日草誌 35 (2) : 106-115 (1989)

# LEWIS-LESLIE 行列を用いた肉用繁殖牛群の適正齢構成の決定

坂上清一・北原德久・福田栄紀

## 要　　旨

坂上清一・北原德久・福田栄紀 (1989) : LEWIS-LESLIE 行列を用いた肉用繁殖牛群の適正齢構成の決定. 日草誌 **35**, 106-115.

大規模な肉用繁殖牛群頭数の適正管理に関する数理的方策を報告する。この方策に関連する基本モデルは個体群動態論で使用される世代の重なる離散時間モデル，いわゆる LEWIS-LESLIE 行列により記述されるモデルである。この行列は齢別に与えられる産子数と生存率で構成され，任意の時刻での齢別の個体数が与えられれば他の任意の時刻でのそれを記述することができる。さらに期間自然増加率，安定齢構成および繁殖価も求めることができる。

LEWIS-LESLIE 行列の実際の適用例として草地試験場山地支場で過去 13 年間にわたり飼養されてきた黒毛和種の雌を取り上げた。作成された行列により頭数の動態を記述した結果，適用牛群の頭数は時間とともに減少する傾向を示した。

単純な仮定のもとに繁殖牛群を維持するための齢別の産子数と生存率の組を耐用年数をいくつか変えて求めた。また，任意の産子数，生存率および耐用年数で飼養したとき，繁殖牛群の維持のためにその牛群に編入しなければならない雌牛数や生産可能な余剰牛の頭数も算出した。

耐用年数と余剰牛の頭数の関係を，生存曲線の型や飼養可能な総頭数と関連づけて考察した。

**キーワード** : 安定齢構成，期間自然増加率，繁殖価，LEWIS-LESLIE 行列.

大規模な肉用牛繁殖経営では，販売および淘汰対象の牛（以下余剰牛と呼ぶ）を多く生産するだけでなく繁殖牛群を安定的に維持することが要求される。これは飼養に際して牛群を適正な齢構成で編成し，適正な規模の世代交代を随時行う必要のあることを意味する。

仮に，利用できる圃場面積に応じて飼養可能な牛群の大きさが決まってしまうなら，毎年その大きさを維持して余剰牛の生産を行うことが妥当な生産形態である。しかもこの事を外部から母牛を導入することなしに達成することが，より望ましい生産形態の一つと考えられる。この場合，牛群維持のために，出生してくる雌子牛のうちどのくらいを繁殖牛として残すべきかという問題が生じてくる。これを解決するためには牛群の頭数の動態を把握しなければならない。

個体群の増減に係わる要素は出生，死亡，外からの移入および外への移出であり，これらの現象を表わす一連のパラメータを使ってモデルを組み立て個体群の動態を記述できる。繁殖牛群も個体群として扱うことができる以上このモデルを適用でき，上記パラメータが判明すれば牛群の動態を把握できるはずである。著者らは繁殖牛群に，産子数と生存率が齢に依存する離散時間モデルを適用した。いわゆる LEWIS-LESLIE 行列によって記述されるそのモデルは個体群の齢別の産子数，生存率および個体数からなり，任意の時刻における個体群の齢構成を決めれば他の任意の時刻での齢構成を決定できる[3,4]。さらにその行列の固有値，固有列ベクトルおよび固有行ベクトルを求めることにより，それぞれ個体群の期間自然増加率，安定齢構成そして繁殖価を求めることもできる。

本報では，モデルについての簡単な説明を行った後，実際のデータから LEWIS-LESLIE 行列を組み立て，仮想的な初期齢構成を持つ牛群の齢構成の推移を描く。次に仮想的な数値を使い牛群の動態を記述する。このシミュレーションから，外部からの母牛の導入なしに牛群を維持するための臨界値を求める。さらに，どのくらい雌子牛を繁殖牛群に編入しなければならないのか，また，どのくらいの余剰牛の生産を見込めるのかを求める。最後に繁殖牛の耐用年数をどの程度にするかについても言及する。

草地試験場山地支場（〒389-02 長野県御代田町）

## Lewis–Leslie 行列，期間自然増加率，安定齢構成，繁殖価

ここでは両性の個体数のうち雌の数だけを考える。また個体の移出入については考えないこととする。

任意の時刻 $t$ における $x$ 齢の雌個体数を $n_{xt}$ と表わすとき，その雌集団の齢別個体数は次の列ベクトルで表わすことができる。すなわち

$$\boldsymbol{n}_t = \begin{pmatrix} n_{0t} \\ n_{1t} \\ n_{2t} \\ \vdots \\ n_{kt} \end{pmatrix}$$

次に，時刻 $t$ において $x$ 齢から $x+1$ 齢までに属する雌が時刻 $t+1$ まで生存する確率を $P_x$ とする。また時刻 $t$ において $x$ 齢から $x+1$ 齢までに属する雌が1時間単位に出産した雌子牛のうち，生存した頭数を1雌当りで表示した値を $F_x$ とする。出生した雌は時刻 $t+1$ においては0齢から1齢までの群に属することとなる。上に列ベクトルで表示した雌個体数について1単位時間後の個体数を行列で表わすと

$$\begin{pmatrix} F_0 & F_1 \cdots F_{k-1} & F_k \\ P_0 & 0 \cdots 0 & 0 \\ 0 & P_1 \cdots 0 & 0 \\ \cdots & \cdots & \cdots \\ 0 & 0 \cdots P_{k-1} & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} n_{0t} \\ n_{1t} \\ n_{2t} \\ \vdots \\ n_{kt} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_0 n_{0t} + \cdots + F_k n_{kt} \\ P_0 n_{0t} \\ P_1 n_{1t} \\ \vdots \\ P_{k-1} n_{k-1,t} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} n_{0,t+1} \\ n_{1,t+1} \\ n_{2,t+1} \\ \vdots \\ n_{k,t+1} \end{pmatrix}$$

すなわち

$$\boldsymbol{M}\boldsymbol{n}_t = \boldsymbol{n}_{t+1} \qquad (1)$$

(1)式において，$\boldsymbol{M}$ を Lewis–Leslie 行列と呼ぶ。

もし初期時点（$t=0$）での齢構成を示す列ベクトル $\boldsymbol{n}_0$ がわかっているなら

$$\boldsymbol{n}_1 = \boldsymbol{M}\,\boldsymbol{n}_0\,;\ \boldsymbol{n}_2 = \boldsymbol{M}\,\boldsymbol{n}_1 = \boldsymbol{M}^2\,\boldsymbol{n}_0\,;\ \cdots;\ \boldsymbol{n}_t = \boldsymbol{M}^t\,\boldsymbol{n}_0$$

逆に任意の時刻 $t$ での列ベクトル $\boldsymbol{n}_t$ が与えられているなら

$$\boldsymbol{n}_{t-1} = \boldsymbol{M}^{-1}\boldsymbol{n}_t\,;\ \boldsymbol{n}_{t-2} = \boldsymbol{M}^{-1}\boldsymbol{n}_{t-1} = \boldsymbol{M}^{-2}\boldsymbol{n}_t\,;\ \cdots\ \cdots;\ \boldsymbol{n}_0 = \boldsymbol{M}^{-t}\boldsymbol{n}_t$$

よって，齢別の産子数と生存率が決まっており，任意の時刻における齢構成が与えられるなら，将来および過去の齢構成を求めることができる。

さて行列 $\boldsymbol{M}$ について次の関係を満たす列ベクトル $\boldsymbol{n}_s$ を考える。

$$\boldsymbol{n}_{s+1} = \boldsymbol{M}\,\boldsymbol{n}_s = \lambda\,\boldsymbol{n}_s \qquad (2)$$

ここで $\lambda$ はスカラー量で固有値と呼ばれ，$\boldsymbol{n}_s$ は固有列ベクトルと呼ばれる。(2)式の意味は1単位時間後には各齢の雌個体数がそれぞれ $\lambda$ 倍になるということである。したがって総個体数も $\lambda$ 倍となる。このような齢構成は安定であり安定齢構成と呼ばれる。なお，もし $\lambda$ が1に等しいなら個体数は定常となる。$\boldsymbol{n}_{ks}=c$（$c$ は個体群の初期構造により決まる定数）と置いて(2)式を解くと

$$\boldsymbol{n}_{xs} = c\,\lambda_1^{k-x}\,(l_x/l_k),\ (x=0,\ 1,\ \cdots,\ k) \qquad (3)$$

を得る。ただし $l_x$ は $x$ 齢までの生存数とし

$$l_0=1,$$

$$l_x = P_0 P_1 \cdots P_{x-1},\ (x=1,\ 2,\ \cdots,\ k)$$

と置いた。(3)式において，$\lambda_1$ は主要根と呼ばれ正の実根であり，十分時間が経過したときの期間自然増加率と解釈される。

最後に次の関係を満たす行ベクトル $\boldsymbol{n}_s'$ を考える。

$$\boldsymbol{n}_{s+1}' = \boldsymbol{n}_s'\,\boldsymbol{M} = \lambda\,\boldsymbol{n}_s' \qquad (4)$$

$\boldsymbol{n}_s'$ は固有行ベクトルと呼ばれる。$\boldsymbol{n}_{0s}' = \lambda_1$ と置いて(4)式を解くと

$$\boldsymbol{n}_{xs}' = (\lambda_1^{x}/l_x)\sum_{y=x}^{k} \lambda_1^{-y}\,l_y\,F_y,\ (x=1,\ 2,\ \cdots,\ k) \qquad (5)$$

を得る．(5)式は Fisher[2] によって繁殖価と名づけられ，$x$ 齢の1個体が将来の世代の祖先となる度合と解釈されたのである。

## Lewis–Leslie 行列への実測データの当てはめ

実際の牛群について死亡時の齢や出生時の齢を調べ，それに基づき Lewis–Leslie 行列を組み立てる。次に，求めた行列により仮想的な初期齢構成を持つ牛群の齢構成がどのように推移するのかを示す。使用するデータは草地試験場山地支場で過去13年間にわたり飼養された黒毛和種の雌262頭についてのものである。なお最初に断わっておくが，死亡率を求める際のデータには払い下げや他場所への管理換えという，いわば移出に相当するものもかなり含まれている。移出の理由としては不妊，罹病および販売などがあげられるが，その記載が不備のためそれらの間の区別が完全にはできなかった。そのため移出はすべて死亡とみなして死亡率を算出した。このため，真の死亡率については過大評価となっている。

まず齢（$x$）別の生存率（$P_x$）を求めるために生命表を作成する。齢間隔は1年とする。

出生時の生存数を $l_0$ で表し1と置く。また出生時から1年後までの間の死亡率を $q_0$ で表わす。1年後の生存数 $l_1$ は

$$l_1 = l_0(1-q_0) = 1-q_0$$

以下最高齢の牛群までこの操作を行うと一連の $l_x$ を求めることができる。すなわち

$$l_x = l_{x-1}(1-q_{x-1}) \quad (6)$$

$l_x$ の齢の増加にともなう推移を描いた図は生存曲線と呼ばれる。

さて $P_x$ は次の式で求められる。

$$P_x = L_{x+1}/L_x \quad (7)$$

ここで

$$L_x = \int_x^{x+1} l_x dx \quad (8)$$

と置いた。今回は生存曲線が $(x, x+1)$ では直線という近似を行ったので(8)式は

$$L_x = (l_x + l_{x+1})/2 \quad (9)$$

となる。(9)式を(7)式に代入すると

$$P_x = (l_{x+1} + l_{x+2})/(l_x + l_{x+1}) \quad (10)$$

を得る。

草地試験場山地支場の牛群について上記の操作で求めた $P_x$ を生命表とともに表1に示す。生命表は本来，出生年次ごとの群について作成すべきものであるが，それを行うとそれぞれの群の頭数の少なさから死亡率の年次変動が大きくなり，群ごとの生命表が異なったものとなる。そこで今回は群全体について齢ごとに頭数を合計してから1年後に死亡した頭数を求めて死亡率を算出し生命表を作成した。以下に述べる産子数についても同様のことを行っている。

次に繁殖表から齢別の産子数 $(F_x)$ を求める。

$x$ 才に属する雌グループ（$x$ 才から $x+1$ 才まで）は $x+0.5$ 才に集中していると仮定する。死亡は実際には連続的に起こるが，ここではそれが半年経過したときに集中して起こると仮定する。つまり半年経過後に頭数が $n_{xt}$ から $n_{x+1,\,t+1}(=P_x n_{xt})$ へ突然に変化すると仮定するのである。$x$ 才の雌が産んだ雌子牛を死亡した分も含め合計し，それを1頭当りに平均した値を $m_x$ とすると，前半の半年では $n_{xt}$ 頭の雌が1頭当り平均して $m_{x+0.5\sim x+1}$ 頭の雌子牛を産み，後半では $P_x n_{xt}$ 頭の雌が1頭当り平均して $m_{x+1\sim x+1.5}$ 頭の雌子牛を産むこととなる。ここで前半の半年間に出生した子牛は1年後 $(t+1)$ には0.5才から1才までのグループに属することとなり，その時点において生存している子牛数は $n_{xt} m_{x+0.5\sim x+1}$ に係数 $2\int_{0.5}^{1} l_x dx$ を掛けたものとなる。同様に後半に出生した子牛の1年後の生存数は $P_x n_{xt} m_{x+1\sim x+1.5}$ に係数 $2\int_0^{0.5} l_x dx$ を掛けたものとなる。

$$a_1 = 2\int_0^{0.5} l_x dx,\ a_2 = 2\int_{0.5}^{1} l_x dx$$

と置いて生存雌子牛数を合計すると

$$F_x n_{xt} = a_2 n_{xt} m_{x+0.5\sim x+1} + a_1 P_x n_{xt} m_{x+1\sim x+1.5}$$

を得る。個体当りの値を得るために両辺を $n_{xt}$ で割り

$$F_x = a_2 m_{x+0.5\sim x+1} + a_1 P_x m_{x+1\sim x+1.5} \quad (11)$$

を得る。以上より求めた一連の $F_x$ の値を繁殖表とともに表2に示す。

Table 1. Life table and age-specific survival rates for females of Japanese Black Cattle at Alpine Region Branch, National Grassland Research Institute (NGRI).

| $x$ | $l_x$ | $n_x$ | $d_x$ | $q_x$ | $L_x$ | $P_x$ |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 0 | 1.0000 | 143 | 24 | 0.1678 | 0.9161 | 0.8338 |
| 1 | 0.8322 | 207 | 34 | 0.1643 | 0.7638 | 0.8041 |
| 2 | 0.6955 | 184 | 43 | 0.2337 | 0.6142 | 0.7976 |
| 3 | 0.5330 | 130 | 21 | 0.1615 | 0.4899 | 0.7981 |
| 4 | 0.4469 | 104 | 26 | 0.2500 | 0.3910 | 0.7143 |
| 5 | 0.3351 | 69 | 23 | 0.3333 | 0.2793 | 0.6636 |
| 6 | 0.2234 | 44 | 15 | 0.3409 | 0.1853 | 0.6909 |
| 7 | 0.1473 | 23 | 6 | 0.2609 | 0.1281 | 0.5525 |
| 8 | 0.1088 | 10 | 7 | 0.7000 | 0.0707 | 0.3846 |
| 9 | 0.0327 | 3 | 1 | 0.3333 | 0.0272 | 0.8000 |
| 10 | 0.0218 | 1 | 0 | 0.0000 | 0.0218 | 0.5000 |
| 11 | 0.0218 | 1 | 1 | 1.0000 | 0.0109 | 0.0000 |
| 12 | 0.0000 | — | — | — | — | — |

Note. $x$ : Age interval $(x, x+1)$ for one year unit
$l_x$ : Number of survivors at age $x$, where $l_0=1$
$n_x$ : Number of females examined at age $x$
$d_x$ : Number of deaths in $(x, x+1)$
$q_x$ : Proportion of deaths in $(x, x+1)$
$L_x$ : Number of time units lived in $(x, x+1)$
$P_x$ : Age specific survival rate in $(x, x+1)$

Table 2. Fecundity for females of Japanese Black Cattle at Alpine Region Branch, NGRI.

| $x$ | Number of dams | Number of calves | | | Expected number of female calves | $m_x$ | $F_x$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Female | Male | Total | | | |
| 0.0 | 143.0 | 0 | 0 | 0 | 0.00 | 0.0000 | 0.0032 |
| 0.5 | 119.2 | 0 | 1 | 1 | 0.48 | 0.0040 | |
| 1.0 | 207.0 | 4 | 2 | 6 | 2.86 | 0.0138 | 0.0760 |
| 1.5 | 166.5 | 13 | 16 | 29 | 13.82 | 0.0830 | |
| 2.0 | 184.0 | 25 | 37 | 62 | 29.54 | 0.1605 | 0.2297 |
| 2.5 | 146.8 | 15 | 21 | 36 | 17.15 | 0.1169 | |
| 3.0 | 130.0 | 17 | 17 | 34 | 16.20 | 0.1246 | 0.2564 |
| 3.5 | 103.8 | 22 | 20 | 42 | 20.01 | 0.1929 | |
| 4.0 | 104.0 | 13 | 13 | 26 | 12.39 | 0.1191 | 0.2007 |
| 4.5 | 74.3 | 12 | 10 | 22 | 10.48 | 0.1411 | |
| 5.0 | 69.0 | 11 | 11 | 22 | 10.48 | 0.1519 | 0.2188 |
| 5.5 | 45.8 | 4 | 9 | 13 | 6.19 | 0.1353 | |
| 6.0 | 44.0 | 7 | 6 | 13 | 6.19 | 0.1408 | 0.2164 |
| 6.5 | 30.4 | 7 | 2 | 9 | 4.29 | 0.1411 | |
| 7.0 | 23.0 | 6 | 5 | 11 | 5.24 | 0.2279 | 0.3183 |
| 7.5 | 12.7 | 3 | 3 | 6 | 2.86 | 0.2250 | |
| 8.0 | 10.0 | 2 | 3 | 5 | 2.38 | 0.2382 | 0.2082 |
| 8.5 | 3.8 | 0 | 0 | 0 | 0.00 | 0.0000 | |
| 9.0 | 3.0 | 0 | 0 | 0 | 0.00 | 0.0000 | 0.1522 |
| 9.5 | 2.4 | 0 | 1 | 1 | 0.48 | 0.1985 | |
| 10.0 | 1.0 | 1 | 0 | 1 | 0.48 | 0.4765 | 0.4165 |
| 10.5 | 1.0 | 0 | 0 | 0 | 0.00 | 0.0000 | |
| 11.0 | 1.0 | 0 | 1 | 1 | 0.48 | 0.4765 | 0.4165 |
| Total | | 162 | 178 | 340 | 162.00 | | |
| Sex ratio | | 0.48 | 0.52 | | | | |

Note. $x$ : Age interval ($x$+0.5, $x$+1) for half year unit
$m_x$ : Age specific fertility rate
$F_x$ : Number of female calves born in the interval from $t$ to $t$+1 per dam alive aged from $x$ to $x$+1 at time $t$
$t$ : Time of year

$$
\begin{bmatrix}
0.0032 & 0.0760 & 0.2297 & 0.2564 & 0.2007 & 0.2188 & 0.2164 & 0.3183 & 0.2082 & 0.1522 & 0.4165 & 0.4165 \\
0.8338 & & & & & & & & & & & \\
 & 0.8041 & & & & & & & & & & \\
 & & 0.7976 & & & & & & & & & \\
 & & & 0.7981 & & & & & & O & & \\
 & & & & 0.7143 & & & & & & & \\
 & & & & & 0.6636 & & & & & & \\
 & & O & & & & 0.6909 & & & & & \\
 & & & & & & & 0.5525 & & & & \\
 & & & & & & & & 0.3846 & & & \\
 & & & & & & & & & 0.8000 & & \\
 & & & & & & & & & & 0.5000 &
\end{bmatrix}
$$

Fig. 1. The LEWIS-LESLIE matrix for females of Japanese Black Cattle at Alpine Region Branch, NGRI.

算出された一連の $P_x$ と $F_x$ を LEWIS-LESLIE 行列の相応する位置に当てはめた結果を図1に示す。この行列から求めた期間自然増加率は

$\lambda_1=0.9119$

である。安定齢構成と繁殖価は0才の牛群から順にそれぞれ

$\boldsymbol{n}_s=\{30.5,\ 27.9,\ 24.6,\ 21.5,\ 18.8,\ 14.8,\ 10.7,\ 8.1,\ 4.9,\ 2.1,\ 1.8,\ 1.0\}$

および

$\boldsymbol{n}_s'=\{0.912,\ 0.994,\ 1.041.\ 0.927,\ 0.767,\ 0.723,\ 0.692,\ 0.628,\ 0.511,\ 0.718,\ 0.645,\ 0.417\}$

となる。期間自然増加率 $\lambda_1$ が 0.9119 で1より小さいことから，この行列で記述される牛群の頭数は時間とともに縮小していくことが推測されるし，十分時間が経過したときの齢構成は安定齢構成の値に比例したものとなる。また繁殖価をみると，0才から3才までの牛群の値がそれ以上の年齢の牛群の値よりも高い。すなわち，若い牛群の方が将来の牛群に寄与する度合が大きい。繁殖力旺盛な若い牛群が将来の牛群の祖先となる確率が高いことは直感的にも妥当のように思われる。

Table 3. Transition of age distribution for a hypothetical population, using the LEWIS-LESLIE matrix for females of Japanese Black Cattle at Alpine Region Branch, NGRI. The hypothetical population is constituted of 100 individuals which belong to 2-3 ages group at $t=0$.

| $x$ | Time (year) | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| 0 | 0.0 | 23.0 | 20.5 | 14.3 | 14.8 | 13.8 | 14.6 | 10.9 | 9.4 | 10.5 |
| 1 | 0.0 | 0.0 | 19.1 | 17.1 | 11.9 | 12.4 | 11.5 | 12.2 | 9.0 | 7.8 |
| 2 | 100.0 | 0.0 | 0.0 | 15.4 | 13.8 | 9.6 | 9.9 | 9.2 | 9.8 | 7.3 |
| 3 | 0.0 | 79.8 | 0.0 | 0.0 | 12.3 | 11.0 | 7.6 | 7.9 | 7.4 | 7.8 |
| 4 | 0.0 | 0.0 | 63.7 | 0.0 | 0.0 | 9.8 | 8.8 | 6.1 | 6.3 | 5.9 |
| 5 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 45.5 | 0.0 | 0.0 | 7.0 | 6.3 | 4.4 | 4.5 |
| 6 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 30.2 | 0.0 | 0.0 | 4.6 | 4.2 | 2.9 |
| 7 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 20.8 | 0.0 | 0.0 | 3.2 | 2.9 |
| 8 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 11.5 | 0.0 | 0.0 | 1.8 |
| 9 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 4.4 | 0.0 | 0.0 |
| 10 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 3.5 | 0.0 |
| 11 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 0.0 | 1.8 |
| Total | 100.0 | 102.7 | 103.3 | 92.3 | 83.0 | 77.4 | 71.0 | 61.6 | 57.2 | 53.1 |
| $\lambda_1$ | | 1.0273 | 1.0059 | 0.8930 | 0.8991 | 0.9325 | 0.9173 | 0.8686 | 0.9280 | 0.9285 |

| $x$ | Time | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 |
| 0 | 9.1 | 7.5 | 7.2 | 6.7 | 6.1 | 5.5 | 5.0 | 4.6 | 4.2 | 3.8 |
| 1 | 8.7 | 7.6 | 6.3 | 6.0 | 5.6 | 5.1 | 4.6 | 4.2 | 3.9 | 3.5 |
| 2 | 6.3 | 7.0 | 6.1 | 5.0 | 4.8 | 4.5 | 4 1 | 3.7 | 3.4 | 3.1 |
| 3 | 5.8 | 5.0 | 5.6 | 4.9 | 4.0 | 3.9 | 3.6 | 3.2 | 2.9 | 2.7 |
| 4 | 6.2 | 4.6 | 4.0 | 4.5 | 3.9 | 3.2 | 3.1 | 2.9 | 2.6 | 2.3 |
| 5 | 4.2 | 4.5 | 3.3 | 2.9 | 3.2 | 2.8 | 2.3 | 2.2 | 2.1 | 1.9 |
| 6 | 3.0 | 2.8 | 3.0 | 2.2 | 1.9 | 2.1 | 1.8 | 1.5 | 1.5 | 1.4 |
| 7 | 2.0 | 2.1 | 1.9 | 2.0 | 1.5 | 1.3 | 1.5 | 1.3 | 1.1 | 1.0 |
| 8 | 1.6 | 1.1 | 1.1 | 1.1 | 1.1 | 0.8 | 0.7 | 0.8 | 0.7 | 0.6 |
| 9 | 0.7 | 0.6 | 0.4 | 0.4 | 0.4 | 0.4 | 0.3 | 0.3 | 0.3 | 0.3 |
| 10 | 0.0 | 0.5 | 0.5 | 0.3 | 0.4 | 0.3 | 0.3 | 0.3 | 0.2 | 0.2 |
| 11 | 0.0 | 0.0 | 0.3 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 0.2 | 0.1 | 0.1 |
| Total | 47.7 | 43.4 | 39.7 | 36.3 | 33.1 | 30.1 | 27.5 | 25.1 | 22.9 | 20.8 |
| $\lambda_1$ | 0.8974 | 0.9101 | 0.9161 | 0.9146 | 0.9112 | 0.9095 | 0.9129 | 0.9133 | 0.9103 | 0.9115 |

Note. $x$ : Age interval $(x,\ x+1)$ for one year unit
$\lambda_1$ : Finite rate of natural increase

再度この行列を使い，初期年時に2才雌100頭からなる牛群の動態を1年ごとに19年時まで描いた結果を表3に示す。表3よりこの牛群は時間の経過とともに先に求めた安定齢構成に近づいていくが，その総頭数は減少していくことがわかる。十分時間が経過すれば安定齢構成のまま一定の率（$1-\lambda_1=0.0881$）の頭数が減少していくこととなる。

以上のことから，今回もちいた山地支場の飼養牛群では繁殖牛群を維持できないことになる。実際，調査した262頭の雌牛のうち約半数弱にあたる119頭は外部から導入された牛であった。

## 繁殖牛群の維持

以上までで明らかなように，外部から母牛を導入することなしに繁殖牛群を安定に維持するための最低条件は期間自然増加率（$\lambda_1$）が1に等しいことである。そこでここでは単純な仮定のもとに繁殖牛群維持のための条件を満たす生存率と産子数の組を求める。

期間自然増加率が1に等しいときの固有方程式は

$$\boldsymbol{M}\,\boldsymbol{n}_s=\boldsymbol{n}_s \tag{12}$$

(12)式を解くと

$$\sum_{x=0}^{k} l_x F_x=1 \tag{13}$$

を得る。ここで以下の仮定を設ける。生存率はすべての齢の牛群で同じとし，$P_c$ で表す。また出産はそれぞれの齢の後半で行われ，0才以外の牛群の産子数もすべて同一と仮定し，$F_c$ で表す。0才の牛群は出産しないと仮定する。これらの仮定のもとで，維持条件である(13)式から

$$F_c=1/\sum_{x=1}^{k} P_c{}^x \tag{14}$$

を得る。なお，$P_c$ の取りうる値は

$$0\leqq P_c\leqq 1$$

であるし，極端な性比の偏りや頻繁な双子出産がなければ $F_c$ の取りうる値は

$$0\leqq F_c\leqq 0.5$$

としてもよいであろう。ただし，$F_x$ は $m_x$ の関数であるとともに $P_x$ の関数でもあることに注意しなければならない。つまり $F_x$ の取りうる最大値，すなわち1才以上の繁殖牛が全頭出産する場合（$m_{max}=0.5$）のその値は $P_x$ に依存する。$F_x$ の取りうる最大値を $F_m$ で表わし，上記の仮定のもとで

$$F_m=a_2\,m_{max}=a_2/2=\int_{0.5}^{1} l_x\,dx \tag{15}$$

を得る。先にも仮定したように生存曲線は（$x$, $x+1$）で直線であるとしたので

$$l_{0.5}=(1+P_c)/2,$$

$$l_1=P_c$$

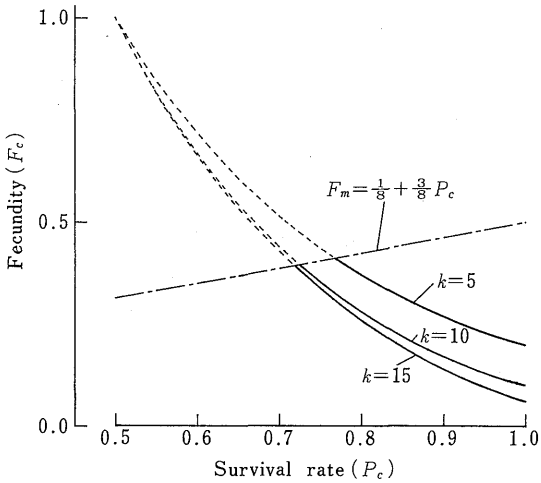


Fig. 2. Relationship between fecundities ($F_c$) and survival rates ($P_c$) in stationary populations with three different periods of years ($k$).
Thick lines, which are drawn according to eq. (14) in text, represent the relationship under real feeding. Linear line represents maximum fecundities ($F_m$) in various survival rates ($P_c$).

であり，これから(15)式は

$$F_m=(1+3P_c)/8 \tag{16}$$

となる。

耐用年数（$k$）を5年，10年および15年としたときの $F_c$ と $P_c$ の関係を図2に示す。この図では実線部が実際上の繁殖牛群維持の条件を示している。この実線から繁殖牛群維持のための生存率と産子数の組を求めることができる。このとき出生してくる雌子牛はすべて繁殖牛群に編入しなければならない。一方，この曲線の下方の値の組では外部から母牛を導入しなければ繁殖牛群を維持することはできないが，曲線の上方のそれでは牛群に余剰ができ適当な選抜や出荷ないし肥育が可能となる。なお，すべての場合で耐用年数を過ぎた牛と出生してくる雄子牛は余剰として出荷や肥育へ回すことができる。

## 余剰牛の生産

図2から，単純な仮定のもとではあるが，繁殖牛群を維持するための生存率と産子数の組を求めることができた。さらに余剰牛を生産できるような生存率と産子数の組もまた決定できた。それではそのような組において，出生してくる雌子牛のうちどのくらいを繁殖牛群に編入しなければならないのであろうか。また，どのくらいの

余剰牛の生産を見込めるのであろうか。

毎年 $n_{0s}$ 頭の雌子牛を繁殖牛群に編入しなければならないことはその牛群が安定齢を構成しなければならないという見地から明かである。一方，任意の齢構成を持つ繁殖牛群から出生してくるその数は $n_{0,t+1}$ 頭である。したがって0才の牛群においては余剰牛は

$$n_{0,t+1}-n_{0s}=\sum_{x=0}^{k} F_x\, n_{xt}-c\ \lambda_1{}^{k}\,(1/l_k)$$

である。以下1才以上の牛群の余剰牛に関しては,

$$n_{1,t+1}-n_{1s}=P_0\, n_{0t}-c\ \lambda_1{}^{k-1}\,(l_1/l_k),$$
$$n_{2,t+1}-n_{2s}=P_1\, n_{1t}-c\ \lambda_1{}^{k-2}\,(l_2/l_k),$$
$$\vdots$$
$$n_{k,t+1}-n_{ks}=P_{k-1}\, n_{k-1,t}-c$$

である。ここに，$c=n_{ks}$ と置く。これを行列の形で書くと

$$\boldsymbol{n}_g=\boldsymbol{M}\ \boldsymbol{n}_t-\boldsymbol{n}_s \tag{17}$$

となる。ここで $\boldsymbol{n}_g$ は列ベクトルであり，各齢の余剰牛の頭数を表す。その他に耐用年数を過ぎた牛と出生してくる雄子牛もまた余剰牛と見なせる。耐用年数を過ぎた牛は $P_k\, n_{kt}$ 頭生産され，雄子牛は，もし性比が1対1であるならば雌子牛と同数，すなわち $n_{0,t+1}$ 頭生産される。これらをすべて合計し余剰牛全体を $G$ で表すと

$$G=\sum_{x=0}^{k} n_{xg}+P_k\, n_{kt}+n_{0,t+1} \tag{18}$$

となる。もしも繁殖牛群が安定齢構成に達しているなら，(18)式の右辺第1項は(2)式と(17)式から

$$\sum_{x=0}^{k} n_{xg}=(\lambda_1-1)\sum_{x=0}^{k} n_{xs} \tag{19}$$

となり，第2項と第3項はそれぞれ $c\,P_k$ と $\sum_{x=0}^{k} F_x\, n_{xs}$ となる。これらをすべて合計し安定齢構成時の余剰牛全体を $G_c$ で表わすと

$$G_c=(\lambda_1-1)\sum_{x=0}^{k} n_{xs}+c\ P_k+\sum_{x=0}^{k} F_x\, n_{xs} \tag{20}$$

となる。繁殖牛1頭当りの余剰牛の頭数は，(20)式を繁殖牛全体（$N_s=\sum_{x=0}^{k} n_{xs}$ と置く）で割って

$$G_c/N_s=\lambda_1-1+c\ P_k/N_s+(\sum_{x=0}^{k} F_x\, n_{xs})/N_s \tag{21}$$

となる。(21)式に前節で用いた仮定を適用すれば

$$G_c/N_s=\lambda_1-1+c\ P_c/N_s+F_c(1-n_{0s}/N_s) \tag{22}$$

を得る。

生存率を0.5から1.0まで0.1毎に変化させ，それぞれに対応する産子数の最大値（$F_m$）を組としたときの繁殖牛1頭当りの余剰牛の総頭数とその内訳を耐用年数5年，10年および15年に関して図3に示す。1年1産で1才以上の繁殖牛は全頭出産するとすれば，生存率が1の場合，繁殖牛1頭当りの余剰牛の頭数はすべての耐用年数で約0.73頭となる。これは繁殖牛群を維持しながら生産できる余剰牛の最大量を示している。たとえば繁殖牛を100頭飼養していれば仮想的には最大約73頭の牛を毎年出荷ないし肥育に回すことができる。

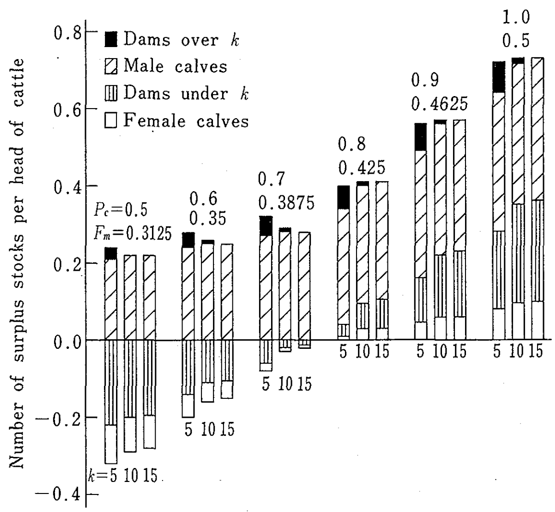


Fig. 3. Surplus stocks and their items in hypothetical populations with several values of maximum fecundity ($F_m$), survival rate ($P_c$) and durable year ($k$).

ここで，取り上げたすべての耐用年数で生存率と産子数が等しいならば繁殖牛1頭当り生産される余剰牛の総頭数がそれぞれの間でほぼ等しいことに注目してほしい。耐用年数が短いときは余剰雌は少なくなるが相対的に耐用年数を過ぎた牛が多く生産される。反対に耐用年数が長くなるとその逆の現象が起こる。結局それらが相殺され，取り上げたすべての耐用年数の間で繁殖牛1頭当り生産される余剰牛の総頭数があまり変わらなくなってしまう。すなわち，単純な仮定のもとではあるが，余剰牛の頭数に関しては繁殖牛の耐用年数を延ばしてもその効果はほとんどないと言える。

## 考　　察

肉用牛繁殖経営で飼養される牛群は永続的に利用できる資源と考えられる。本報ではこの点に留意し，繁殖牛群を維持しながら余剰牛を生産する数理的方策を提示した。資源を永続的に利用するという観点に立てば，この方策は豚や鶏などの家畜にも適用できると考えられる。家畜に対してではないが，実際の適用例には USHER[6] の択伐林に対するものがある。これもまた資源を永続的に利用しようとする試みである。

LEWIS-LESLIE 行列を組み立てるためには齢別の生存率と産子数を必要とする。家畜は人為的にかなり制御された条件で飼養されているので上記パラメータは求めやすく，その変動も少ないであろう。こういったことから

家畜に関してはこの行列の適用場面があると考えられる。

今回実測データとして利用した草地試験場山地支場の黒毛和種についての値はすべて牛籍簿に記載されていた生年月日，出産日および死亡日ないし移出日にもとづいている。それらから求めた生存率や産子数は決して望ましい値ではなく，事実この値で組み立てた Lewis-Leslie 行列では外部から母牛を導入しなければ繁殖牛群の維持が不可能である。この原因は純粋に飼養技術水準だけによっているとは考えにくい。試験場という性格上，種々の試験や調査のために牛が特殊な飼養条件で供試されている。また死亡（ないし病気など死亡に相当するもの）と余剰牛の移出との間の区別が牛籍簿の記載不備から完全にできなかったことも生存率を過小評価した原因となっているかもしれない。したがって，繁殖牛群の正確な動態をつかむためには，より実際的な飼養のもとでの生存率や産子数を求めることが望まれる。

繁殖牛群の維持の節以降で用いた仮定，すなわち，生存率や産子数は各齢で一定（ただし0才の牛群は出産しない）という仮定は議論を要する。牛の産子数が齢とともにどのようになっていくのかについての研究は少ないと思われる。著者らはデータ不足と簡便化のためにそれが各齢で一定と仮定したに過ぎない。この点についてはデータの蓄積が望まれる。

産子数については実際の飼養において次の2点が目標とされる。すなわち，第1にできる限り出産率を高めること，第2にできるだけ出産初期齢を早めることである。どちらも個体群成長の評価関数である期間自然増加率（あるいはマルサス係数，$r=\ln \lambda_1$）を改善するので妥当な目標である。ただし Lewontin[5] は，出産初期齢を早めることはマルサス係数をさらに大きく増加させる効果があるが，それに比べると出産率そのものを増大させることや出産率の老衰による減少をとめることはマルサス係数をあまり改善しないという結果を理論的に得ている。このことからどちらかといえば出産初期齢を早めるような飼養管理が望まれると言える。

生存率に関して言えば著者らの仮定は Deevey[1] によるII型の生存曲線に相当し，その生存個体数（$l_x$）は対数スケールで時間とともに直線的に減少する。さて実際の牛群の生存曲線はどんな形をしているであろうか。ここで山地支場の黒毛和種雌牛の生存曲線を図4に示す（ただし，既述のように死亡率は移出も含めて算出されているため，図4は牛の生存曲線を正確に描いたものとはならない）。この図から，曲線の形はほぼII型と言ってよいが，多少I型に近くなる傾向がある。これは齢が進むにつれて死亡率が多少高くなることを意味する。

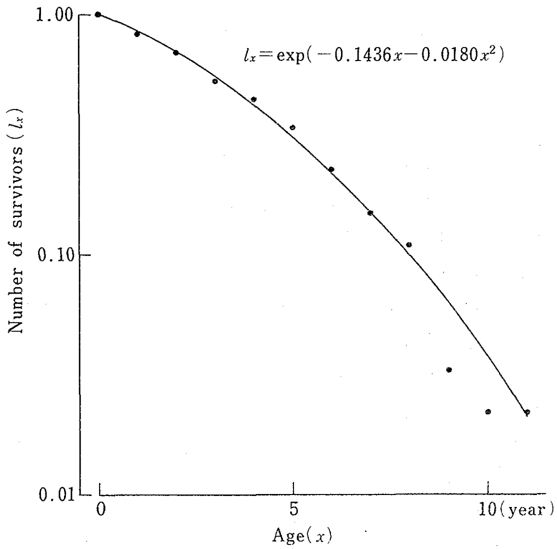


Fig. 4. Survivorship curve for females of Japanese Black Cattle at Alpine Region Branch, NGRI.

生存曲線の形は繁殖牛の耐用年数をどのくらいにするかにも係わってくると考えられる。たとえば今回採用した仮定（II型の生存曲線）では耐用年数が短くても長くても，得られる余剰牛の頭数はほとんど変わらないという結果になった。別の仮定，たとえば牛がI型の生存曲線を持つとすれば，少なくとも生存率が落ち込む以前を耐用年数の最大値とすべきであるし，III型の生存曲線を持つとすればできるだけ耐用年数を延ばすべきである。これらのことを決定するためには牛の生存曲線の作成が不可欠であり，そのためのデータの蓄積が望まれる。

耐用年数の長短を決定する要素としては飼養可能な頭数もまた係わってくる。本報で提示した飼養方策では牛群を安定的な齢構成とする必要がある。その際最高齢の牛群の頭数を少なくとも1頭としなければならないが，これにともなって総頭数がどの程度になるのかは一般的に1以上の期間自然増加率を持つとして，同じ産子数と生存率であるならば耐用年数が長くなるほど多くなる。たとえば生存率が0.9で産子数が1雌当り1年当り0.4頭という繁殖牛群の場合，最高齢の牛群を1頭にすることにともなう総個体数は耐用年数5年で10.8頭，10年で61.6頭そして15年で287.4頭となる。もし飼養できる頭数が限られていて，たとえば100頭とすると耐用年数5年の場合，安定齢構成は0才から順に

{26.5, 21.4, 17.4, 14.1, 11.4, 9.2},

10年なら

{25.2, 19.2, 14.6, 11.1, 8.4, 6.4, 4.9, 3.7, 2.8, 2.1, 1.6},
そして15年なら
{25.1, 18.9, 14.2, 10.7, 8.0, 6.0, 4.5, 3.4, 2.6, 1.9, 1.4, 1.1, 0.8, 0.6, 0.5, 0.3}
となる。耐用年数が15年の場合12才以上の牛群がそれぞれ1頭未満となり実際上の飼養とは合わないことがわかる。余剰牛生産が耐用年数間であまり変わらない場合や耐用年数を短くした方が余剰牛の生産が上がる場合には，比較的短い耐用年数で繁殖牛群を世代交代させたほうが得策と考えられる。

以上，繁殖牛を個体群動態の見地からながめ，単純な仮定を用いてではあるが，繁殖経営に有用と思われる結論を導いてきた。これらの仮定や結論は将来の実験や調査により確実なものへと改善されなければならない。その際，繁殖牛を群として扱う研究が必要とされる。個体群の動態を記述するうえでの第1次のパラメータである産子数や生存率は一般に個体についての事象であるから，それらの向上は個体に関する飼養管理の改善で達成できる。したがって小規模経営の場合，経営者の注意はもっぱら個体の能力を最大に引き出すことに向けられる。大規模経営の場合もこのことはもちろん留意されなければならないが，計画的，安定的な繁殖牛群維持のためには群としての動きにも注意を向けなければならない。

本報を終わるに当たり，原稿の校閲をしていただいた草地試験場岡本恭二山地支場長，数式に関する助言をしていただいた農業環境技術研究所宇田川武俊環境管理部長，そして牛についてのデータの使用を許可していただいた山地支場内プロジェクト研究チームの方々に感謝いたします。

## 引用文献

1) DEEVEY, E.S. JR. (1947) *Quart. Rev. Biol.* **22**, 283-314.
2) FISHER, R.A. (1958) The genetical theory of natural selection (2nd ed.). Dover Press. New York.
3) LESLIE, P.H. (1945) *Biometrika* **33**, 183-212.
4) LEWIS, E.G. (1942) *Sankhya* **6**, 93-96.
5) LEWONTIN, R.C. (1965) *In* The genetics of colonizing species (ed. BAKER, H.G. and G.L. STEBBINS). Academic Press, New York and London. pp. 77-94.
6) USHER, M.B. (1966) *J. Appl. Ecol.* **3**, 355-367.

(昭和63年12月10日受理)

# Determination of the Proper Age Distribution of a Cattle Population in Cow-calf Operation, Using the LEWIS-LESLIE Matrix

Seiichi SAKANOUYE, Norihisa KITAHARA and Eiki FUKUDA

Alpine Region Branch, National Grassland Research Institute,
Miyota, Nagano 389-02

## Summary

A mathematical method was evaluated to manage herd reproduction stably and efficiently in a large scale cow-calf operation. This method is based on the model with discrete time intervals and overlapping generations, which is called the LEWIS-LESLIE matrix model in population dynamics study and contains terms describing age-specific fecundity and survival rate. Using this matrix, the population age structure at a given time can be predicted, and the finite rate of natural increase, the stable age distribution and the reproductive values of a population can be calculated.

In the present study, this model was applied to a series of 13 year data of Japanese Black Cattle population reared at Alpine Region Branch, National Grassland Research Institute. The matrix constructed for this cattle population showed the population decrease, suggesting that the operation could not be carried on. Here, the finite rate of natural increase, equivalent to the largest latent root of the matrix, could be used for evaluation of feeding and management, because it was a indicator of population growth.

It is clarified that the minimum condition for sustaining herd reproduction is attainable when the finite rate of natural increase of the herd equals to unity. Under this condition, the relationship between fecundities and survival rates was calculated for three different durable periods of years.

The number of calves to be admitted into a herd for maintaining its population is equivalent to the number of the female calves in the stable age distribution of the herd. The calves to be admitted to the herd and the surplus stocks produced from the herd were calculated for several levels of fecundity, survival rate and durable year.

The relationship between surplus stocks and durable years was discussed in connection with the three different types of survivorship curve and the number of cattle to be kept.

**Key words** : Finite rate of natural increase, LEWIS-LESLIE matrix, Reproductive value, Stable age distribution.

(J. Japan. Grassl. Sci., **35**, 106-115, 1989)