HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	積雪期における湿地からのメタン放出過程
Author(s)	岩田, 智也
Citation	低温科学, 70, 137-144
Issue Date	2012-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/49059
Type	departmental bulletin paper
File Information	LTS70_019.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

低温科学 70 （2012） 137-144

積雪期における湿地からのメタン放出過程

岩田　智也[1)]

2012 年 1 月 13 日受付，2012 年 1 月 18 日受理

北方圏に広がる自然湿地は，温室効果気体である大気メタンの重要な放出源である．これらの湿地は１年の半分近くが積雪に覆われるものの，冬期における湿地からのメタン放出過程についてはよくわかっていない．本報では，湿地のメタン生成・消費と大気への放出およびそれらに影響を及ぼす環境因子（土壌温度，湿地植生，水位変動，氷板，積雪の変質過程）について，とくに積雪期における過程に注目しながら解説した．また，先行研究で得られた知見をもとに，今後の湿地観測の重要性と研究手法について議論した．

Methane emission from wetlands through snowpacks during winter season

Tomoya Iwata[1]

Northern wetlands are one of the most important sources of atmospheric methane, a potent greenhouse gas with about 20 times the global warming potential of carbon dioxide. Although snow can cover the surface of northern wetlands for more than half the year, most attention has been given to methane emission from wetlands during the growing season. Here I review studies that have addressed the microbial methane production, methane oxidation, and gas transfer processes in both wetland soils and the overlaying snow cover to understand the processes of winter methane emission from northern wetlands. I emphasize, based on the findings of those studies, that there is a need for a great deal of intensive and extensive monitoring of methane dynamics in snow-covered wetlands in northern ecosystems.

キーワード：湿地，メタン，積雪，微生物代謝
wetlands, methane, snowpacks, microbial metabolism

1．はじめに

メタンは強力な温室効果気体（GHG）のひとつであり，長寿命の GHG がもつ放射強制力の約 18%がメタンによるものと推定されている（Denman et al., 2007）．産業革命以降，大気中のメタン濃度は 2 ～ 3 倍に増加しており，この増加は主に人間活動に起因する陸域からの放出量の増大が原因とされている．また，メタンは等量の二酸化炭素の約 20 倍の温室効果をもつことから，各起源からの放出量とその時空間変動を広域スケールで推定することが，GHG の動態予測における大きな課題である．

大気メタンは，さまざまな放出源（自然起源や人為起源）に由来しているが，なかでも自然湿地や湖沼の寄与が大きい（Denman et al., 2007; Bastviken et al., 2011）．とくに，寒冷な北方圏に広がる湿地帯は面積が広大であり，放出量が多い（Bartlett and Harriss, 1993）．近年では，永久凍土が広域にわたって融け始めている北極域のツンドラ湿地帯において，凍土融解で形成された湖（thaw lake）から莫大な量のメタンが放出されており，温度上昇がさらなる GHG 放出を促す正のフィードバックが進行しているとの懸念も示されている（Walter et al., 2006）．このように，北方圏の湿地は，地球規模の GHG 収支を左右する重要な生態系である．しかし，湿地からのメタン放出過程と時空間変動は，十分に理解されているわけではない．

北方圏の寒冷地に広がる湿地の多くは，１年の半分近く（12～ 5 月）が積雪に覆われる．一方で，湿地からの GHG 放出量は，主に生物活性の高い融雪後の春から秋の観測結果をもとに推定されており，冬期における湿地の生態系ガス代謝はゼロとみなされてきた（Dise, 1992;

１）山梨大学大学院医学工学総合研究部
[1] Interdisciplinary Graduate School of Medicine and Engineering, University of Yamanashi, Kofu, Japan
E-mail: tiwata@yamanashi.ac.jp

Sommerfeld et al., 1993; Panikov, 2009）．しかしながら，Dise (1992) や Sommerfeld et al. (1993) の研究を契機に積雪期における GHG 観測が進められ，冬期における湿地からの二酸化炭素やメタンの放出量は年放出量の相当量を占めることが明らかとなってきた（Melloh and Crill, 1996; Wickland et al., 1999; Mast et al., 1998; Alm et al., 1999; Panikov 1999）．また，微生物活性が停止すると考えられてきた氷点下のサブゼロ温度帯においても，土壌微生物が代謝・増殖しているとの状況証拠が蓄積しつつある（Kappen et al., 1996; Panikov, 1999; Aurela et al., 2002; Schmidt and Lipson, 2004; Panikov et al., 2006）．すなわち，積雪期における湿地からのメタン放出が，地球規模の GHG 動態に大きな寄与を果たしている可能性が浮上してきたのである．本報では，湿地のメタン生成・消費と大気への放出およびそれらに影響を及ぼす環境因子について，とくに積雪期における過程に注目しながら，これまでに得られている知見を整理しながら解説する．

2．大気メタンの動態

メタンは，二酸化炭素や水蒸気と同様に対流圏において赤外放射を吸収する GHG であり，その高い温室効果が地球進化と生命進化において重要な役割を果たしてきた（Kasting and Catling, 2003; Goldblatt et al, 2006; Ueno et al., 2006）．また，大気中のメタン濃度は 1800 年代に定量分析が行われて以降，上昇し続けている．産業革命前には約 715 ppb であった全球平均濃度が，2000 年にはおよそ 1,750 ppb にまで増加しており，とくに 1980 年代には年間 10 ppb 以上の大きな濃度上昇を示した（Reeburgh, 2003; Bousquet et al., 2006）．このため，近代以降の急激な濃度上昇の原因を究明するための研究が活発に行われている（Denman et al., 2007）．

大気メタンの濃度変動は，地表からの放出と大気中のヒドロキシル（OH）ラジカルによる酸化・分解のバランスで決まる．たとえば，陸地面積の広い北半球で大気中のメタン濃度が高いのは，地表からの放出の影響による（Reeburgh, 2003）．また，大気メタンの濃度が夏季に低下し冬から晩冬にかけて上昇する季節変化が，南北両半球で観測されている（Reeburgh, 2003）．夏季の低下は，対流圏に入力するメタンの多くが，強い紫外線により生成する多量の OH ラジカルと反応し消失するためである（Khalil, 1993; Schlesinger, 1997）．一方で，冬期のメタン極大には，大気中の OH ラジカルが減少することに加え，少ないながらも陸域からの放出が寄与していると考えられている（Khalil, 1993）．近代以降に大気メタン濃度が増加してきたのは，このような各放出源（ソース）からの放出量と大気中における消失量のバランスが変化してきたためである．

自然起源の大気へのメタン放出源としては，湿地・湖沼やシロアリ腸内におけるメタン生成のほかに，森林火災やメタンハイドレートからの放出などがある．人為起源としては，水田や反芻動物からの放出のほかに，化石燃料・バイオマスの燃焼やガスパイプラインからの漏出などが知られている（Khalil, 1993; Schlesinger, 1997; Reeburgh, 2003）．このほかにも，好気環境における樹木（Keppler et al., 2006）や海洋・湖沼の表水層（Karl et al., 2008; Grossart et al., 2011）におけるメタン発生機構が，新たなソースとして相次いで見つかっている．このうち量的に重要な放出源は，湿地・湖沼や水田，動物の腸内などの嫌気環境におけるメタン生成（methanogenesis）である．メタン生成は，嫌気性古細菌であるメタン生成菌によるガス代謝である．とくに，湿地・湖沼からのメタン生成による放出は，既知の発生源からの全放出量（約 500〜600 $TgCH_4$/yr）の約 20〜40％に達しており（110〜240 $TgCH_4$/yr；Reeburgh, 2003; Bousquet et al., 2006; Denman et al., 2007; Bastviken et al., 2011），気候変動に伴う湿地からの放出量の増減が大気メタン濃度のアノマリーを引き起こす要因にもなっている（Mikaloff Fletcher et al., 2004a, b; Butler et al., 2005; Bousquet et al., 2006）．ただし，湿地で生成したメタンは，そのまま大気へと放出されるわけではない．腸内発酵，化石燃料やバイオマスの燃焼，ガスパイプラインからの漏出等を除けば，各ソースで生成したメタンの半分以上は大気に放出されるまでの間にメタン酸化細菌によって消費されていると言われている（Hanson and Hanson, 1996）．メタン酸化細菌（methanotroph）は，メタンを炭素源・エネルギー源として利用する真正細菌である．このように，地球規模のメタンの動態には微生物が関与したメタンの生成と消費がきわめて重要な過程となっている（Khalil, 1993; Hanson and Hanson, 1996; Schlesinger, 1997; Reeburgh, 2003）．

3．北方圏の湿地からのメタン放出量

湿地は，50°N 以北の高緯度地方と降水量の多い熱帯地域に多く分布している．湿地には，低温・過湿により植物遺体が分解されずに堆積した泥炭湿地（peatland）のほかに，地表面上に常に水を湛える湖沼や河川なども含まれる．泥炭湿地には，ピートが凸状に堆積し雨水のみで涵養されている高層湿原（bog）や，地下水によって涵養されている凹状地の低層湿原（fen）など，さまざまな種類がある．一般に，高層湿原は貧栄養で酸性を示すが，表層水のある低層湿原は栄養塩に富んでいる．また，70°N 以北の極北地域には，永久凍土（permafrost）の表層が夏季に融解することで形成されるツンドラ湿地が約 $1\times10^7 km^2$ にわたって広がっている．こ

のような北方圏に広がる湿地の泥炭層には，地球上の土壌炭素の 30～40%が未分解のまま貯蔵されていると考えられている（Gorham, 1991; Blodau, 2002）.

北方圏の泥炭湿地は，巨大な有機炭素のリザーバーとなることで長期的には大気 CO_2 の吸収源（シンク）として機能しており，地球規模の GHG 調節に貢献している．一方で，メタンの大きな放出源でもあり，最終氷期以降に泥炭湿地が形成されたことにより，大気中の二酸化炭素濃度は減少しメタン濃度は増加したといわれている（Blunier et al., 1994）. Bartlett and Harriss (1993) は，湿地から大気へのメタン放出量（109 $TgCH_4$/yr）のうち，20°N～30°S の熱帯地域に分布する湿地からの放出が約 60%（66 $TgCH_4$/yr），45°N 以北の北方圏に分布する湿地からの放出が 34%（38 $TgCH_4$/yr）を占め，亜熱帯と温帯の湿原からの放出量はわずか 5%（5 $TgCH_4$/yr）と推定した．このほかにも，北方地域の湿地からのメタン放出量が大気メタン濃度の変動に大きく貢献していることが，数多くの研究で示されている（Matthews and Fung, 1987; Hein et al., 1997; Worthy et al., 2000; Reeburgh, 2003; Zhuang et al., 2006）.

一般的には，北半球の泥炭湿地からのメタン放出量は 5～100 $mgCH_4\ m^{-2}\ d^{-1}$ の範囲にある（Blodau, 2002）. しかし，空間異質性や年変動が大きく，見た目には同じような湿地であっても場所や観測年によって放出量は大きく異なる（Duval and Goodwin, 2000; Blodau, 2002; Treat et al., 2007）. さらに，湿地面積の推定における不確実性も大きく，湿地全体からのメタン放出量の推定は未だに困難である（Mikaloff Fletcher et al., 2004a, b）. また，北方圏や山岳地域の湿地の多くは冬期に積雪に覆われるが，積雪期におけるメタンの放出は長らく顧みられることがない生態過程であった（Sommerfeld et al., 1993）.

4．湿地から大気へのメタン放出過程

湿地からのメタン放出は，微生物によるメタン生成と消費およびメタンガスの輸送の大きく 3 つの過程からなる（Duval and Goodwin, 2000）. メタンの生成と消費の速度は直接的には微生物活性に依存するが，間接的には土壌温度，湿地植生の有無とタイプ，土壌水分量や水位変動などが影響する（Hanson and Hanson, 1996; Duval and Goodwin, 2000; Blodau, 2002; Treat et al., 2007; Juottonen et al., 2008）. とくに，メタン生成菌とメタン酸化細菌の代謝は温度依存性が高く，温度上昇によりメタンの生成・消費速度ともに早くなる（メタン生成菌，Q_{10}＝4.1；メタン酸化細菌，Q_{10}＝1.9；Segers, 1998）. また，メタン生成菌は偏性嫌気性であるのに対しメタン酸化細菌の多くは好気性であるため，土壌の含水率や水位の変動に伴う酸化還元境界の変化がメタンの生成と消費に大きく影響する（Hanson and Hanson, 1996; Treat et al., 2007）. たとえば，湿地の地下水位が上昇すると，大気との気体の流通が滞るために嫌気環境が発達しやすくなり，メタン生成量は通常多くなる．また，酸化還元境界が大気により近くなることも，大気への放出を促進する．反対に，地下水位が低下するとメタン生成速度は急速に減少し，替わってメタン酸化細菌（多くが好気性細菌）による消費が活発になる.

嫌気環境で生成したメタンの多くは，好気環境に到達するとメタン酸化細菌により消費される．酸素存在下での好気的メタン酸化は，そのほとんどが酸化還元境界の近傍で生じると言われている（Hanson and Hanson, 1996）. 湿地植物は，有機酸などの基質を土壌に供給することでメタン生成を促進するはたらきをもつが，一方で根圏環境のメタン酸化を促進する機能も有している（Reeburgh, 2003）. 冠水した湿地では O_2 が枯渇しやすいが，植物の細胞間隙を通じて根へ供給される O_2 を利用して，根圏のメタン酸化細菌がメタンを消費するようだ．このように，根圏はメタン生成と消費の双方が活発なサイトである．両者の相対的な重要性は，根の密度や植物の種類により変化すると言われている（Hanson and Hanson, 1996）.

生成したメタンのうちメタン酸化を免れた分子が，大気へと放出されていく．メタンの大気への輸送には，溶存 CH_4 の分子拡散，メタンバブルの脱ガス，および植物の通道組織を経由した移動の 3 つの過程が知られている（Bastviken et al., 2004）. このうち，溶存メタンの拡散は輸送速度が遅いためメタン酸化を受け易い．一方，気泡状のバブルメタンや植物の維管束系を経由したメタンの移動は早く，酸化還元境界を瞬時に通過するため，メタン酸化細菌に消費される割合は低下する（Hanson and Hanson, 1996）. 実際，湿原植生がみられる湿地では，大気に放出されるメタンの最大 50～90%が植物の通道組織を経由して移動していると言われており，最も重要な大気への移動経路となっている（Dacey and Klug, 1979; Sebacher et al, 1985; Chanton and Dacey, 1991）.

ここに挙げた土壌温度，湿地植生および地下水位と連動したメタン放出量の変化は，多くの湿地で共通して見られるパターンのようである．これ以外にも，大気からの硫酸塩（SO_4^{2-}）の沈着が硫酸還元細菌を増加させ，基質（酢酸など）を巡って競合関係にあるメタン生成菌の活性を減少させる間接的影響なども報告されている（Watson and Nedwell, 1998; Dise and Verry, 2001）. 一方で，より大きなスケールで見た場合には，別の因子も大気へのメタン放出に関与しているようである．例えば，メタン放出量は高緯度（植生に乏しい寒冷地域）の湿地ほど多い傾向にあり，これは小スケールで見られる温度・植生とメタン放出量との間の相関関係では説明す

ることができない（Bartlett and Harriss, 1993）．陸域からのメタン放出量を全球規模で予測するためには，大空間スケールで湿地のGHGモニタリングを実施し，その変動要因を明らかにしていく必要があるだろう．次章以降では，温度や植生，地下水位が大きく変化する冬季に焦点を当て，低温環境・積雪環境における微生物代謝と湿地のメタン動態について解説する．

5．サブゼロ温度帯における微生物代謝

土壌温度がゼロ度にまで低下すると，湿地の生態系ガス代謝は停止するものと考えられてきた．しかし，低温環境の生物研究が進むにつれ，北極・南極の氷や永久凍土のほか，フリーザーの中でも微生物が代謝・増殖していることを示す証拠が蓄積してきた（Kappen et al., 1996; Aurela et al., 2002; Schmidt and Lipson, 2004; Panikov et al., 2006; Öquist et al., 2009）．Panikov et al. (2006) はツンドラ土壌を氷点下で培養し，−39°Cの低温環境でも極微量ながら呼吸CO_2が生成することを突き止めている．

サブゼロ温度帯における微生物の代謝活性には，温度よりも水が凍結することによる影響が大きい（Mikan et al., 2002; Öquist et al., 2009; Panikov, 2009）．水が凍結することで，細胞への基質や栄養塩の供給が滞り，さらに細胞内の水分子が結晶化して核酸や酵素の機能が失われるためである．氷点下における土壌中の微生物代謝を計測した研究では，Q_{10}の値（10°Cの温度上昇による代謝速度の増加率）が一般的な値から大きく逸脱することが報告されてきた（Mikan et al., 2002; Elberling and Brandt, 2003; Monson et al., 2006; Öquist et al., 2009）．たとえば，Mikan et al. (2002) のツンドラ土壌の培養実験では，＋0.5〜＋14°Cで観測した土壌呼吸速度のQ_{10}が4.6〜9.4であるのに対し，サブゼロ温度（−10〜−0.5°C）の土壌ではQ_{10}が63〜237と非常に大きな値を示している．この大きなQ_{10}は，氷点下で液体状の水が減少することにより，微生物代謝が急激に低下したためと考えられている（Öquist et al., 2009; Panikov, 2009）．実際，Panikov (2009) は温度依存項に未凍結水分量を加えた拡張型のアレニウスモデルを用いることで，氷点下における微生物代謝の変化をよく説明できることを示した．このモデルをもとに推定した氷点下のツンドラ土壌のQ_{10}値は2.1〜3.8であり，ゼロ度以上の温度帯で報告されているQ_{10}値とほぼ一致していた．すなわち，低温による代謝の低下よりも，液体状の水の減少がサブゼロ温度帯において微生物活性を大きく減少させる主要因なのである．換言すれば，利用可能な水が存在していれば，かなり低温であっても微生物の代謝が維持され得るのだろう．氷点下でも，ある程度の分量の水が土壌粒子表面に未凍結で存在していると言われている（Schmidt and Lipson, 2004）．寒冷地においては，液体の水の存在が微生物によるガス代謝と生元素循環を支配する最も重要な因子である．

6．積雪期における湿地からのメタン放出

北方圏や高山・亜高山地域の湿地は，半年近く雪に閉ざされる．しかし，冬の間も雪面と大気はメタンの交換を行っている（Sommerfeld et al., 1993）．例えば，Melloh and Crill (1996) は，低層湿原における雪面からのメタン放出量が20〜56 $mgCH_4\ m^{-2}\ d^{-1}$の範囲にあり，冬期の放出量合計は年放出量の2.0〜9.2%（平均4.3%）に相当することを報告した．また，Wickland et al. (1999) は亜高山帯の湿地においてメタンフラックスを15ヶ月観測し，積雪期の湿地からの放出量は年放出量（35.4 $gCH_4\ m^{-2}\ yr^{-1}$）の25%に達することを明らかにしている．他の研究例と合わせてみると，温帯や寒帯の湿原からの冬期のメタン放出量は，年間放出量の2〜40%の範囲にあるようである（Whalen and Reeburgh, 1988; Dise, 1992; Mast et al., 1998; Alm et al., 1999; Panikov, 1999）．このように，湿地はGHG収支を左右するほどの量のメタンを積雪期に放出している．

冬期におけるメタンの放出は，顕著な季節変化を示す．多くの場合，湿地が雪で覆われる低温期にはメタン放出量は低い値で推移し，融雪・解氷とともに放出量が急激に増加するのである（Melloh and Crill, 1996; Friborg et al., 1997; Mast et al., 1998; Wickland et al., 1999; Hargreaves et al, 2001）．融雪期のメタン放出量は，湿地からの年放出量の20〜30%に達するとの報告もある（Yang et al., 2006）．この急激なメタン放出量の増加は，積雪層内に形成された氷板やその下部にトラップされたメタンが一挙に解放されることによる（Mast et al., 1998; Hargreaves et al, 2001; Walter et al., 2006; Tokida et al., 2007）．また，春に湿地周辺の集水域から流入した融雪水が地下水位を押し上げ，帯水層や土壌水に蓄積していたメタンが押し出されることも，突発的なメタン放出の原因となっていることが指摘されている（Wickland et al., 1999）．融雪期にみられるメタン放出の急上昇は，このような融雪・解氷や地下水など，水の動きに連動した変動であろう．しかしながら，放出されるメタンそのものは積雪下部の湿原土壌におけるメタン生成に由来している（Juottonen et al., 2008）．実際，氷点下においても，低温環境に適応したメタン生成菌がメタンを生成することが確認されている（Simankova et al., 2003; Wagner et al., 2007）．

7．積雪期のメタン放出に影響を及ぼす要因

冬期においても湿地の生態系ガス代謝が維持されるの

は，積雪による保温効果が大きい．雪に覆われることで積雪下部の湿原土壌はゼロ度以上に保たれるため，積雪量が多い場所や年ほどメタン放出量も多い（Melloh and Crill, 1996; Mast et al., 1998）．一方で，雪が少ない湿地では土壌が凍結しやすく，大気への放出量は減少する．また，夏季にメタン生成が活発な土壌水分の多い場所や，夏季に一次生産が高く有機酸（メタン生成の基質）が豊富な場所で，積雪中のメタン濃度は高くなるようである（Mast et al., 1998; Alm et al., 1999）．

冬期に特徴的なメタン濃度の変動要因は，積雪層内に形成される氷板の存在である．土壌層で生成したメタンは積雪層を通過し大気へと放出されていくが（Mast et al., 1998; Alm et al., 1999），日中や降雨時に溶けた雪が再凍結して形成される氷は，ガスの透過性が低く，その下部に高濃度のメタンが蓄積する（Melloh and Crill, 1996; Mast et al., 1998; Wickland et al. 1999）．また，氷板と同様に積雪層内のガス拡散を大きく支配しているのは，積雪の空隙率（porosity）とガス拡散経路の屈曲率（tortuosity）である（Mast et al., 1998）．この2変数の関数であるガス拡散係数は，新雪からしまり雪，ざらめ雪と，雪の変態過程に従って密度が増すごとに減少する（小南，2005）．このように，積雪内部でも，氷板の存在や雪の不均一性によってメタンの濃度分布と大気への放出量が変化する．雪面からのメタンフラックス観測手法には，チャンバー内における CH_4 分圧の増減を計測するガスチャンバー法のほかに，メタンの拡散がフィックの法則に従うと仮定し大気への移動速度を推定する濃度勾配法などがある．後者は，拡散係数を求めるために積雪内の空隙率と屈曲率を必要とするが（Alm et al., 1999），これらは雪の変態過程に合わせて刻々と変化するため，観測時に正確に測定しておく必要がある．

8．まとめと今後の展望

本報では，積雪期における湿地からのメタン放出過程について解説した．まず，北方圏の湿地が大気メタンの重要な放出源であること，また湿地からの放出過程は微生物（メタン生成菌やメタン酸化細菌）による生成・消費とガスの輸送過程からなり，土壌温度，湿地植生および水位変動が，湿地から大気へのメタン放出量の増減に影響する一般的な要因であることを解説した．さらに，氷点下のサブゼロ温度帯においても微生物代謝が維持されることが明らかとなりつつあり，積雪による保温効果と相まって，積雪期における湿地からのメタン放出量は年放出量の相当量を占めることを述べた．とくに，積雪層内に形成される氷板や雪の変質過程が大気へのメタンの移動速度を支配しており，それらが消失する融雪・解氷期に蓄積していたメタンが大気へと一挙に放出されることを解説した．

このように，湿地から大気へのメタン放出のパターンと直接的・間接的に影響を及ぼす物理化学要因については，徐々に明らかとなりつつある．一方で，このような時空間変動や環境要因との相関関係に深く関与している微生物の生理機構や生物間相互作用については，理解がほとんど進んでいない．今後は，分子生態学的手法や安定同位体分析を用いてメタンの生成・消費に関わる分類群や反応経路を特定することが，気候変動下における湿地からのGHG放出を予測するために不可欠であろう．例えば，冬季に土壌層で生成したメタンが積雪層を通過し大気に放出されていく過程は単なる分子拡散によるガス移動とみられてきたが（Mast et al., 1998; Alm et al., 1999），融雪時期にアカシボが発生する尾瀬沼では積雪層内からメタン酸化細菌（*Methylobacter* 属）が検出されており，メタンを炭素源として利用している可能性が示されている（Kojima et al., 2009）．つまり，積雪層内でも微生物がガス代謝を行っており，雪のなかのメタン動態と大気への移動に関与しているかもしれないのである．新たな手法を適用することで，このような湿地のメタン動態を駆動する機構のベールが剝がされていくに違いない．

同時に，冬が長い北半球の北部や山岳地では，積雪期における湿地のGHG観測を広域スケールに拡充して実施することが重要である．北方圏生態系はGHGの巨大なソースであり，かつシンクでもある．そのフラックスの方向と大きさは，気候変動に脆弱な湿地生態系の応答によって大きく変化しうると言われている（Gorham, 1991; Khalil, 1993; Panikov, 1999; Blodau 2002; Reeburgh, 2003; Bousquet, et al., 2006）．積雪地帯や氷点下にまで温度が低下する寒冷地域の湿地は，冬期の温度や積雪量のわずかな変化に対し微生物代謝は大きく応答するであろう．とくに，メタンの放出量が急上昇する融雪・解氷期の観測は重要である．これまでは，湿地の局所サイトで長い時間間隔をおきながらガスサンプリングを行い，メタン放出量を推定することがほとんどであった．今後は，時間解像度を上げながら湿地のメタン代謝を生態系スケールで観測し，併せてメタンの炭素安定同位体比（$\delta^{13}C\text{-}CH_4$）を連続観測することで，生成・消費・輸送に関わる過程をより詳細に究明するような高精度・高解像度の研究手法が導入されていくだろう．1990年代以降，大気中のメタン濃度の上昇率は鈍化傾向を示している（Bousquet, et al., 2006）．しかし，この変化には湿地からの放出量の減少が関与していると言われており，湿地観測の重要性はむしろ増しているのである．

謝辞

研究会での発表と本論文の執筆機会を与えて頂いた，

北海道大学低温科学研究所の福井学教授ならびに新潟大学教育学部の福原晴夫教授に感謝いたします.

引用文献

Alm, J., Saarnio, S., Nykänen, H., Silvola, J., and P. J. Martikainen (1999) Winter CO_2, CH_4 and N_2O fluxes on some natural and drained boreal peatlands. *Biogeochemistry*, **44**, 163-186.

Aurela, M., Laurila, T. and J.-P. Tuovinen (2002) Annual CO_2 balance of a subarctic fen in northern Europe: importance of the wintertime efflux. *J. Geophys. Res.*, **107**, 4607, doi:10.1029/2002JD002055.

Bartlett, K. B., and R. C. Harriss (1993) Review and assessment of methane emissions from wetlands. *Chemosphere*, **26**, 261-320.

Bastviken D., Cole, J., Pace, M., and L. Tranvik (2004) Methane emissions from lakes: dependence of lake characteristics, two regional assessments, and a global estimate. *Global Biogeochem. Cycles.*, **18**, GB4009, doi:10.1029/2004GB002238.

Bastviken, D., Tranvik, L. J., Downing, J. A., Crill, P. M., and A. Enrich-Prast (2011) Freshwater methane emissions offset the continental carbon sink. *Science*, **331**, 50-50.

Blodau, C. (2002) Carbon cycling in peatlands - a review of processes and controls. *Environ. Rev.* **10**, 111-134.

Blunier, T., Chappellaz, J., Schwander, J., Stauffer, B., and D. Raynaud (1994) Variations in atmospheric methane concentration during the Holocene epoch. *Nature*, **374**, 46-49.

Bousquet, P., Ciais, P., Miller, J. B., Dlugokencky, E. J., Hauglustaine, D. A., Prigent, C., Van der Werf, G. R., Peylin, P., Brunke, E.-G., Carouge, C., Langenfelds, R. L., Lathière, J., Papa, F., Ramonet, M., Schmidt, M., Steele, L. P., Tyler, S. C., and J. White. (2006) Contribution of anthropogenic and natural sources to atmospheric methane variability. *Nature*, **443**, 439-443.

Butler, T. M., Rayner, P. J., Simmonds, I., and M. G. Lawrence (2005) Simultaneous mass balance inverse modeling of methane and carbon monoxide. *J. Geophys. Res.*, **110**, D21310, doi:10.1029/2005JD006071.

Chanton, J. D., and J. W. H. Dacey (1991) Effects of vegetation on methane flux, reservoir, and carbon isotopic composition. In: Sharkey, T. D. et al. (eds) *Trace gas emissions by plants*, Academic Press, New York, 659-662.

Dacey, J. W. H., and M. J. Klug (1979) Methane efflux from lake sediments through water lilies. *Science*, **203**, 1253-1255.

Denman, K. L., Brasseur, G., Chidthaisong, A., Ciais, P., Cox, P. M., Dickinson, R. E., Hauglustaine, D., Heinze, C., Holland, E., Jacob, D., Lohmann, U., Ramachandran, S., da Silva Dias, P. L., Wofsy, S. C., Zhang, X. (2007) Couplings between changes in the climate system and biogeochemistry. In: Solomon, S. et al. (eds) *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, 499-587.

Dise, N. B. (1992) Winter fluxes of methane from Minnesota peatlands. *Biogeochemistry*, **17**, 71-83.

Dise, N. B., and E. S. Verry (2001) Suppression of peatland methane emission by cumulative sulfate deposition in simulated acid rain. *Biogeochemistry*, **53**, 143-160.

Duval, B. and S. Goodwin (2000) Methane production and release from two New England peatlands. *Internatl. Microbiol.*, **3**, 89-95.

Elberling, B., and K. K. Brandt (2003) Uncoupling of microbial CO_2 production and release in frozen soil and its implications for field studies of arctic C cycling. *Soil Biol. Biochem.*, **35**, 263-272.

Friborg, T., Christensen, T. R., and H. Søgaard (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.

Goldblatt, C., Lenton, T. M., and A. J. Watson (2006) Bistability of atmospheric oxygen and the Great Oxidation. *Nature*, **443**, 683-686.

Gorham, E. (1991) Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climate warming. *Ecol. Appl.*, **1**, 182-195.

Grossart, H.-P., Frindte, K., Dziallas, C., Eckertc, W., and K. W. Tang (2011) Microbial methane production in oxygenated water column of an oligotrophic lake. *PNAS*, **108**, 19657-19661.

Hanson, R. S., and T. E. Hanson (1996) Methanotrophic bacteria. *Microbiol. Rev.*, **60**, 439-471.

Hargreaves, K. J., Fowler, D., Pitcairn, C. E. R., and M. Aurela (2001) Annual methane emission from Finnish mires estimated from eddy covariance campaign measurements. *Thor. Appl. Climatol.*, **70**, 203-213.

Hein, R., Crutzen, P. J., Heimann, M. (1997) An inverse modelling approach to investigate the global atmospheric methane cycle. *Global Biogeochem. Cycles*, **11**, 43-76.

Juottonen, H., Tuittila E.-S., Juutinen, S., Fritze, H., and K. Yrjälä (2008) Seasonality of rDNA- and rRNA-derived archaeal communities and methanogenic potential in a boreal mire. *The ISME Journal*, **2**, 1157-1168.

Kappen, L., Schroeter, B., Scheidegger, C., Sommerkorn, M., and G. Hestmark (1996) Cold resistance and metabolic activity of lichens below 0°C. *Adv. Space Res.*, **18**, 119-128.

Karl D. M., Beversdorf, L., Björkman, K. M., Church, M. J., Martinez, A. and E. F. Delong (2008) Aerobic production of methane in the sea. *Nature Geosci.*, **1**, 473-478.

Kasting, J. F., and D. Catling (2003) Evolution of a habitable planet. *Annu. Rev. Astron. Astrophys.*, **41**, 429-463.

Keppler, F., Hamilton, J. T. G., Braß, M., and T. Röckmann (2006) Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions. *Nature*, **439**, 187-191.

Khalil, M. A. K. (1993) *Atmospheric methane: sources, sinks and role in global change*. Springer, Berlin.

Kojima, H., Fukuhara, H., and M. Fukui (2009) Community structure of microorganisms associated with reddish-brown iron-rich snow. *Syst. Appl. Microbiol.*, **32**, 429–437.

小南靖弘（2005）暖地積雪地帯における積雪下の CO_2 濃度に関する研究．中央農研研究報告，**6**，15–49．

Mast, M. A., Wickland, K. P., Striegk, R. T., and D. W. Clow (1998) Winter fluxes of CO_2 and CH_4 from subalpine soils in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Global Biogeochem. Cycles*, **12**, 607–620.

Matthews, E., and I. Fung (1987) Methane emission from natural wetlands: global distribution, area, and environmental characteristics of sources, *Global Biogeochem. Cycles*, 1(1), 61–86, doi:10.1029/GB001i001p00061.

Melloh, R. A., and P. M. Crill (1996) Winter methane dynamics in a temperate peatland. *Global Biogeochem. Cycles*, **10**, 247–254.

Mikaloff Fletcher, S. E., Tans, P. P., Bruhwiler, L. M., Miller, J. B., and M. Heimann (2004a) CH_4 sources estimated from atmospheric observations of CH_4 and $^{13}C/^{12}C$ ratios: part 1. inverse modeling of source processes, *Global Biogeochem. Cycles*, **18**, doi:10.1029/2004GB002223.

Mikaloff Fletcher, S. E., Tans, P. P., Bruhwiler, L. M., Miller, J. B., and M. Heimann (2004b) CH_4 sources estimated from atmospheric observations of CH_4 and $^{13}C/^{12}C$ ratios: part 2. inverse modeling of regional CH_4 fluxes, *Global Biogeochem. Cycles*, **18**, doi:10.1029/2004GB002224.

Mikan, C. J., Schimel, J. P., amd A. P. Doyle (2002) Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biol. Biochem.*, **34**, 1785–1795.

Monson R. K., Lipson, D. L., Burns S. P, Turnipseed, A. A., Delany, A. C, Mark W. Williams, W. W., and S. K. Schmidt (2006) Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition. *Nature*, **439**, 711–714.

Öquist, M. G., Sparrman, T., Klemedtsson, L., Drotz, S. H., Harald, G., Schleucher, J., and M. Nilsson (2009) Water availability controls microbial temperature responses in frozen soil CO_2 production. *Global Change Biol.*, **15**, 2715–2722.

Panikov, N. S. (1999) Fluxes of CO_2 and CH_4 in high latitude wetlands: measuring, modelling and predicting response to climate change. *Polar Res.*, **18**, 237–244.

Panikov, N. S. (2009) Microbial activity in frozen soils. In: Margesin, R. (ed) *Permafrost soils*, Springer, Berlin, 119–148.

Panikov, N. S., Flanaganb, P. W., Oechel W. C., Mastepanov, M. A., and T. R. Christensen (2006) Microbial activity in soils frozen to below -39°C. *Soil Biol. Biochem.*, **38**, 785–794.

Reeburgh, W. S. (2003) Global methane biogeochemistry. In: Keeling, R. (ed) *Treatise on Geochemistry, volume 4, the Atmosphere*, Elsevier, Oxford, 65–89.

Schmidt, S. K., and D. A. Lipson (2004) Microbial growth under the snow: implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils. *Plant Soil*, **259**, 1–7.

Schlesinger, W. H. (1997) *Biogeochemistry: an analysis of global change*. Academic Press, San Diego.

Sebacher, D. I., Harriss, R. C., and K. B. Bartlett (1985) Methane emissions to the atmosphere through aquatic plants. *J. Environ. Qual.* **14**, 40–46.

Segers, R. (1998) Methane production and methane consumption: a review of processes underlying wetland methane fluxes. *Biogeochemisty*, **41**, 23–51.

Simankova, M. V., Kotsyurbenko, O. R., Lueders, T., Nozhevnikova, A. N., Wagner, B., Conrad R, and M. W. Friedrich (2003) Isolation and characterization of new strains of methanogens from cold terrestrial habitats. *Syst. Appl. Microbiol*. **26**, 312–318.

Sommerfeld, R. A., Mosier, A. R., and R. C. Musselman (1993) CO_2, CH_4 and N_2O flux through a Wyoming snowpack and implications for global budgets. *Nature*, **361**, 140–142.

Tokida, T., Mizoguchi, M., Miyazaki, T., Kagemoto, A., Nagata, O., and R. Hatano (2007) Episodic release of methane bubbles from peatland during spring thaw. *Chemosphere*, **70**, 165–171.

Treat, C. C., Bubier, J. L., Varner, R. K., and Crill, P. M. (2007) Timescale dependence of environmental and plant-mediated controls on CH_4 flux in a temperate fen. *J. Geophys. Res.*, **112**, G01014, doi:10.1029/2006JG000210.

Ueno, Y., Yamada, K., Yoshida, N., Maruyama, S. and Y. Isozaki (2006) Evidence from fluid inclusions for microbial methanogenesis in the early Archaean era. *Nature*, **440**, 516–519.

Wagner, D., Gattinger, A., Embacher, A., Pfeiffer, E.-M., Schloter, M., and A. Lipski (2007) Methanogenic activity and biomass in Holocene permafrost deposits of the Lena Delta, Siberian Arctic and its implication for the global methane budget. *Global Change Biol.*, **13**, 1089–1099.

Walter, K. M., Zimov, S. A., Chanton, J. P., Verbyla, D., and F. S. Chapin III (2006) Methane bubbling from Siberian thaw lakes as a positive feedback to climate warming. *Nature*, **443**, 71–75.

Watson, A., and D. B. Nedwell (1998) Methane production and emission from peat: the influence of anions (sulphate, nitrate) from acid rain. *Atmos. Environ.*, **32**, 3239–3245.

Whalen, S. C., and W. S. Reeburgh (1988) A methane flux time series for tundra environments. *Global Biogeochem. Cycles*, **2**, 399–409.

Wickland, K. P., Striegl, R. G., Schmidt, S. K., and M. A. Mast (1999) Methane flux in subalpine wetland and unsaturated soils in the southern Rocky Mountains. *Global Biogeochem. Cycles*, **13**, 101–113.

Worthy, D. E., Levin, J. I., Hopper, F., Ernst, M. K., and N. B. A. Trivett (2000) Evidence for a link between climate and northern wetland methane emissions. *J. Geophys.*

Res., **105**, 4031–4038.

Yang, W., Song, C., and J. Zhang (2006) Dynamics of methane emissions from a freshwater marsh of northern China. *Sci. Total Environ.*, **371**, 286–292.

Zhuang, Q., Melillo, J. M., Sarofim, M. C., Kicklighter, D. W., McGuire, A. D., Felzer, B. S., Sokolov, A., Prinn, R. G., Steudler, P. A., and S. Hu (2006) CO_2 and CH_4 exchanges between land ecosystems and the atmosphere in northern high latitudes over the 21st century. *Geophys. Res. Lett.*, **33**, L17403, doi:10.1029/2006GL026972.