

生物单一种群增减的数学模型的 理论推导

陈文军

提 要

本文从生物本质出发,在化学动力学的基础上,从理论上推导出了包含耗散与生长发育的各种生物单一种群增减的数学模型,并明确了它们各自的适用范围。

随着条件的变化,生物单一种群有时会增加,有时又会减小。到目前为止,我们还没有发现关于种群减小的数学模型。种群增长数学模型倒是比较多的,最著名的有指数模型和 logistic 模型^[1,2](本文仅讨论确定性模型)。崔启武等^[3](1982)对上述两模型进行了扩充,得出一个新模型(以下简称崔氏模型)。前两者一般可看作是经验模型,后者则是以化学动力学中吸附理论为基础,将细胞表面上的“吸附过程”类比微生物菌体对罐中营养物质的“吸收过程”而推导出来的。上述模型缺乏从生物本质出发的严密的理论推导,而且目前各学科特别是农业气象领域对这些模型不问其适用范围就随意引用的现象也时有发生。本文想从生物的本质——生物通过不断“取食”——自养植物与微生物的营养自我合成(光合作用或化能合成)、异养微生物吸收营养及异养动物摄取食物^[4]、繁殖、生长发育同时耗散——一个典型的耗散结构出发^[5,6],借助化学动力学理论,试图解决下面提到的三个问题:(1)从理论上分别推导出微生物、动物与植物的单一种群增长数学模型;(2)从理论上分别推导出微生物、动物与植物单一种群减小的数学模型;(3)明确各自的适用范围。

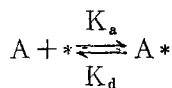
一、异养微生物单一种群增减数学模型的理论推导

为简便起见,不妨先考虑在单位体积发酵罐中的微生物单一种群。设初始营养物浓度为 C_m ,放入为数很少的微生物个体,以后不再加入或取出营养物质。

(一)种群增长数学模型

根据化学动力学^[7,8],我们可以把一个微生物种群增长过程看作是一个两步反应过程。

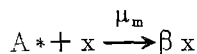
1. 微生物吸收营养物质, 这是一个可逆反应过程, 反应式如下



其中A为营养物质, *为微生物, A^* 为已被微生物吸收的营养物质。则吸收速度为 $V_a = K_a C(1 - \sigma)$, 而逃离速度为 $V_d = K_d \sigma$ 。式中 K_a 、 K_d 分别为吸收速度常数和逃离速度常数, C 为营养物浓度, σ 为微生物吸收营养饱和度。

当可逆反应达到平衡时, 即 $V_a = V_d$, 有 $K_a C(1 - \sigma) = K_d \sigma$, 整理此式得 $\sigma = [(K_a/K_d)C]/[1 + (K_a/K_d)C] = bC/(1 + bC) = C/(K + C)$, 其中 $K = 1/b = K_d/K_a$ 为微生物吸收系数 b 之倒数, 表示微生物对营养物质吸收能力的大小, 是一个以浓度为单位的常数。

2. 微生物利用已吸收到的营养物质进行繁殖, 可看作是一个自催化反应过程, 反应式如下



其中 x 为微生物(x 和 $*$ 均表示微生物, 引用 $*$ 是为了使 A^* 的含义明确, 以免 Ax 这种书写形式所可能造成的混淆), μ_m 为反应速度常数—内禀增长率, β 为个体一次所能繁殖的数目。根据化学动力学可知, 自催化过程的反应速度为

$$\frac{dx}{dt} = \mu_m \sigma x = \mu_m \frac{C}{K + C} x \quad (1)$$

$$\begin{cases} C = C_m - (K_1 + K_2 + K_3)C' \\ K_1 + K_2 + K_3 = 1 \end{cases} \quad (2)$$

其中 C' 为已被微生物用掉的营养物浓度, K_1 、 K_2 与 K_3 分别为 C' 用于繁殖、生育与耗散的比例系数, 随着种群的增长它们是变化的。若每繁殖一个微生物个体所需的营养物质浓度为 α , 即

$$K_1 C' / \alpha = x \quad (3)$$

将(2)、(3)两式代入(1)式则有

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \mu_m \frac{C_m - (K_1 + K_2 + K_3)C'}{K + C_m - (K_1 + K_2 + K_3)C'} x \\ &= \mu_m \frac{x_m - x - (K_2/K_1)x - (K_3/K_1)x}{x_m' - x - (K_2/K_1)x - (K_3/K_1)x} x \\ &= \mu_m \frac{x_m - x - g(x, t)x - p(x, t)x}{x_m' - x - g(x, t)x - p(x, t)x} x \\ &= \mu_c \frac{1 - x/x_m - g(x, t)(x/x_m) - p(x, t)(x/x_m)}{1 - x/x_m' - g(x, t)(x/x_m') - p(x, t)(x/x_m')} x \end{aligned} \quad (4)$$

这就是我们推得的异养微生物单一种群增长的新数学模型。式中 μ_c 、 x_m 与 x_m' 的含义等同于崔氏模型, $g(x, t) = K_2/K_1$, $p(x, t) = K_3/K_1$, 分别称为生育比例函

数及耗散比例函数。 $g(x, t)$ 与 $p(x, t)$ 的引入,是新模型与崔氏模型的不同之处。它明确地表示了生物耗散结构的本质。而且,正是由于 $g(x, t)$ 、 $p(x, t)$ 的存在, x 最大只能达到 $x_m/(1+g(x_m, t_m)+p(x_m, t_m))$,其中 t_m 为 x 达到最大的时间。

(二)种群减小数学模型

当罐内营养物质用完后,繁殖与生育停止,而耗散却继续存在,这时种群将会由于耗散消耗营养物质而减小。显然,此时营养物质耗散正比于 x ,设比例系数为 $P(t)$,注意这里 $P(t)$ 的含义不同于前面的 $p(x, t)$,若设种群减小的反应速度常数为 K_{dd} ,则根据化学动力学得种群减小速度为

$$\frac{dx}{dt} = K_{dd}(-P(t)x)x = -d(t) \cdot x^2 \quad (5)$$

将(5)式从 $x_m/(1+g(x_m, t_m)+p(x_m, t_m)) \rightarrow x, t_m \rightarrow t$ 积分,经整理后得:

$$x = \frac{x_m/(1+g(x_m, t_m)+p(x_m, t_m))}{1+(\int_{t_m}^t d(t)dt)x_m/(1+g(x_m, t_m)+p(x_m, t_m))} \quad \text{这是一个双曲线模型——无营养供}$$

应时异养微生物单一种群减小数学模型,即当罐内营养物用完后,种群将按双曲线模型减小。其中 $d(t)$ 为无营养供应所致死亡率函数。

综合(4)和(5)式得完整的异养微生物单一种群增减的新数学模型

$$\begin{cases} \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \mu_c \frac{1 - x/x_m - g(x, t)(x/x_m) - p(x, t)(x/x_m)}{1 - x/x_m' - g(x, t)(x/x_m') - p(x, t)(x/x_m')} & \text{有营养供应} \\ \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = -d(t)x & \text{无营养供应} \end{cases} \quad (6)$$

若不断向罐体加入或取出营养,则 x_m 与 x_m' 应不断变化,即 $x_m(t)=[C_m+\Delta C(t)]/\alpha$, $x_m'(t)=x_m(t)+(K/\alpha)$,其中 $\Delta C(t)$ 为起始时刻 $t_0 \rightarrow t$ 时刻新加入或取出的营养物总和。若同时考虑到由寿命、灾害等引起的死亡率为 $D(t)$,则(6)式可改写为

$$\begin{cases} \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \mu_c(t) \frac{1 - x/x_m(t) - g(x, t)(x/x_m(t)) - p(x, t)(x/x_m(t))}{1 - x/x_m'(t) - g(x, t)(x/x_m'(t)) - p(x, t)(x/x_m'(t))} - D(t) & \text{有营养供应} \\ \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = -d(t)x - D(t) & \text{无营养供应} \end{cases} \quad (7)$$

(7)式可看作是对总营养物质增减及寿命、灾害等引起死亡所作的修正。

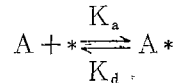
从上面的推导过程中可明显看出,新模型(6)式的成立须满足以下条件:(a)局限于异养微生物种群增减过程;(b)种群中各个体年龄分布稳定或一致,即个体具有同等的繁殖力、生育与耗散所需的营养物浓度相等;(c)种群增减仅取决于营养物质的供应,非营养因素不变;(d)每个个体出生所需的营养物浓度 α 不变。对于自然存在的异养微生物种群,上述条件(b)、(c)往往不能满足,因此引用时必须根据实际的年龄结构及非营养因素对新模型进行订正,才能适用。

二、异养动物单一种群增减的数学模型的理论推导

(一) 种群增长数学模型

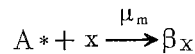
动物作为一种异养生物, 其种群增长过程同样可看作两步反应。

1. 动物摄取食物, 从生态循环角度来看, 这是一个可能达到动态平衡的过程, 其反应式如下



A 为食物, * 为动物, A^* 为动物摄取的食物。类似于异养微生物, 有 $\sigma = C/(K + C)$, 这里 σ 为动物摄取食物的饱和程度, C 为食物密度, K 为以食物密度为单位的常数, 表示动物摄取食物能力的大小。

2. 动物利用食物进行繁殖, 这可看作是一个自催化反应过程, 反应式为



同样可推得反应速度为

$$\frac{dx}{dt} = \mu_c \frac{1 - x/x_m - g(x, t)(x/x_m) - p(x, t)(x/x_m)}{1 - x/x_m' - g(x, t)(x/x_m') - p(x, t)(x/x_m')} x \quad (8)$$

各项及各系数的含义类似于异养微生物, 不再赘述。对于两性动物, 还必须考虑其性比 γ , 性成熟年龄 τ , 这样(8)式可改写为

$$\frac{dx}{dt} = \mu_c \frac{1 - x/x_m - g(x, t)(x/x_m) - p(x, t)(x/x_m)}{1 - x/x_m' - g(x, t)(x/x_m') - p(x, t)(x/x_m')} x (t - \tau) \gamma \quad (9)$$

这就是把动物摄食过程看作动态平衡过程而推得的动物单一种群增长数学模型。从表面直观而言, 动物摄食似乎是一个不可逆过程。这样, $\sigma = 1$, $dx/dt = \mu_m x$, 为一指数模型。而现实的动物种群, 往往开始时增长较快——近似指数模型, 而后增长速度逐渐下降。显然, 指数模型无法解释这种现实。而新模型却可较好地做到这一点。当某一动物种群开始增长时, 由于动物一般摄食能力都很强, K 很小, σ 近似于 1, 即(8)、(9)式的分式近似于 1, 种群近似于指数模型增长, 当种群增长到一定时候, C 的数量级减小至与 K 相近, 这时 $\sigma < 1$, 即(8)、(9)式的分式小于 1, 种群减小速度下降。由此可见, 把动物摄食看作是一个动态平衡过程似乎是比较合理的。

(二) 种群减小数学模型

当某一动物种群断绝食物供应后, 种群将由于耗散消耗体内营养物而减小, 类似异养微生物, 同样可推得

$$\frac{dx}{dt} = -d(t) x^2 \quad (10)$$

$$x = \frac{x_m / (1 + g(x_m, t_m) + p(x_m, t_m))}{1 + \left(\int_{t_m}^t d(t) dt \right) x_m / (1 + g(x_m, t_m) + p(x_m, t_m))}$$

综合(9)、(10)式得异养动物单一种群增减新模型

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \mu_e \frac{1 - x/x_m - g(x, t)(x/x_m) - p(x, t)(x/x_m)}{1 - x/x_m' - g(x, t)(x/x_m') - p(x, t)(x/x_m')} \\ \quad \cdot x(t - \tau) \gamma \quad \text{有食物供应} \\ \frac{dx}{dt} = -d(t) x^2 \quad \text{无食物供应} \end{array} \right. \quad (11)$$

若注意到寿命、灾害与疾病等引起的死亡率 $D(t)$ 及食物总密度(指系统在考察时段内所有可供利用的食物, 包括已被用掉部分)的变化, (11)式可订正成

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \mu_e \frac{1 - x/x_m(t) - g(x, t)(x/x_m(t)) - p(x, t)(x/x_m(t))}{1 - x/x_m'(t) - g(x, t)(x/x_m'(t)) - p(x, t)(x/x_m'(t))} \\ \quad \cdot x(t - \tau) \gamma - D(t)x \quad \text{有食物供应} \\ \frac{dx}{dt} = -d(t) x^2 - D(t)x \quad \text{无食物供应} \end{array} \right.$$

新模型(11)式成立有下列限制条件:(a)限于异养动物;(b)不考虑动物的迁入迁出;(c)种群增减仅取决于食物因素, 非食物因素不变;(d)性成熟后的雌性动物具有同等的生殖能力, 各个体生育、耗散所用食物相等;(e)每出生一个幼崽所用食物 α 不变。对于不满足这些条件的动物种群, 若要引用新模型, 宜作适当订正。比如有动物的迁入迁出, 则应根据具体情况, 加上迁移函数。

三、自养植物与自养微生物单一种群增减的数学模型的理论推导

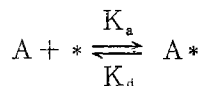
(一)种群增长数学模型

本文的理论推导都是从“食物”或“营养”出发, 就获得食物或营养的方式而言, 自养生物和异养生物有着本质的区别, 因此我们将推得的自养生物种群增长数学模型也必将不同于上面已得到的异养生物种群增长数学模型。

自养微生物可分为两种: 一是化能自养微生物, 如欧洲亚硝化毛杆菌, 另一为光能自养微生物, 如藻类等。无论是化能自养还是光能自养, 也不管是自养植物还是自养微生物, 它们都是以“自养”为特点的, 因此数学模型也是一致的。为此, 我们仅以自养植物为例说明之。

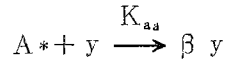
自养植物的种群增长是三步反应过程。

1. 光合作用原料 CO_2 向光合器官的扩散过程(水分主要由根系吸入, 且光合作用所需水分占总需水量的比例极小, 一般可认为光合作用所需水分充分满足), 这是一个可逆过程, 反应式如下



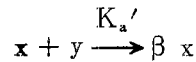
A 为 CO_2 , * 为光合器官, A^* 为存在于光合器官内的 CO_2 。同理, 有 $\sigma = C/(K+C)$, σ 为光合器官内 CO_2 饱和程度, C 为环境的 $[\text{CO}_2]$, K 以 $[\text{CO}_2]$ 为单位, 是表示光合器官对 CO_2 吸收能力的常数。

2. 在光照作用下, 光合器官将其内 CO_2 转化成光合产物。对于植物营养生长阶段, 光合产物主要用于光合器官的建成, 因此该阶段可看作是一个自催化反应过程



y 为光合器官, K_{aa} 为反应速度常数, β 含义同前。考虑到环境 $[\text{CO}_2]$ 基本不变, 即 σ 为常数, 故有 $dy/dt = K_{aa}\sigma y = \mu_m y$, μ_m 为光合器官增长速度系数。即在营养生长阶段光合器官增长服从指数模型。生殖生长阶段, 光合产物主要用于生殖器官的建成, 故不再是自催化反应过程, 光合产物增长应服从其它规律。

3. 植物利用光合产物进行繁殖。对于自然植物种群, 把这步反应看作是自催化反应是合适的。对于有分蘖特性的农作物种群如稻、麦等也可认为是一个自催化过程。设 x 为植物个体, K_a' 为反应速度常数, 则反应式为



β 含义同前。过程反应速度为

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= K_a' xy = K_a' x [y_m(t) - y'(t) (K_1 + K_2 + K_3)] \\ &= \mu_m(t) [1 - x/x_m(t) - g(x, t) (x/x_m(t)) - p(x, t) (x/x_m(t))] x \end{aligned} \quad (12)$$

式中 $y_m(t)$ 为截止 t 时光合产物总和, $y'(t)$ 为这时已用掉的光合产物, $\mu_m(t)$ 为植物种群增长速度函数, 其余各项含义同(4)式。考虑到植物必须到一定繁殖年龄 τ 才能繁殖新个体, 故将(12)式改写为

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \mu_m(t) \left[1 - x/x_m(t) - g(x, t) (x/x_m(t)) \right. \\ &\quad \left. - p(x, t) (x/x_m(t)) \right] x(t - \tau) \end{aligned} \quad (13)$$

(二) 种群减小数学模型

当某一自养植物或微生物种群由于种种原因不能再自我合成营养后, 种群将由于耗散用掉营养而减小。这时不涉及“取食”方式问题, 因此其减小数学模型应与异养生物类同, 即

$$\frac{dx}{dt} = -d(t) x^2 \quad (14)$$

$$x = \frac{x_m(t) / [1 + g(x_m, t_m) + p(x_m, t_m)]}{1 + \left(\int_{t_m}^t d(t) dt \right) x_m(t) / [1 + g(x_m, t_m) + p(x_m, t_m)]}$$

综合(13)、(14)式得自养植物或微生物的单一种群增减新模型

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \mu_m(t) [1 - x/x_m(t) - g(x, t)(x/x_m(t)) - p(x, t)(x/x_m(t))] x(t - \tau) & \text{能自我合成营养} \\ \frac{dx}{dt} = -d(t)x^2 & \text{不能自我合成营养} \end{cases} \quad (15)$$

进一步考虑到寿命、灾害与疾病等引起的死亡率 $D(t)$, (15)式可订正成

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \mu_m(t) [1 - x/x_m(t) - g(x, t)(x/x_m(t)) - p(x, t)(x/x_m(t))] x(t - \tau) - D(t)x & \text{能自我合成营养} \\ \frac{dx}{dt} = -d(t)x^2 - D(t)x & \text{不能自我合成营养} \end{cases}$$

新模型(15)式成立必须满足下列条件:(a)对于自养生物;(b)达到繁殖年龄的个体具有相等的繁殖力,且各个体生育耗散所用光合产物相同;(c)没有自养生物的迁入迁出;(d)种群增减仅取决于营养合成,非营养因素不变;(e)每繁殖一个新个体所需营养物相等,即 α 不变。不满足上述条件而引用(15)式时,必须根据具体情况作适当订正。

四、指数模型、logistic模型、崔氏模型与新模型的联系及区别

为了比较,将各模型分列如下

$$\text{指数模型} \quad \frac{dx}{dt} = \mu_c x \quad (16)$$

$$\text{logistic模型} \quad \frac{dx}{dt} = \mu_L (1 - x/x_m) x \quad (17)$$

$$\text{崔氏模型} \quad \frac{dx}{dt} = \mu_m \left(\frac{1 - x/x_m}{1 - x/x_m'} \right) x \quad (18)$$

异养生物种群增长新模型

$$\frac{dx}{dt} = \mu_m \frac{1 - x/x_m - g(x, t)(x/x_m) - p(x, t)(x/x_m)}{1 - x/x_m' - g(x, t)(x/x_m') - p(x, t)(x/x_m')} x \quad (19)$$

自养生物种群增长新模型

$$\frac{dx}{dt} = \mu_m(t) [1 - x/x_m(t) - g(x, t)(x/x_m(t)) - p(x, t)(x/x_m(t))] x \quad (20)$$

无食物或营养供应时所有生物种群减小模型

$$\frac{dx}{dt} = -d(t)x^2 \quad (21)$$

其中 μ_c 、 μ_L 、 μ_m 为增长速度常数, x_m 为环境所许可的种群最大密度, $x_m' = x_m + K/\alpha$, K 为米氏常数, 表示生物对食物或营养捕获能力的大小, K 越小, 捕获能力越大, 在(19)、(20)式中为取得一致, 忽略了性比、性成熟年龄等的影响。比较(18)与(19)式, 发现(19)比(18)式多了 $g(x, t)$ 与 $p(x, t)$ 项。崔氏模型是在考虑了营养获取过程基础上考察繁殖过程的, 而对营养如何消耗问题未加注意。异养生物种群增长新模型则是通过对营养获取与消耗全过程详细考察而推得的, 较之崔氏模型更全面。至于崔氏模型与指数模型、logistic模型的关系, 简言之, 当 $K = 0$, 即捕获能力无限大, 相当于资源无限制, 变成指数模型; 当 $K \rightarrow \infty$, 完全无捕获能力, 则变成 logistic 模型。新模型与三种旧模型的关系如图 1 所示。图中 $x_{mr} = x_m / [1 + g(x_m, t_m) + p(x_m, t_m)]$, 其中 x_m 为新模型中的 x_m 。崔氏模型与 logistic 模型中的 $x_m = x_{mr}$, 换句话说, 即崔氏模型与 logistic 模型将 α 夸大, 亦即把生育与耗散消耗营养全部包含到繁殖消耗中去了, 这样做不但机理上不明确, 而且由于 $g(x, t)$ 及 $p(x, t)$ 是变化的, 夸大 α 也不可能完全将它们的影响包含进去, 因此引入 $g(x, t)$ 和 $p(x, t)$ 项是必要的。

对于自养生物, 营养供应严格地受其自身营养生产的限制, 可看作无捕获能力, 因此

其模型形式为 logistic 型, 如(20)式。但(20)和(17)式有着根本的区别, 除了(20)比(17)式多了 $g(x, t)$ 、 $p(x, t)$ 外, (20)式中的 $x_m(t)$ 是变化的, 自养生物种群的增长取决于营养生产与生育、耗散营养消耗之差值, 其轨迹一般介于指数模型与 logistic 模型之间, 见图 1, 具体依实际情况而定。

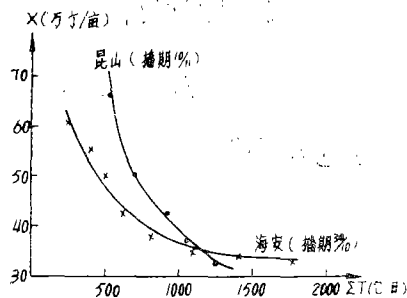


图 2 小麦茎蘖动态图

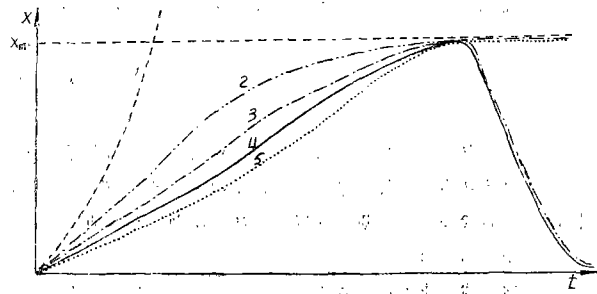


图 1 各模型关系示意图

1—指数模型; 2—异养生物种群增减模型; 3—崔氏模型;
4—自养生物种群增减模型; 5—logistic 模型

另外, 正是由于我们引入了耗散项, 使我们得以推出无营养或食物供应时的种群减小模型——双曲线模型, 这是其它模型所办不到的。以小麦为例(1982~1983, “扬麦四号”, 资料由江苏三麦与气象条件科研协作组提供), 由图 2 (纵坐标 x 为茎蘖数, 横坐标 ΣT 为三叶期开始的正积温) 可知, 小麦最高分蘖期后的茎蘖数就是按双曲线模型减小的。这是因为该阶段的小分蘖可近似看作是处于无营养供应状态。

五、结论与讨论

1. 异养生物种群增长新模型考察了生物对营养获取与消耗全过程, 因此比较全面。
2. 自养生物种群增长新模型虽然形式上类似于logistic模型, 但有实质性区别, 其轨迹由其营养生产、生育及耗散营养消耗及其自身状态具体确定。
3. 无食物或营养供应时, 所有生物种群将按双曲线模型减小。
4. 由于本文推导的是所有生物单一种群增减的一般数学模型, 所以不可能很具体地对诸如年龄结构、死亡率、非营养因素等作深入探讨。因此在具体应用上述新模型时, 应针对具体问题对上述因素进行适当订正, 方能使用。
5. 本文的推导是纯理论的, 其正确与否尚需通过实践来检验。在这方面, 我们已经就小麦分蘖成穗问题作了一些工作, 其结果将另文报导。

本文在撰写过程中, 曾得到张镜滨、陶炳炎副教授的热情指导与帮助, 在此谨表感谢。

参 考 文 献

- [1] 南京农学院主编, 昆虫生态及预测预报, 全国高等农业院校试用教材, 141—240, 农业出版社, 1985。
- [2] 伊藤嘉昭[日]著, 郭洋光译, 动物生态学(上卷), 32—82, 科学出版社, 1932。
- [3] 崔启武等, 一个新的种群增长数学模型—对经典logistic方程和指数方程的扩充, 生态学报, 2卷, 4期, 403—414, 1982。
- [4] 愈大级、李季伦, 微生物学, 459—460, 科学出版社, 1985。
- [5] 湛垦华、沈小峰等, 普利高津与耗散结构理论, 21—60, 110—141, 陕西科学技术出版社, 1982。
- [6] 李如生, 非平衡态热力学和耗散结构, 44—50, 清华大学出版社, 1986。
- [7] 王琪, 化学动力学导论, 近代化学基础原理丛书, 10—59, 吉林人民出版社, 1980。
- [8] 黄开辉、万惠霖, 催化原理, 225—230, 科学出版社, 1982。

THEORETICAL DERIVATION OF NUMERICAL MODELS FOR UNITARY BIO-POPULATION INCREASE AND DECREASE

Chen Wenjun

ABSTRACT

From the view point of biological innate nature and chemical dynamics, numerical models for unitary bio-population increase and decrease including dissipation and growth are theoretically derived. The limits to which they can be applied are also defined.