

コホート分析法を用いた広島県比和町産 コウベモグラ個体群構造の分析

横畑泰志

(1996年4月25日受理)

Analysis of the Population Structure of Large Japanese Moles, *Mogera wogura* (Mammalia ; Talpidae) in Hiwa, Hiroshima Prefecture, using Cohort Analysis

Yasushi YOKOHATA

Abstract

Population structure of the large Japanese mole, *Mogera wogura* was analyzed using cohort analysis, based on age structure of 187 male and 158 female moles collected from Hiwa, Hiroshima Prefecture from 1953 to 1965 (Their ages were estimated with wearing pattern of the upper molar in Yokohata 1994).

Age-specific survival rate based on natural mortality of the moles in each sex was calculated from their age structure from 1953 both to 1958 and to 1959, when the number of the moles captured was relatively few. The survival rate was low in the younger male and female moles, probably with high mortality at their dispersal, and became higher in the older moles of each sex. The populations of the male and female moles were reconstructed from 1959 to 1965, when more moles were continuously captured than till 1958. Estimated population size of the moles in this study area was about 100-250, though this number was probably underestimation, because of older individuals than 3 years treated *en bloc* as this age class, and of relatively fewer captive number from 1963 to 1965. The population size was fluctuated considerably (C.V. = 27.4-37.6 %), but these values were too high to be supported from some ecological feature of the moles. Fluctuation of the hunting effort may be influence to the estimated population size via modification of the survival rate based on natural mortality.

キーワード : コウベモグラ, *Mogera wogura*, 齢構成, コホート分析, 食虫類

Key words : Large Japanese mole, *Mogera wogura*, Age structure, Cohort analysis, Insectivore

コホート分析は、ある地域で長期にわたり連続的に得られた生物の年齢構成のデータに基づいて、同時出生集団（コホート）を追跡することにより、その地域に生息するその生物の総個体数や年齢ごとの個体数、捕獲圧などを算出する個体群構造の分析手法で、クジラ類などの水産資源の現存量（嶋津，1983，田中，1991）や野生動物の生息個体数など（三浦・常田，1993，浦口・高橋，1995）の推定に用いられている。この方法は、年齢構成のような個体群の内部構造に関するデータから間接的に個体数を推定する手法のうちでは、捕獲努力量の評価が必要とされないなどの点で優れたものとされることが多く、今後も異なった生物学的特性を持ち、違った環境条件におかれた様々な種や個体群に用いられて、その適用の可能性、あるいは妥当性が検討されていくべきであると考えられる。

著者は、前報（横畑，1994）において約350頭の広島県比和町産コウベモグラ *Mogera wogura*^{注1}の齢を上顎臼歯の摩耗状態により推定し、その個体群の年齢構成に関する一般的な検討を行なった。その大部分は1953年から1965年にかけて連続的に捕獲されたものであったので、各個体の年齢のデータを用いて、コホート分析法による生息個体数の推定を行なうことができた。本論文では、その結果を報告するとともに、それをもとにこの地域のコウベモグラの個体群構造と、この種にコホート分析法を適用することの問題点について検討する。

材料および方法

今回用いた標本は、広島県比婆郡比和町において、1953年7月から1965年9月にかけて故湯川仁氏によりはさみ式モグラ捕獲器を用いて採集され、比和町立自然科学博物館、国立科学博物館および大阪市立自然史博物館に保存されていたコウベモグラ、雄187点および雌158点である。採集地の詳細および齢の推定法については前報に記載した（横畑，1994）。

年齢区分を用いたコホート分析を行なうには、次の2つのデータが必要である。

- ①. 年齢の区分数以上の年次にわたって連続的

に得られた年齢構成のデータ

- ②. 各年齢群間の自然死亡率 (q_x)、または自然死亡に基づく生存率 ($1 - q_x$)

今回用いた標本の各年齢、性における捕獲頭数を捕獲年別に表1に示す。前報（横畑，1994）において上顎臼歯の摩耗状態から判別し得なかった3歳以上の個体は、最高齢の年齢段階として一括して扱う。その中で、①については捕獲数の比較的多かった1959年以降のデータを用いた。

②に関しては、捕獲標本による年齢構成の分析の場合は、安定年齢構成を仮定してある年齢に対する次の年齢の捕獲数の比をその1年間の生存率とすることが一般的であるが、今回の例のように捕獲が重度であると、そのために年齢構成が変化してしまい、生存率の算出の前提が成立しなくなるとともに、自然死亡に基づく生存率として扱えなくなる場合が多い。1953年から1958年にかけての年間捕獲頭数は比較的少なく、捕獲が年齢構成に及ぼした影響はほとんどないものと考えられるが、1960年から1962年にかけては毎年多数が捕獲され、この時期以降の年齢構成には捕獲の影響が現れている可能性が高い。1959年の捕獲も多数であるが、全体の約85%に及ぶ55頭が4月と5月の早期に捕獲されており、捕獲が年齢構成に影響している可能性はあるものの、その程度はあまり高くないものと考えられる。1953年から1958年にかけての総捕獲頭数は67頭に過ぎず、これから算出された自然死亡に基づく生存率によってのみ分析を行なうには例数が少ないので、今回は相互に補完しあう目的で1953年から1958年まで、および1959年までの年齢構成から得られる各年齢での生存率をそれぞれ自然死亡に基づく生存率AおよびBとし、その両方に基づいて分析を行ない、結果を比較しながら検討することとした。年齢構成からの自然生存率の算出には、生存個体数からCaughley (1977)に基づいて片対数二次曲線による近似を行ない、得られた生存曲線による、ある年齢に対する次の年齢の生存数の期待値の比を自然死亡によるその1年間の生存率とした。すなわち、

$$q_{x,t} = 1 - l_{x,t} / l_{x+1,t}$$

($q_{x,t}$: 年齢 x と $x+1$ の間における t 年次の死亡率; $l_{x,t}$: 年齢 x における t 年次の生存

Table 1. Age structure of larger Japanese mole, *Mogera wogura* population in each year from 1953 to 1965 in Hiwa, Hiroshima Prefecture, Japan

Sex	Year													
	Age	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965
Male														
0	9	10	1	3	2	3	33	14	14	26	7	9	3	
1	1	3	1	2	0	1	3	3	4	8	1	1	1	
2	0	3	0	0	0	1	1	3	3	1	0	0	0	
≥3	0	1	0	0	1	1	2	1	2	1	0	2	1	
Total	10	17	2	5	3	6	39	21	23	36	8	12	5	
Female														
0	12	4	2	0	2	0	21	17	18	16	8	7	0	
1	1	1	0	0	0	1	3	5	7	16	6	0	2	
2	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	1	0	
≥3	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	
Total	13	5	2	0	3	2	26	23	27	32	14	9	2	

(捕獲)数;ただし3歳以上の個体はすべて $x = 3$ として扱う)

近似式の計算には, SASの Version 5 (SAS Institute Inc. 1985) による重回帰分析のソフトウェアを用いた。また,今回用いたコウベモグラ個体群の年齢構成には性差が認められたため(横畑, 1994), 分析はすべて雌雄別に行なった。

表1において,各同時出生集団の出生後の捕獲数の推移は0歳齢の欄から右斜め下方向に追跡される。今回は,3歳以上の年齢群において自然死亡個体はないと仮定することによって,この群を出発点とし,

$$N_{x,t} = l_{x,t} + N_{x+1,t+1} / (1 - q_{x,t})$$

($N_{x,t}$: 年齢 x における年次 t の推定個体数, ただし $N_{3,t} = l_{3,t}$ とする)

の式に基づいて順次表1の左斜め上方向への追跡を行なった。

結 果

1953年から1958年までの年齢別捕獲数に基づく生存曲線は,雄では,

$$\log_{10}\hat{l}_x = 1.4438 - 0.6355x + 0.1048x^2$$

($F = 1248.336, P = 0.0200$)

となり,雌では,

$$\log_{10}\hat{l}_x = 1.3075 - 1.0560x + 0.2060x^2$$

($F = 664.641, P = 0.0274$)

となった。同様に,1953年から1959年までの年齢別捕獲数に基づく生存曲線は,雄では,

$$\log_{10}\hat{l}_x = 1.7824 - 0.9181x + 0.1860x^2$$

($F = 2253.544, P = 0.0149$)

となり,雌では,

$$\log_{10}\hat{l}_x = 1.5773 - 0.7821x + 0.0894x^2$$

($F = 26.855, P = 0.1352$)

となった。これらの生存曲線から得られる各年齢における生存数の期待値と,それから算出される各年齢群間の自然死亡に基づく生存率を表2に示す。自然死亡に基づく生存率はA, Bともにほぼ近い値を示し,0歳から1歳までが雌雄共に最も低く,加齢にともなって増加し,2歳から3歳以上にかけては概ね1に近い値を示した(雄の生存率Bが1を上回る値を示しているが,誤差と3歳以上を合一したことによるものと考えられる)。

表3-AおよびBに,自然死亡に基づく生存率AおよびBを用いた同時出生集団の追跡の結果と,その合計による各年次での調査地内のコウベモグラ推定個体数を示す。雄のコウベモグラは53.3~116.6頭,雌は63.0~160.7頭,雌雄を合計すると

Table 2. Survival number (l_x), expected survival number (\hat{l}_x) and survival rate ($1-q_x$) of larger Japanese mole, *Mogera wogura* in Hiwa, Hiroshima Prefecture, Japan from 1953 to 1958 (A) and to 1959 (B)

Sex	Age	$l_x(A)$	$\hat{l}_x(A)$	$1-q_x(A)$	$l_x(B)$	$\hat{l}_x(B)$	$1-q_x(B)$
Male	0	28	27.79		61	60.79	
	1	8	8.19	0.2947	11	11.23	0.1853
	2	4	3.91	0.4774	5	4.90	0.4363
	≥ 3	3	3.02	0.7724	5	5.03	1.0265
Female	0	20	20.30		41	37.78	
	1	3	2.87	0.1414	6	7.67	0.2030
	2	1	1.05	0.3658	3	2.35	0.3064
	≥ 3	1	0.99	0.9429	1	1.09	0.4638

129.1~234.1頭となり、自然死亡に基づく生存率のうちAを用いると雌、Bを用いると雄の個体数が多く算出される傾向が見られたが、合計個体数は両者の間でほぼ近い値となった。

雌雄の個体数は年次間で変動し、1959年から1962年までの4年間の推定個体数の変動係数は、雄ではおおむね30%前後、雌では37%前後の値を示した。性比（ここでは雌の推定個体数を1とした場合の雄の相対値）は、0.45~1.54の範囲で変動した。

考 察

年齢別、性別の生存率や自然死亡率のような生物個体群のパラメーターは、その生物の生理、生態学的特性や、個体群の置かれている環境条件などを反映するとともに、調査方法の影響を受けて、本来の値とは異なったものになることが多い。このようなパラメーターに基づいて行なわれるコホート分析のような二次的な分析の結果も、生物側の要因や環境の影響を示すとともに、調査方法の影響をさらに大きく受けることになる。今回用いたコウベモグラの標本例数は、国内では最大級のものであるが、コホート分析に用いるには必ずしも

十分ではなく、その分析結果の解釈には、モグラ類の生物学的特性や調査地域の環境条件、調査および分析方法を十分考慮して慎重に行なう必要がある。

自然死亡率など：自然死亡に基づく生存率は、若齢の群ほど低い値を示した。ヨーロッパモグラ *Talpa europaea* においては、従来から若齢時の死亡率が高いことが知られ、それは主として離巢分散時の死亡に起因するもので、その多くは飢餓や天敵による捕食のためであるとされてきた（例えば Godfrey and Crowcroft, 1960, Gorman and Stone, 1990）。すなわち、モグラ類は単独性で極めて強い排他性を持ち、交尾期と育児期以外は行動圏、あるいはトンネルシステムを必ず一個体が占有する（Godfrey and Crowcroft, 1960, Abe, 1968, Stone and Gorman, 1985, Gorman and Stone, 1990, Loyら, 1994）。そこで採餌などの主要な行動様式の多くを日常用いているトンネルシステムに依存しているため、離巢後一時的に地上や他の個体のトンネルシステムの中で活動しなければならない時期は著しく生存に不利となり、また地上での動作が緩慢なため、捕食を受けやすいことが考えられる。今回の若齢時の低い生存率もこれらの理由によるものであり、その後の

Table 3-A. Reconstructed population structure and calculated number of individuals in each age class and total number of large Japanese moles, *Mogera wogura* in Hiwa, Hiroshima Prefecture from 1959 to 1965*

Sex	Age	Year							Mean	S.D.	C.V. (%)
		1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965			
Male	0	73.7	34.7	59.6	38.6						
	1	14.7	12.0	6.1	13.4	3.7					
	2	2.3	5.6	4.3	1.0	2.6	1.3				
	≥3	2.0	1.0	2.0	1.0	0.0	2.0	1.0			
	Total	92.7	53.3	72.0	54.0	—	—	—	68.0	18.6	27.4
Female	0	75.7	66.5	151.7	77.8						
	1	5.9	7.7	7.0	18.9	8.7					
	2	3.1	1.1	1.0	0.0	1.1	1.0				
	≥3	0.0	1.0	1.0	0.0	0.0	1.0	0.0			
	Total	84.7	76.3	160.7	96.7	—	—	—	104.6	38.3	36.6
Sex ratio		1.09	0.70	0.45	0.56						
Total		177.4	129.6	232.7	150.7				157.6	51.9	32.9

(* based on survival rate obtained from number of moles captured from 1953 to 1958)

Table 3-B. Reconstructed population structure and calculated number of individuals in each age class and total number of large Japanese moles, *Mogera wogura* in Hiwa, Hiroshima Prefecture from 1959 to 1965*

Sex	Age	Year							Mean	S.D.	C.V. (%)
		1959	1960	1961	1962	1963	1964	1965			
Male	0	98.3	48.0	81.3	43.5						
	1	14.3	12.1	6.3	12.5	3.2					
	2	2.0	5.0	4.0	1.0	2.0	1.0				
	≥3	2.0	1.0	2.0	1.0	0.0	2.0	1.0			
	Total	116.6	66.1	93.6	58.0	—	—	—	83.5	26.8	32.1
Female	0	61.7	51.5	131.5	61.6						
	1	10.0	8.3	7.0	23.0	9.3					
	2	4.2	2.2	1.0	0.0	2.2	1.0				
	≥3	0.0	1.0	1.0	0.0	0.0	1.0	0.0			
	Total	75.9	63.0	140.5	84.6	—	—	—	91.0	34.2	37.6
Sex ratio		1.54	1.05	0.67	0.69						
Total		192.5	129.1	234.1	142.6				174.6	48.1	27.6

(* based on survival rate obtained from number of moles captured from 1953 to 1959)

生存率の上昇は、定着に成功して自らの行動圏ならびにトンネルシステムを確立した個体の死亡率の低下を反映しているものであろう。ただし、合衆国西部産のセイブモグラ *Scalopus aquaticus* の一群体群では、逆に老齢の群ほど死亡率が高いことが示されており (Davies and Choate, 1993)、種や各群体群の特性、調査地の環境条件を考慮して総合的に再検討する必要がある。

前報 (横畑, 1995) では捕獲数の多かった1960年以降のデータを含む全体的な年齢構成の比較によって、雄の生後1年以内の死亡率が雌より低いとした。しかし、今回の結果では1959年までのデータに基づく生存率に0歳と1歳の間でほとんど性差はなく、1958年までのデータによる生後1年以内の生存率では、むしろ雌のほうが低い傾向が見られた。1959年までのデータに基づく2歳以降の自然死亡率が雌雄間でかなり異なっているが (これらの年齢群の個体数が少ないため意味のある差とは考えられない)、これを除くと自然死亡率に大きな性差は見られなかった。モグラ類の年齢別死亡率の性差を分析したものに前述のセイブモグラの研究があるが (Davies and Choate, 1993)、この例においても雌の死亡率がわずかに低い傾向が見られるものの、ほとんど雌雄差は認められていない。1歳の雌の0歳の個体に対する相対的な捕獲数の増加は、多数の捕獲が行なわれるようになって4年目以降の1962年から1963年にかけて顕著であり (表1)、捕獲による何らかの影響が及んでいる可能性がある。捕獲によって多くの個体を取り除かれた場合には、占有者のいないトンネルシステムが多数生じるため、定着の成功率が増大し、分散期の生存率が上昇すると予想されるが、雄においては1962年前後のこうした変化は年齢構成の上には現れておらず、分散様式、あるいは分散期の生理的条件に何らかの雌雄間の相違があるためである可能性がある。

推定個体数とその変動：自然死亡に基づく生存率のうち、A、Bいずれの値を用いても、同時出生集団を追跡して得られた推定個体数に大きな違いはみられなかった。今回の調査地に生息するコウベモグラの総個体数は、おおむね100~200頭前後であろうと推定される。ただし、3歳以上の

個体を一括して扱っており、その後の自然死亡個体を無視しているため、この推定値は過小評価となる (ただし、年齢構成からみて3歳以降の自然死亡数はあまり多くないと考えられる)。また、1963年以降は捕獲総数が減少しているため、同時出生集団の追跡においてその影響を受ける1960年から1962年にかけての推定個体数は過小評価になっている可能性があり、その程度は後の年次ほど大きい。これらの理由のために、実際の総個体数はさらに多いものと考えられる。

前述のようにモグラ類は単独性でトンネルシステムを一個体が占有するが、一方でトンネルシステムの一角には球形、あるいは楕円形の巣があり、モグラの寿命を越えて巣が使用されることが知られている (Sagara, 1993)。新たなトンネルシステムの構築には多大な労力と時間が必要である上、その間常に近隣個体の干渉が行われることを考えると、モグラのトンネルシステムは新規の構築が行われることがほとんどなく、大部分の場合、複数の世代にわたってほぼ同じものが巣を中心として引き継がれ、長期間使用されると考えられる。このことから、年齢構成や性比は変動し得るものの、一地域に生息するモグラの総個体数は長期にわたって極めて安定していることが予想される。しかし、今回得られた結果によると推定個体数はかなりの変動を示し、変動係数は雌において40%に近い値が算出された。この結果は、変動幅を過大評価しているものと考えられる。

一般に、コホート分析によって個体群の再構築を行ない、個体数を推定する際には捕獲努力量の評価は不必要であり、このことが年齢構成のデータから個体数を推定する他のいくつかの分析手法にはない、コホート分析の利点であるとされてきた (嶋津, 1983, 田中, 1991, 三浦・常田, 1993)。これは捕獲以外の原因による死亡率が捕獲の影響を受けず、捕獲された以外の個体が重度の捕獲圧のもとでも年齢別自然死亡率に従って個体群から失われていくことを前提にしている^{注2}。しかし、モグラ類の場合は、定住個体の除去は直ちに占有個体のいないトンネルシステムの出現と、それによる分散個体の定着成功率の増大をもたらす、ほぼ確実に若年齢期の生存率を上昇させると考えられ

る。そのため、捕獲努力の年次間変動は直接的に生存率の変化に結びつき、コホート分析の精度を低下させる。この効果は他の生物においてもいくらかの程度で見られるであろうが、地中のトンネルシステムに著しく依存するモグラ類においては特に顕著に作用するであろう。そのため、こうした生物側の生態学的特性によっては、個体群動態をコホート分析法で分析する場合にも、捕獲努力量の年次変化とそれとともなう年齢別生存率の変化を考慮しなくてはならないであろう。

要 約

1. 広島県比和町において、1953年7月から1965年9月にかけてはさみわなで捕獲されたコウベモグラ *Mogera wogura* 雄187頭、雌158頭の年齢構成データに基づき、コホート分析法による個体群構造の分析を行なった。
2. 捕獲頭数の少ない1953年から1958年、および1959年までの年齢構成から自然死亡に基づく年齢別生存率を二次曲線による近似によって求めたところ、雌雄ともに生存率は若齢時に低く、高齢の年齢ほど高くなった。
3. 2. で得られた2通りの自然死亡に基づく年齢別生存率をもとに、1959年から1965年にかけての捕獲個体の年齢構成から同時出生集団の生息数の追跡を行ない、個体群を再構築したところ、今回の調査地には100~250頭前後のコウベモグラが生息していたことが推定された。これは採集の状況ならびに分析方法による過小評価である可能性が高い。
4. 推定生息個体数は年次間でかなり変動していたが、モグラ類の生態学的特性を考慮すると、捕獲努力量の変動が結果に影響を及ぼしたため、変動幅が過大に評価された結果ではないかと考えられた。

謝 辞

比和町において多数のモグラ標本の収集に尽力された故 湯川 仁氏、調査にあたって様々な便宜をおはかりいただいた、元比和町教育委員会

中村慎吾博士に感謝致します。調査にご協力いただいた国立科学博物館 遠藤秀紀学芸員、大阪市立自然史博物館 樽野博幸主任学芸員および比和町町民会館の皆様方にも御礼申し上げます。

本研究は、文部省科学研究費補助金（奨励研究A、課題番号08740664）の援助を受けた。

文 献

- (1) 嶋津靖彦：コホート解析. 水産資源の解析と評価 その手法と適用例, 石井丈夫編, 恒星社厚生閣, 東京, 30-45 (1983)
- (2) 田中昌一：鯨類の年齢依存型自然死亡係数推定法と資源管理への貢献. 鯨類資源の研究と管理, 桜本和美・加藤秀弘・田中昌一編, 恒星社厚生閣, 東京, 104-114 (1991)
- (3) 三浦慎悟・常田邦彦：ニホンカモシカの個体群管理技術の到達点と今後の課題. 哺乳類科学, 32 : 149-157 (1993)
- (4) 浦口宏二・高橋健一：北海道根室半島におけるキツネ個体群の加入量推定 - コホート分析と記号放逐法を応用して - . 日本哺乳類学会1995年度大会プログラム・講演要旨集, 64 (1995)
- (5) 横畑泰志：広島県比和町におけるコウベモグラの年齢査定法およびその個体群の年齢構成. 富山大学教育学部紀要B (理科系), 45 : 63-74 (1994)
- (6) Caughley, G. : Analysis of Vertebrate Populations. John Wiley & Sons, New York, 234pp. (1977)
- (7) SAS Institute Inc. : SAS user's guide : Statistics, Version 5 edition. SAS Institute Inc., North Carolina, 956pp. (1985)
- (8) Godfrey G. and P. Crowcroft : The life of the mole. Museum Press London, London, 152pp. (1960)
- (9) Gorman M. L. and R. D. Stone : The natural history of moles. Christopher Helm, London, 138pp. (1990)
- (10) Abe, H. : Classification and biology of Japanese Insectivora (Mammalia) II .

Biological aspects. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ., 55 : 429-458 (1968)

- (11) Stone, R. D. and M. L. Gorman : Social organization of the European mole (*Talpa europaea*) and the Pyrenean desman (*Galemys pyrenaicus*). Mamm. Rev., 15 : 35-4 (1985)
- (12) Loy, A., E. Dupre and E. Capanna : Terrestrial behavior in *Talpa romana*, a fossorial insectivore from southcentral Italy. J. Mamm., 75 : 529-535 (1994)
- (13) Davies, F. W. and J. R. Choate : Morphologic variation and age structure in a population of the eastern mole, *Scalopus aquaticus*. J. Mamm., 74 : 1014-1025 (1993)
- (14) Sagara, N. : The persistence of moles in nesting at the same site as indicated by mushroom fruiting and nest reconstruction. Can. J. Zool., 71 : 1690-1693 (1993)
- (15) Abe, H. : Revision of the Asian moles of the genus *Mogera*. J. Mamm. Soc. Jpn., 20 : 51-58 (1995)

注.

¹前報 (横畑 1994) では *M. robusta* としたが、本報では Abe (1995) に基づき、*M. wogura* とする。

²捕獲努力量が年次間で変動する場合、例えば、 $N_{x,t} = l_{x,t} + N_{x+1,t+1} / (1 - q_{x,t})$

において、 t 年に重度の捕獲が行なわれたとすると、左辺第1項の $l_{x,t}$ の値が大きくなる一方で同じ同時出生集団の翌年以降の個体数が減少し、左辺第2項の値が小さくなることによって互いの効果が相殺される。しかし、 $q_{x,t}$ が変化すればその限りではない。