏期の平均メタンフラックスよりも高く、年間放出量の11%に相当するメタンが1ヶ月弱で放出されたと報告した。フィンランド南部の fen でも融雪時に積雪期に比べて高いメタンフラックスが観察された (Rinne et al., 2007) (表1)。

以上のように、北方湿地では、基本的に気温・地温が高く光合成の盛んな夏季にメタン放出は盛んであるが、積雪期にも低いながらもメタンフラックスは観察され、融雪期には温度の上昇では十分に説明できない突発的なメタン放出が起こる。また、Mastepanov et al. (2008) は、自動計測システムを備えたチャンバーを用いてグリーンランドの fen におけるメタンフラックスを測定し、秋期 (9月下旬) の土壌凍結にともなってメタン放出が急激に上昇することを報告している。

3. 積雪がメタンフラックスに及ぼす影響

積雪は湿地のメタンの動態にどのような影響を与えて

表1：北方湿地における冬期および融雪時のメタンフラックス

国・地域	緯度・経度	生態系	観測期間	方法	フラックス mg m ⁻² d ⁻¹	年間・夏季 フラックス との比較	文献
冬期							
米・ミネソタ州	47°32'N, 93°28'W	peatland	1988-1990 11月-3月	チャンバー法	5-49	4-21% ^a	Dise (1992)
米・ニューハンプシャー州	43°12.5'N, 71°03'W	fen	1991-1995 12月-2月	チャンバー法	20-56	2-9.2% ^a	Melloh and Crill (1996)
フィンランド	65°51'N, 30°53'E	bog	1994.12月-1995.4月	チャンバー法	4.95	10% ^a	Alm et al. (1999)
フィンランド	62°47'N, 30°56'E	fen	1994.12月-1995.4月	チャンバー法	9.99-22.73	22% ^a	Alm et al. (1999)
ロシア・西シベリア	57°N, 82°E	bog	1995.2月	チャンバー法	5.56	3.5-11% ^b	Panikov and Dedysch (2000)
フィンランド・Ruovesi	61°50'N, 24°12'E	fen	2005.3月 2005.12月-2006.2月	渦相関法	5.9	5.7% ^a	Rinne et al. (2007)
融雪時							
スウェーデン	68°21'N, 19°02'E	mire	1996.5月-6月	渦相関法	2.6-22.5	最大25% ^b	Friborg et al. (1997)
フィンランド	69°08'N, 27°16'E	mire	1997.5月-6月	渦相関法	17-100	11% ^a	Hargreaves et al. (2001)
フィンランド・Ruovesi	61°50'N, 24°12'E	fen	2005.4月	渦相関法	16	3.4% ^a	Rinne et al. (2007)

^a 年間フラックスに占める割合 (%) ; ^b 夏季フラックスに対する割合 (%)

いるのであろうか。Melloh and Crill (1996) は、5シーズンにわたる fen からのメタン放出量と気象との関係を解析し、降雪量の少ない年のメタンフラックスは、平均的な降雪のあった年に比べて低いことを報告している。また、Grøndahl et al. (2008) は、春の積雪の量や分布の違いが年毎のメタン放出量の違いを説明する一因子であることを報告した。

冬季におけるメタンの大気放出の減少は、気温・地温の低下だけでは説明できない。Dise (1992) は、冬期の泥炭土壤に含まれるメタンを定量し、メタンフラックスは低下する一方で土壤中のメタン濃度が上昇することを報告している。また、Melloh and Crill (1995, 1996) は、冬期の fen における間隙水中のメタン濃度および雪を通して発生するメタンフラックスを測定し、融雪・凍結あるいは冷雨に由来するクラスト（氷雪の層）の下にメタンが蓄積し、雪中の気相は 140–600 ppmv のメタンを含んでいることを報告した。Tokida et al. (2007) は、北海道の泥炭地における氷雪に含まれる気泡を画像解析により定量するとともに気泡中のメタン濃度を測定した。そして、氷雪中に気泡が占める体積比率は 3.2%、メタン濃度は 20%、融雪水中の溶存メタン濃度は 630 μM にも達することを明らかにした。以上のように、湿地からの冬季のメタン放出は堆積した雪あるいはクラストによって抑制される。したがって、安定した一定の積雪がある場合は、雪柱のメタン濃度プロファイルから湿地のメタンフラックスを推定することが可能である (Alm et al., 1999)。また、積雪によるメタン放出の抑制を想定したモデルは、湿地からのメタン発生をよりよく説明することが報告されている (Pickett-Heaps, 2011)。

積雪によって封じ込められたメタンが雪解けにともなって一気に大気へ放出されるのが融雪期のメタンフラックスの極大の大きな要因である。Gažovič et al. (2010) は、融雪時の泥炭地におけるメタンフラックスの大きな日内変化を報告している。夏場の成長期とは異なり、植生を通じたメタンフラックスはほとんどなく、拡散が主たる放出メカニズムと考えられるので、本来は昼夜の差は予測されないはずであるが、融雪時は昼夜の温度がメタンフラックスの制御要因となる。すなわち、日中の気温が 0°C を上回り氷雪の融解が進むとメタンフラックスは大きくなり、夕刻になり気温が 0°C を下回ると再凍結によってメタンフラックスは小さくなる。

積雪がメタンフラックスに及ぼす影響は冬季に限らない。West et al. (1999) は、冬期の積雪が少ない年の翌夏にはメタンフラックスが高くなる傾向を観察し、土壤凍結が進行して冬期間の有機物分解が低く抑えられ、翌夏のメタン生成に利用される有機物が増えたことに起因すると考察した。また、Welker et al. (2000) は、冬季の降雪の増加と夏季気温の上昇の組み合わせは、それぞれ単独の現象よりもツンドラからの CO₂ 発生を促進す

ることを報告している。積雪の量やタイミングは年間を通じて湿地のガス代謝に大きな影響を与えられられる (Brooks et al., 1997)。

4. 積雪が微生物活性に及ぼす影響

湿地のメタンは、メタン生成古細菌によって嫌気度の極めて高い（酸化還元電位の低い）条件で生成する。生成したメタンは大気へ放出される過程で湿地表層や好気状態を保っている植物根圏でメタン酸化細菌によって好氣的に酸化分解されるため、大気へ放出されるメタンは生成されるメタンの一部である。事実、湿地をはじめとするメタン放出源は、メタンの生成量とともに酸化量も高いことが知られている (Reeburgh, 2007)。すなわち湿地からのメタンの放出は、物理プロセスだけではなく、メタン生成と酸化という 2 つの微生物プロセスのバランスにも左右される。では、積雪は湿地の微生物代謝にどのような影響を与えているのであろうか。ここでは、積雪が土壤の温度と水分状態の変化を通じて北方湿地の微生物代謝に及ぼす影響について述べる。

温度への影響

冬季のメタンフラックスの低下は地温の低下にともなう微生物活性の抑制が大きな要因の 1 つであるが、氷点下となっても微生物活性は完全に止まるわけではない。例えばグリーンランドでは、地温が -18°C にまで低下する厳冬期の泥炭でも土壤呼吸活性が観察される (Elberling and Brandt, 2003)。Wagner et al. (2003) は、レナ川流域の泥炭を現場温度 (1°C) で培養し、直線的にメタンが増加することを示した。Metje and Frenzel (2005, 2007) は、フィンランドおよび西シベリアの泥炭土壤におけるメタン生成活性の温度依存性を調査した。そして、メタン生成は 25–28°C 付近で最大の活性を示すが、4°C でも最大活性の 2 割程度のメタン活性を有することを明らかにし、温度依存曲線からメタン生成が起こる限界温度を -11.5 ~ -5°C と推定した。Sommerfeld et al. (1993) は、積雪下の森林土壤がメタン酸化活性をもつことを示した。

積雪によってメタンフラックスが抑制される、すなわち土壤と大気とのガス交換が遮断されることは、同時に熱交換が抑制されることを意味する。大気との遮断および土壤呼吸による発熱により、外気温が氷点下をはるかに下回る厳冬期にも、積雪下の表層土壤の地温は 0°C 付近に維持される (Hardy et al. 2001)。氷点下では、微生物活性の温度依存性が高く、数度の違いが微生物活性に及ぼす影響は 0°C 以上の条件に比べて大きい (Elberling et al. 2008)。積雪によって地温が 0°C 付近に保たれることによって、土壤微生物は無積雪条件に比べて高い活性を示すことが知られている (Monson et al. 2006, Nobrega and Grogan 2007)。厳冬期の北方湿地では、

積雪下の土壌は微生物にとって比較的「温暖」な環境と考えることもできる。

土壌水分への影響

積雪によって土壌温度が0°C付近に保たれると、土壌は完全には凍結せず、土壌中には不凍水が確保される。不凍水では、土壌水の部分凍結にともなう濃縮作用により塩濃度が高くなる (Stähli and Stadler 1997)。また、凍結・融解によって障害を受けたバイオマスから細胞構成成分が流出するため、不凍水は生残している微生物にとって相対的に栄養に富んでいる。Panikov and Dedysh (2000) は、融雪時の温度上昇 (-16°C → 15°C) にともなう泥炭土壌からの一時的かつ急激なメタン生成を室内培養実験で観察し、土壌凍結・融解によって供給されたバイオマス成分がメタンの基質となったと考察している。また、氷で囲まれた不凍水は脱窒菌にとって好適な嫌気環境と考えられている (Teepe et al. 2001)。積雪によって大気とのガス交換が制限され、土壌水分が確保された状態では嫌気的な微生物代謝がさらに進行し、メタン生成が促進されると予想される。

降雪が年間降水量の多くを占める北方湿地では、積雪は、土壌水分の確保による冬季の微生物代謝の促進だけでなく、年間にわたる湿地の水分環境に影響を与え、ガス代謝にも影響を与える重要な要素である。Granberg et al. (2001) は、様々な気象データをもとにスウェーデンの mire における 1981-1997 の年間メタン発生量のモデル化を試みた。その結果、降水量すなわち積雪量に関連のある平均水位が、土壌温度とともにメタン発生量を説明する最も重要な因子であることが示された。このことは、冬季の積雪量が多い年には次の夏季に土壌中の地下水水位が上がり、嫌気環境の拡大によってメタン生成がより活発になることを示唆している。

5. おわりに

本稿では、北方湿地におけるメタンの発生・動態に及ぼす積雪の影響を解説してきた。要約すると、

1. 積雪によって大気と湿地土壌とのガス交換が抑制され、冬季のメタン放出量は低下する。その間湿地土壌中にメタンが蓄積し、春の融雪とともに急激に大気へ放出される。
2. 湿地土壌の温度は積雪によって相対的に高く維持される。また、不凍水の栄養塩やその他の基質が濃縮されるため、微生物の活性が高くなる。
3. 積雪による大気からの酸素供給の遮断により、湿地土壌中の嫌気環境が拡大する。また、積雪量の増加による湿地の地下水水位の上昇も湿地土壌中の嫌気層の拡大をもたらす。嫌気層の拡大は、CO₂ の生成量を抑える一方でメタンの生成を助長する。

以上のように、積雪は、北方湿地のメタンの動態に関

する物理プロセスだけでなく、湿地環境の化学的变化をもたらす。微生物プロセスにも影響を与えている。そしてその影響は、冬季に留まらず夏季のガス代謝にも及んでいる。極域は中緯度域に比べて気候変動の程度が激しいと予想されており、気温の上昇だけでなく、積雪も含めた複合的な環境要因の変化に対する湿地のガス代謝の応答について、今後も詳細な研究が必要と考えられる。

最後に積雪が北方湿地のメタンの動態に及ぼす影響に関して、興味深いと思われる今後の課題をいくつか挙げてみたい。

メタンの動態に関わる微生物群集と積雪との関係

先述のように湿地生態系からのメタンの放出は、生成と酸化のバランスに依存している。積雪にともなう環境の変化(温度、水分状態、塩濃度)がメタン生成古細菌とメタン酸化細菌、それぞれの微生物群に与える影響を明らかにすることは、湿地におけるメタンの動態を理解するうえで重要と考えられる。

積雪にともなう降下物質がメタンの動態に及ぼす影響

本稿では、積雪が湿地の地温や地下水水位に与える影響について主に述べてきた。一方、積雪には様々な化学成分が含まれている。Nickus (2003) は、積雪中のイオン含量を測定し、海水塩由来のエアロゾル以外にも硫酸アンモニウム、硝酸アンモニウムなどの酸性物質が含まれていること、雪中のイオンの濃度や組成は時空間的に大きく変化することを明らかにした。泥炭地は一般に貧栄養であり、積雪中の塩類が微生物群集の構成や機能に及ぼす影響を明らかにすることは興味深いと考えられる。Blodau and Moore (2003) は、通常競合によってメタン生成を抑制すると考えられている硫酸イオンの添加によって泥炭表層部におけるメタン生成が促進されるという興味深い結果を報告している。

積雪中のメタンの動態と微生物

積雪中にはメタンが高濃度で堆積している。積雪柱中の気相のメタン濃度は土壌表面から大気に向けて直線的に減少しており、一般的な拡散モデルで説明される (Panikov and Dedysh, 2000)。すなわち積雪中で生成・酸化は起こっていないと考えられている。しかしながら、Kojima et al. (2009) は積雪中の微生物群集を分子生物学的手法で解析し、メタン酸化細菌 *Methylobacter* 属に近縁を示すグループが優占することを明らかにした。湿地の融雪には藻類 (山本ほか, 2004, 2006; Yamamoto et al., 2006) や種々の無脊椎動物 (Fukuhara et al., 2002, 2010; 福原ほか, 2006; 大高ほか, 2008) が生息しており、融雪中でメタンが酸化される可能性も十分に考えられる。

謝辞

本稿を執筆する機会を与えていただいた北海道大学低

温科学研究所教授福井学博士ならびに尾瀬アカシボグループの各位に深謝の意を表します。

引用文献

- Alm, J., S. Saarnio, H. Nykanen, J. Silvola, and P. J. Martikainen (1999) Winter CO₂, CH₄ and N₂O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeochem.*, **44**, 163-186.
- Bartlett, K. B. and R. C. Harriss (1993) Review and assessment of methane emission from wetlands. *Chemosphere*, **26**, 261-320.
- Blodau, C., and T. R. Moore (2003) Micro-scale CO₂ and CH₄ dynamics in a peat soil during a water fluctuation and sulfate pulse. *Soil Biol. Biochem.*, **35**, 535-547.
- Brooks, P. D., S. K. Schmidt, and M. W. Williams (1997) Winter production of CO₂ and N₂O from Alpine tundra: environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes. *Oecologia*, **110**, 403-413.
- Dise, N. B. (1992) Winter fluxes of methane from Minnesota peatlands. *Biogeochem.*, **17**, 71-83.
- Elberling, B. and K. K. Brandt (2003) Uncoupling of microbial CO₂ production and release in frozen soil and its implications for field studies of arctic C cycling. *Soil Biol. Biochem.*, **35**, 263-272.
- Elberling, B., C. Nordstrom, L. Grondahl, H. Sogaard, T. Friborg, T. R. Christensen, L. Strom, F. Marchand, and I. Nijs (2008) High-arctic soil CO₂ and CH₄ production controlled by temperature, water, freezing and snow. *Adv. Ecol. Res.*, **40**, 441-472.
- Frei, A. and D. A. Robinson (1998) Evaluation of snow extent and its variability in the Atmospheric Model Intercomparison Project. *J. Geophys. Res.*, **103**, 8859-8871.
- Friborg, T., T. R. Christensen, and H. Sogaard (1997) Rapid response of greenhouse gas emission to early spring thaw in a subarctic mire as shown by micrometeorological techniques. *Geophys. Res. Lett.*, **24**, 3061-3064.
- Fukuhara H., A. Ohtaka, N. Kimura, M. Fukui, Y. Kikuchi, S. Nohara, M. Ochiai, Y. Yamamoto, and Oze Akashibo Research Group (2002) Spring red snow phenomenon 'Akashibo' in the Ozegahara mire, Central Japan, with special reference to the distribution of invertebrates in red snow. *Verh. Internat. Verin. Limnol.*, **28**, 1645-1652.
- 福原晴夫, 大高明史, 木村直哉, 菊地義昭, 山本鎔子, 落合正宏, 福井学, 野原精一, 尾瀬アカシボ研究グループ (2006) 尾瀬ヶ原のアカシボ現象に関する研究 — 尾瀬ヶ原のアカシボにみられる無脊椎動物 —. 陸雑誌, **67**, 81-93.
- Fukuhara H., A. Ohtaka, N. Kimura, Ochiai, Y. Yamamoto, and Oze Akashibo Research Group (2010) Vertical distribution of invertebrates in red snow (Akashibo) at Ozegahara mire, Central Japan. *Verh. Internat. Verin. Limnol.*, **30**, 1487-1492.
- Gažovič, M., L. Kutzbach, P. Schreiber, C. Wille, and M. Wilkening (2010) Diurnal dynamics of CH₄ from a boreal peatland during snowmelt. *Tellus B*, **62**, 133-139.
- Granberg, G., M. Ottosson-Lofvenius, H. Grip, I. Sundh, and M. Nilsson (2001) Effect of climatic variability from 1980 to 1997 on simulated methane emission from a boreal mixed mire in northern Sweden. *Global Biogeochem. Cycles.*, **15**, 977-991.
- Grøndahl, L., T. Friborg, T. R. Christensen, A. Ekberg, B. Elberling, L. Illeris, C. Nordstrom, A. Rennermalm, C. Sigsgaard, and H. Sogaard (2008) Spatial and inter-annual variability of trace gas fluxes in a heterogeneous high-arctic landscape. *Adv. Ecol. Res.*, **40**, 473-498.
- Harding, R. J., S. E. Gryning, S. Halldin, and C. R. Lloyd (2001) Progress in understanding of land surface/atmosphere exchanges at high latitudes. *Theor. Appl. Climatol.*, **70**, 5-18.
- Hardy, J. P., P. M. Groffman, R. D. Fitzhugh, K. S. Henry, A. T. Weltman, J. D. Demers, T. J. Fahey, C. T. Driscoll, G. L. Tierney, and S. Nolan (2001) Snow depth manipulation and its influence on soil frost and water dynamics in a northern hardwood forest. *Biogeochem.*, **56**, 151-174.
- Hargreaves, K. J., D. Fowler, C. E. R. Pitcairn, and M. Aurela (2001) Annual methane emission from Finnish mires estimated from eddy covariance campaign measurements. *Theor. Appl. Climatol.*, **70**, 203-213.
- IPCC (1996) Climate Change 1995- Impacts, adaptations, and mitigation of climate change: scientific-technical analyses. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kojima, H., H. Fukuhara, and M. Fukui (2009) Community structure of microorganisms associated with reddish-brown iron-rich snow. *Sys. Appl. Microbiol.*, **32**, 429-437.
- Mastepanov M., C. Sigsgaard, E. J. Dlugokencky, S. Houweling, L. Strom, M. P. Tamstorf, and T. R. Christensen (2008) Large tundra methane burst during onset of freezing. *Nature*, **456**, 628-630.
- Matthews, E. and I. Fung (1987) Methane emission from natural wetlands: global distribution, area, and environmental characteristics of sources. *Global Biogeochem. Cycles.*, **1**, 61-86.
- Melloh, R. A., and P. M. Crill (1995) Winter methane dynamics beneath ice and in snow in a temperate poor fen. *Hydrol. Process.*, **9**, 947-956.
- Melloh, R. A., and P. M. Crill (1996) Winter methane dynamics in a temperate peatland. *Global Biogeochem. Cycles.*, **10**, 247-254.
- Metje, M. and P. Frenzel (2005) Effect of temperature on anaerobic ethanol oxidation and methanogenesis in acidic peat from a northern wetland. *Appl. Environ. Microbiol.*, **71**, 8191-8200.
- Metje, M. and P. Frenzel (2007) Methanogenesis and methanogenic pathways in a peat from subarctic permafrost. *Environ. Microbiol.*, **9**, 954-964.
- Monson R. K., S. P. Burns, M. W. Williams, A. C. Delany, M. Weintraub, and D. A. Lipson (2006) The contribution of beneath-snow soil respiration to total ecosystem respiration in a high-elevation, subalpine forest. *Global*

- Biogeochem. Cycles*, **20**, doi:10.1029/2005GB002684.
- Nickus, U. (2003) Ion content of the snowpack on Franz Josef Land, Russia. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, **35**, 399-408.
- Nobrega S. and P. Grogan (2007) Deeper snow enhances winter respiration from both plant-associated and bulk soil carbon pools in birch hummock tundra. *Ecosystems*, **10**, 419-431.
- 大高明史, 山崎千恵子, 野原精一, 尾瀬アカシボ研究グループ (2008) 青森県のアカシボ発生地域における雪中の無脊椎動物. 陸雑誌, **69**, 107-119.
- Panikov, N. S. and S. N. Dedysh (2000) Cold season CH₄ and CO₂ emission from boreal peat bogs (West Siberia): winter fluxes and thaw activation dynamics. *Global Biogeochem. Cycles*, **14**, 1071-1080.
- Pickett-Heaps, C. A., D. J. Jacob, K. J. Wecht, E. A. Kort, S. C. Wofsy, G. S. Diskin, D. E. J. Worthy, J. O. Kaplan, I. Bey, and J. Drevet (2011) Magnitude and seasonality of wetland methane emissions from the Hudson Bay Lowlands (Canada). *Atmos. Chem. Phys.*, **11**, 3773-3779.
- Post, W. M., W. R. Emanuel, P. J. Zinke, and A. G. Stangenberger (1982) Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, **298**, 156-159.
- Reeburgh W. S. (2007) Oceanic methane biogeochemistry. *Chem. Rev.*, **107**, 486-513.
- Rinne, J., T. Riutta, M. Pihlatie, M. Aurela, S. Haapanala, J. P. Tuovinen, E. S. Tuittila, and T. Vesala (2007) Annual cycle of methane emission from a boreal fen measured by the eddy covariance technique. *Tellus B*, **59**, 449-457.
- Robinson, D. A., K. F. Dewey, and R. R. Heim Jr. (1993) Global snow cover monitoring: an update. *Bull. Am. Meteorol. Soc.*, **74**, 1689-1696.
- Sommerfeld, R. A., A. R. Mosier, and R. C. Musselman (1993) CO₂, CH₄ and N₂O flux through a Wyoming snowpack and implications for global budgets. *Nature*, **361**, 140-142.
- Stähli M. and D. Stadler (1997) Measurement of water and solute dynamics in freezing soil columns with time domain reflectometry. *J. Hydrol.*, **195**, 352-369.
- Teepe, R., R. Brumme, and F. Beese (2001) Nitrous oxide emissions from soil during freezing and thawing periods. *Soil Biol. Biochem.*, **33**, 1269-1275.
- Tokida, T., M. Mizoguchi, T. Miyazaki, A. Kagemoto, O. Nagata, and R. Hatano (2007) Episodic release of methane bubbles from peatland during spring thaw. *Chemosphere*, **70**, 165-171.
- Wagner, D., C. Wille, S. Kobabe, and E. M. Pfeiffer (2003) Simulation of freezing-thawing cycles in a permafrost microcosm for assessing microbial methane production under extreme conditions. *Permafrost Periglac.*, **14**, 367-374.
- Welker, J. M., J. T. Fahnestock, and M. H. Jones (2000) Annual CO₂ flux in dry and moist arctic tundra: field responses to increases in summer temperatures and winter snow depth. *Clim. Change*, **44**, 139-150.
- West, A. E., P. D. Brooks, M. C. Fisk, L. K. Smith, E. A. Holland, C. H. Jaeger, S. Babcock, R. S. Lai, and S. K. Schmidt (1999) Landscape patterns of CH₄ fluxes in an alpine tundra ecosystem. *Biogeochem.*, **45**, 243-264.
- 山本鎔子, 大高明史, 林 卓志, 福原晴夫, 野原精一, 落合正宏, 尾瀬アカシボ研究グループ (2004) 東北地方の赤雪. 陸雑誌, **65**, 181-191.
- 山本鎔子, 林 卓志, 落合正宏, 福原晴夫, 大高明史, 野原精一, 福井 学, 菊地義昭, 尾瀬アカシボ研究グループ (2006) 東北地方の赤雪. 陸雑誌, **67**, 209-217.
- Yamamoto, Y., A. Ohtaka, T. Hayashi, H. Fukuhara, S. Nohara, and M. Ochiai (2006) Spring red snow phenomenon caused by iron accumulated around algal spores in alpine mires in Japan. *Verh. Internat. Verin. Limnol.*, **29**, 1947-1950.