

УДК 591.5 (595.773.4)

© Е. Б. Виноградова и С. Я. Резник

**ФОТОТЕРМИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ЛИЧИНОЧНОЙ ДИАПАУЗЫ  
У СИНЕЙ МЯСНОЙ МУХИ *CALLIPHORA VICINA* R.-D.  
(DIPTERA, CALLIPHORIDAE) С ЛОФОТЕНСКИХ ОСТРОВОВ  
(СЕВЕРНАЯ НОРВЕГИЯ)**

[E. B. VINOGRADOVA a. S. Ya. REZNIK. PHOTOTHERMAL CONTROL OF THE LARVAL  
DIAPAUSE IN THE BLOWFLY, *CALLIPHORA VICINA* R.-D. (DIPTERA, CALLIPHORIDAE)  
FROM LOFOTEN ISLANDS (NORTHERN NORWAY)]

Сезонно-циклические адаптации к условиям Арктики — важная проблема экологии насекомых (Danks, 2004, 2007), в решение которой внес большой вклад Е. С. Сугоняев (Сугоняев, 2001; Сугоняев, Войнович, 2001, 2006). Особый интерес представляют широко распространенные виды насекомых, адаптирующиеся к арктическим условиям за счет внутривидовой изменчивости. Объект нашего исследования синяя мясная муха *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae), обитающая в регионах Голарктики с умеренным и субтропическим климатом, считается факультативно синантропным видом, так как встречается и в населенных пунктах, и в естественных ландшафтах. Сфера использования каллифоры человеком включает любительское рыболовство, опыление растений в закрытом грунте, экспертизу давности наступления смерти в судебной медицине. Каллифора нередко используется в качестве модельного объекта для разнообразных научных исследований, в частности для изучения механизмов регуляции сезонной цикличности развития (Виноградова, 1984, 1991).

Сезонные циклы развития каллифоры детерминированы имагинальной (репродуктивной) и личиночной диапаузами. Репродуктивная диапауза регулируется преимущественно температурой. Индукция личиночной диапаузы находится под материнским контролем: потомство самок, развивавшихся в условиях короткого дня, характеризуется повышенной склонностью к личиночной диапаузе. Из факторов, действующих непосредственно на личинку, главное значение имеет температура (диапаузу индуцируют температуры ниже 16—17 °С), тогда как роль фотопериодизма незначительна (Vinogradova, Zinovjeva, 1972; Виноградова, 1984, 1991; Несин, Черныш, 1999; Виноградова, Резник, 2013).

Широкое географическое распространение *C. vicina* в разных климатических зонах предполагает существование большой экологической пластичности сезонно-циклических адаптаций. Действительно, экспериментальный анализ 30 популяций из разных частей ареала обнаружил значительную внутривидовую (широтную и высотную) изменчивость порогов индукции, продолжительности и прочности личиночной диапаузы (Виноградова, 1975, 1980, 1991). Особый интерес представляет сравнительное исследование диапаузы у популяций, обитающих вблизи границ видовой ареала. Самая

северная из изученных популяций *C. vicina* происходила из Мурманска, близкого к северной границе распространения вида. В настоящее время появилась возможность исследовать фототермический контроль диапаузы у представителей другой арктической популяции, заселяющей Лофотенские острова (Норвегия), расположенные за Полярным кругом. Фенология каллифоры здесь хорошо изучена (Aak et al., 2011a, b). Климатические условия Мурманска и Лофотенских островов существенно различаются, поэтому сравнительное изучение этих популяций позволит понять особенности сезонного развития каллифоры.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы особи из третьего и четвертого поколений лабораторной линии *C. vicina*, происходящей от мух, собранных на Лофотенских островах (Северная Норвегия). Опыты проводились в термостатированных камерах Лаборатории экспериментальной энтомологии Зоологического института РАН. Мухи, содержащиеся в газовых садках ( $25 \times 15 \times 25$  см), регулярно получали воду, белковое (свиные почки) и углеводное (сахар) питание. Личинок помещали в 0.5-литровые контейнеры с увлажненными опилками и кормили почками, которые добавляли по мере необходимости. После прекращения питания и очищения зоба личинок переносили в чистые опилки. В первой серии опытов изучали влияние разных температур (от 12 до 23 °C) на скорость развития личинок, происходящих от мух, развивавшихся при 20 °C и при длинном (18 ч) дне. Во второй серии опытов мух содержали при 20 °C и при длинах дня 12, 14, 16, 18, 20 и 22 ч. Яйцекладки, отложенные несколькими самками в течение 6 ч, до выхода личинок содержали в темноте при 12 °C, а вышедших личинок 1-го возраста распределяли по различным температурным режимам, которые подробно описаны ниже при изложении результатов соответствующих опытов. Каждый из вариантов (фототермических режимов) каждого опыта был проведен не менее чем в 3 повторностях (повторностью опыта считалась когорта личинок, вышедших из одной групповой яйцекладки). По завершении питания личинок регулярно подсчитывали количество образовавшихся пупариев (отдельно для каждой повторности каждого варианта опыта), а в конце эксперимента подсчитывали также оставшихся живых личинок, не образовавших пупарий. В общей сложности в опыте было использовано около 25 000 личинок. Статистическая обработка данных проведена с помощью программы SYSTAT.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Для установления влияния температуры на скорость развития личинок были использованы результаты всех опытов, проведенных при температурах от 8 до 23 °C, независимо от фотопериодических условий содержания родительского поколения, при этом учитывали только данные по активно развивающейся (не диапаузирующей) фракции личинок, а в качестве единицы статистического анализа рассматривали среднюю для повторности. Как видно на рис. 1, скорость развития (от яйца до стадии пупария) в исследованном интервале температур достаточно хорошо ( $r = 0.95$ ,  $n = 69$ ) аппроксимируется линейной регрессией с коэффициентом термоллабильности  $0.625 \pm 0.024$  и нижним порогом развития  $4.5 \pm 0.6$  °C, сумма эффективных температур составила около 160 град.-дней.

Заметим, что вышеприведенные данные относятся только к фракции активно (без диапаузы) развивающихся личинок, которая при температурах от 18 до 23 °C составляла 100 % исследованных выборок: все особи почти синхронно превращались в пупарии в течение 15—20 дней после яйцекладки (рис. 2, *д—ж*). При 15 °C основная масса (около 80 %) личинок также развивалась активно и превратилась в пупарии в течение 30 дней, однако раз-

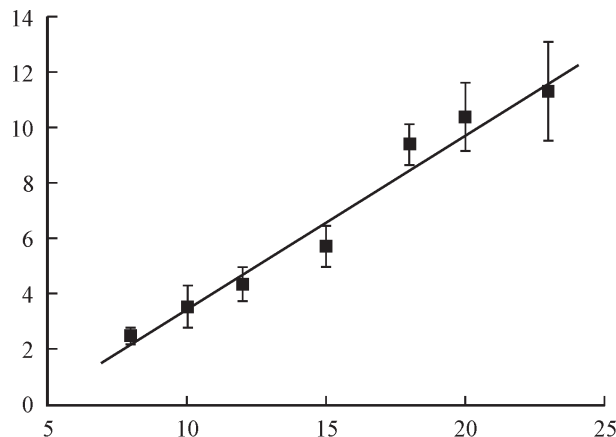


Рис. 1. Скорость развития личинок из лофотенской популяции *Calliphora vicina* R.-D. По горизонтальной оси — температура (°C). По вертикальной оси — скорость развития от откладки яйца до стадии пупария (%). Показаны средние арифметические, средние отклонения и линия регрессии ( $Y = 0.625X - 2.8$ ,  $r = 0.95$ ,  $n = 69$ ).

витие оставшихся задержалось вплоть до 100-го дня (рис. 2, з). При 12 °C доля активно развивавшихся особей уменьшилась до 64 %, а задержка развития диапаузировавших увеличилась (четкая граница между пупаризацией активной и диапаузирующей фракций, приходящаяся на 40—50-й дни с момента откладки яиц, хорошо видна на рис. 2, в). Дальнейшее понижение температуры до 10 и 8 °C (рис. 2, а, б) усилило эту тенденцию, сократив долю активно развивавшихся особей до 22 и 4 % соответственно, тогда как пупаризация подавляющего большинства личинок сильно задержалась (при этих температурах граница между временем образования пупариев у активно развивавшихся и диапаузирующих особей пришлось на 50—60-й дни с момента откладки яиц). Более того, как видно на рис. 2, а—в, при температурах 8—12 °C среди диапаузирующих личинок намечается разделение на две фракции, различающиеся по глубине диапаузы, что проявляется в появлении уже не двух, а трех «волн» пупаризации. Первая из них, как уже упоминалось, соответствует активно развивавшимся особям (их доля увеличивается с ростом температуры), а 2-я и 3-я «волны», граница между которыми приходится на 70—90-й дни с момента выхода личинок из яйца, возможно, соответствуют двум фракциям диапаузирующих личинок, различающимся по глубине диапаузы.

Дифференциацию по глубине личиночной диапаузы подтверждают опыты с индуцированной и спонтанной реактивацией личинок. В первом опыте (рис. 3) личинки, вышедшие из яиц, отложенных самками, развивавшимися в условиях короткого дня (14 ч), сначала развивались в темноте при 8 °C, а в возрасте 37 дней были перенесены в более высокие температуры. При этом резкое повышение температуры до 20 и 25 °C вызывало дружную реактивацию всех диапаузирующих личинок в течение соответственно 11 и 5 дней (рис. 3, в, з), а при температуре 12 °C можно было наблюдать две фракции диапаузирующих личинок, граница между которыми приходилась примерно на 18-й день с момента повышения температуры (рис. 3, а).

Подобная дифференциация двух фракций личинок, различающихся глубиной диапаузы, наблюдалась и во втором опыте, когда развитие личинок проходило при постоянной низкой температуре 2—4 °C. При таких условиях все личинки, очевидно, диапаузировали, а затем наблюдалась спонтанная реактивация: около половины особей превратились в пупарии в течение первых 180 дней после яйцекладки, а пупаризация второй фракции растя-

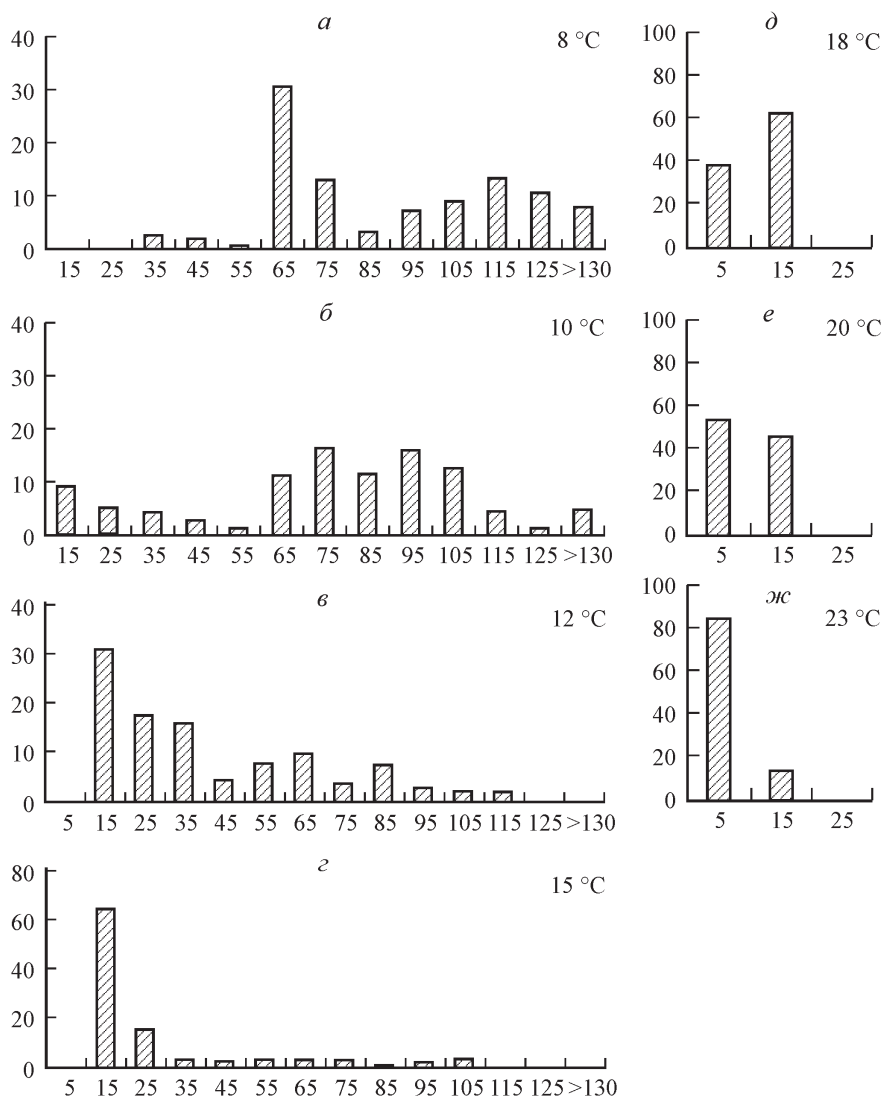


Рис. 2. Динамика пу­париа­ции личинок из ло­фотенской попу­ля­ции *Calliphora vicina* R.-D. при раз­лич­ных тем­пе­ратур­ных ре­жи­мах раз­ви­тия.

По го­ри­зон­таль­ной оси — вре­мя (дни, се­ре­ди­ны ин­тер­ва­лов). По вер­ти­каль­ной оси — до­ля пу­париев, об­ра­зо­вав­ших­ся на про­тя­же­нии дан­но­го ин­тер­ва­ла (%). Тем­пе­ратур­ные ре­жи­мы ука­за­ны на гра­фи­ках.

ну­лась бо­лее чем до 300-го дня (рис. 4). Ин­те­рес­но, что да­же при та­кой низ­кой тем­пе­ра­ту­ре (на­по­м­ним, что ниж­ний по­рог раз­ви­тия, рас­счи­тан­ный на ос­но­ва­нии урав­не­ния ре­грес­сии, со­ставил 4.5 °C) в не­ко­то­рых слу­чаях про­ис­хо­дило да­ль­ней­шее раз­ви­тие ку­ко­лок и спу­стя 7 мес по­сле вы­хо­да личинок из яиц по­я­ви­лись еди­нич­ные има­го.

В по­след­нем опы­те (рис. 5) бы­ло ис­сле­до­вано со­вмес­тное воз­дей­ствие фо­то­пе­ри­одиче­ских ус­ло­вий со­дер­жа­ния ро­ди­тель­ско­го по­ко­ле­ния и тем­пе­ратур­ных ус­ло­вий раз­ви­тия дочер­них личинок на фор­ми­ро­вание диа­паузы. Об­ра­ща­ет на се­бя вни­ма­ние низ­кая (о­коло 30 %) до­ля личинок, диа­пау­зи­ро­вав­ших при 12 °C (имен­но эта тем­пе­ра­ту­ра обы­чно ис­поль­зу­ется для тести­ро­вания скло­н­но­сти к диа­пау­зе у раз­ных попу­ля­ций кал­ли­форы). По­это­му

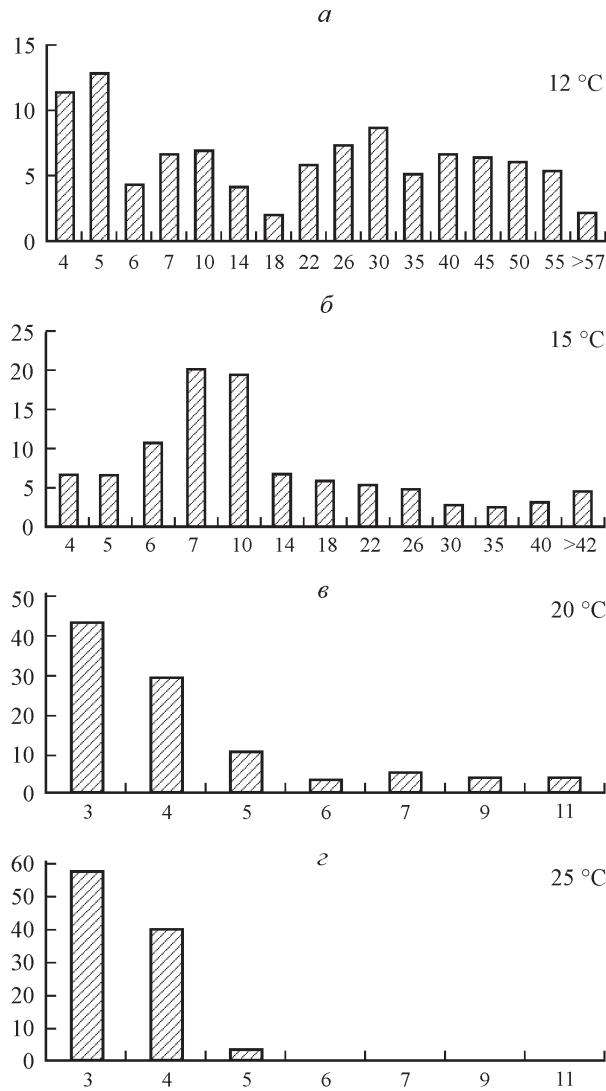


Рис. 3. Динамика индуцированной реактивации личинок из лофотенской популяции *Calliphora vicina* R.-D. при температурах 12, 15, 20 и 25 °C. Обозначения те же, что и на рис. 2.

в дальнейших тестах личинки развивались при более низких температурах: 8 и 10 °C. Полученные фотопериодические кривые (рис. 5, а) очень похожи, хотя более низкая температура развития личинок, как и следовало ожидать, способствовала повышению доли диапаузирующих особей. В целом материнская фотопериодическая реакция особей из лофотенской популяции *C. vicina* характеризуется относительно высокой долей диапаузирующего потомства даже у самок, содержащихся в условиях длинного (20 ч) светового дня, наблюдающегося на данной широте в июне и августе. Такая ситуация свидетельствует об ослаблении материнской фотопериодической реакции и соответствующем усилении роли прямого влияния температуры на развивающихся личинок.

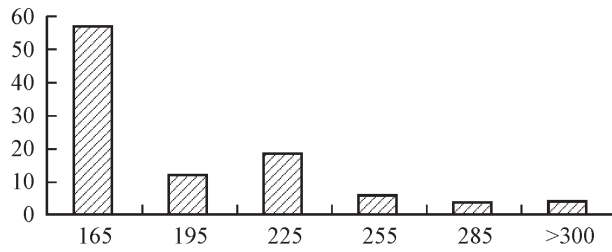


Рис. 4. Динамика спонтанной реактивации личинок из лофотенской популяции *Calliphora vicina* R.-D.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

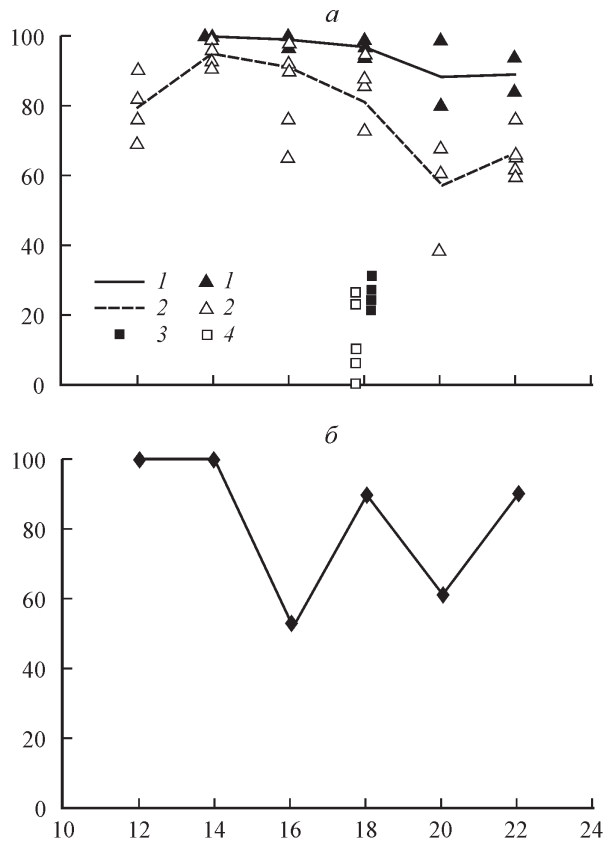


Рис. 5. Доля диапаузирующих личинок *Calliphora vicina* R.-D. при разных температурных режимах их развития и при разных фотопериодических условиях содержания материнских самок.

По горизонтальной оси — фотопериодические условия содержания материнского поколения (длина дня, ч). По вертикальной оси — доля диапаузирующих личинок в потомстве (%). а — особи из лофотенской популяции. Температурные условия развития личинок: 1 — 8 °C (символы — отдельные повторности, линия соответствует средним данным), 2 — 10 °C (символы — отдельные повторности, линия соответствует средним данным), 3 — 12 °C (отдельные повторности), 4 — 15 °C (отдельные повторности). Данные для температур 12 и 15 °C немного смещены вдоль горизонтальной оси. б — особи из мурманской популяции (личинки развивались при 12 °C, данные из: Виноградова, 1991).

## ОБСУЖДЕНИЕ

По Лофотенским островам проходит северная граница распространения каллифоры. Этот архипелаг расположен севернее Полярного круга (67—68°), но находится в зоне влияния теплого течения Гольфстрим, что определяет океанический климат островов с мягкой зимой и холодным летом. Температура января колеблется в пределах 0—4 °С, а июля — 8—16 °С. Длительность периодов полярной ночи и полярного дня относительно невелика.

Сезонный цикл развития каллифоры тесно связан с традиционным занятием местного населения — ловом и высушиванием трески, которая приходит сюда на нерест в марте—апреле. Большие экономические потери (1—2 млн евро в год) от повреждения вялящейся рыбы личинками каллифоры явились причиной детального изучения фенологии мух (Aak et al., 2011a, b). Было выяснено, что зимуют на Лофотенских островах личинки, пупарии и имаго *C. vicina*, при этом взрослые особи встречаются на протяжении всего сезона. Небольшой весенний пик лёта формируют мухи, зимовавшие на стадии имаго, и особи, вылетевшие из перезимовавших пупариев. Эти мухи откладывают яйца на сырую рыбу, развитие личинок происходит медленно из-за низкой температуры (среднемесячная температура в апреле—июне колеблется от 2 до 10 °С). В июне личинки заканчивают питание, уходят из рыбы в почву, и в июле (средняя температура 13.6 °С) происходит вылет мух. В теплое лето, когда температура превышает обычную для этих мест по крайней мере на 2 °С, мухи успевают созреть и отложить яйца в этом же году, т. е. дают начало 2-му поколению. В противном случае они уходят на зимовку в состоянии репродуктивной диапаузы и размножаются только следующей весной. Согласно мнению вышеупомянутых авторов, большая часть потомства, произведенного в первое лето и осенью, развивается без личиночной диапаузы и образует пупарии зимой, а имаго вылетают весной следующего года. Однако наши эксперименты показали, что лофотенская каллифора способна формировать личиночную диапаузу разной прочности, развиваясь при 8—10 °С и более низких температурах. Спонтанная реактивация таких личинок осуществляется в течение 2—5 мес с момента яйцекладки и ускоряется при повышении температуры.

Особый интерес представляет сравнение фототермических реакций, контролирующих личиночную диапаузу у лофотенской популяции *C. vicina* и у ранее исследованной (Виноградова, 1991) популяции из Мурманска (69° с. ш., 33° в. д.). Эти местности, расположенные на одной широте, существенно отличаются климатическими условиями, прежде всего — длительностью и интенсивностью морозов. Если величины среднемесячных температур воздуха с апреля по сентябрь вполне сравнимы, изменяясь по месяцам в пределах от 2 до 12.6 °С, то поздней осенью и зимой они сильно различаются. В Мурманске морозный период со среднемесячными температурами воздуха от –3 до –11 °С составляет 6 мес, а на Лофотенских островах в это время наблюдаются положительные среднемесячные температуры от 0.2 до 7.1 °С. Фотопериодические реакции мурманской и лофотенской популяций каллифоры очень похожи и характеризуются выраженной склонностью к диапаузе потомства, наблюдающейся даже у самок, содержащихся при длинных световых днях (ср. рис. 5, а и 5, б), хотя личинки мурманской популяции развивались при 12 °С, а лофотенской — при 8 и 10 °С. Однако эти популяции значительно различаются по интенсивности диапаузы, что хорошо видно при сравнении времени, необходимого для прекращения диапаузы (пупарии) в ответ на повышение температуры. Например, у мурманской каллифоры при перемещении диапаузирующих личинок из 5 в 12 °С в течение 20 дней образуют пупарии в среднем 20 % личинок (Вино-

градова, 1991), а у лофотенской каллифоры — 47 % особей (рис. 3, а). У мурманской каллифоры при переносе в 20 °С за 10 дней пупаризуются 35 %, а у лофотенской каллифоры — почти 100 % особей (рис. 3, в).

Географическая изменчивость сезонно-циклических адаптаций насекомых давно привлекала внимание ученых и достаточно хорошо изучена (Данилевский, 1961; Tauber et al., 1986; Saunders et al., 2002; Саулич, Волкович, 2004). Анализ географической изменчивости склонности к личиночной диапаузе и ее свойств у 16 популяций каллифоры, обитающих на значительной территории (от 60 до 38° с. ш. и от 30 до 69° в. д.), выявил существование широтного и высотного градиентов, связанных с климатическими условиями (Виноградова, 1980, 1991; Vinogradova, 1986). Оказалось, что глубина диапаузы, оцениваемая по реакции на повышение температуры, характеризовалась сильной зависимостью от длительности морозного периода. Очевидно, именно эта закономерность детерминирует различия в глубине личиночной диапаузы между лофотенской и мурманской популяциями. Относительно мягкой зимой, отсутствием длительных и сильных морозов, вероятно, объясняется и наличие имажинальной диапаузы, которая также, по мнению местных исследователей (Aak et al., 2011a, 2011b), может рассматриваться как адаптация к питанию развивающихся личинок рыбой, которую ловят и начинают высушивать ранней весной. Таким образом, резкие различия между климатическими условиями в разных регионах обитания каллифоры, расположенных у северной границы ареала, диктуют разные стратегии сезонно-циклических адаптаций этого вида.

#### ВЫВОДЫ

1. Впервые экспериментально изучена фототермическая регуляция скорости развития и формирования личиночной диапаузы у заполярной популяции *Calliphora vicina* из Северной Норвегии (Лофотенские острова). Скорость развития от откладки яйца до пупария в пределах температур от 8 до 23 °С аппроксимируется уравнением линейной регрессии с коэффициентом термолабильности  $0.625 \pm 0.024$  и нижним порогом развития  $4.5 \pm 0.6$  °С, сумма эффективных температур составляет около 160 град.-дней.

2. Материнская фотопериодическая реакция индуцирует личиночную диапаузу у значительной доли особей только при развитии самих личинок при температурах от 4 до 10 °С. При этом высокая доля диапаузирующих личинок наблюдается и в потомстве самок, развивавшихся в условиях длинного дня.

3. Глубина личиночной диапаузы значительно варьирует, что выражается в существовании двух фракций диапаузирующих личинок, различающихся по времени образования пупариев как при спонтанной, так и при индуцированной (повышением температуры) реактивации.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность А. Ааку (Anders Aak, Norwegian Institute of Public Health, Oslo, Norway) за предоставление живого материала, И. А. Белоусову (Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург—Пушкин) за его доставку в Санкт-Петербург и О. И. Спириной (ЗИН РАН) за помощь в проведении экспериментов.

Работа была осуществлена при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».



#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова Е. Б. Внутривидовая изменчивость реакций, контролирующих личиночную диапаузу у *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Энтомологический обзор. 1975. Т. 54, вып. 4. С. 720—736.
- Виноградова Е. Б. Мясная муха *Calliphora vicina* — модельный объект физиологических и экологических исследований. Л.: Наука, 1984. 272 с.
- Виноградова Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 214. С. 1—254.
- Виноградова Е. Б., Резник С. Я. Индукция личиночной диапаузы у синей мясной мухи *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) в естественных и в лабораторных условиях // Энтомологический обзор. 2013. Т. 92, вып. 2. С. 225—233.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 243 с.
- Несин А. П., Черныш С. И. Температурная регуляция наступления диапаузы у личинок *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1999. Вып. 2. С. 17—22.
- Саулич А. Х., Волкович Т. А. Экология фотопериодизма насекомых. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 275 с.
- Сугоняев Е. С. Системы адаптации наездников-хальцид (Hymenoptera, Chalcidoidea) к паразитированию на сосущих насекомых — ложнощитовках (Homoptera, Coccidae) в основных природно-климатических зонах Северного полушария // Энтомологический обзор. 2001. Т. 80, вып. 1. С. 8—39.
- Сугоняев Е. С., Войнович Н. Д. Реверсия видовой разнообразия хальцидоидных наездников (Hymenoptera, Chalcidoidea) — паразитов березовой ложнощитовки (*Eulecanium douglasi*) в Гипоарктике // Зоол. журн. 2001. Т. 80, вып. 6. С. 680—687.
- Сугоняев Е. С., Войнович Н. Д. Адаптации хальцидоидных наездников к паразитированию на ложнощитовках в условиях различных широт. М.: Товарищ. научн. изд. КМК, 2006. 264 с.
- Aak A., Birkenmoe T., Leinaas Y. P. Phenology and life history of the blowfly *Calliphora vicina* in stockfish production area // Entomol. Exp. Appl. 2011a. Vol. 139, N 1. P. 35—46.
- Aak A., Birkenmoe T., Knudsen G. K. Efficient mass trapping: catching the pest, *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae) of Norwegian stock fish production // J. Chem. Ecol. 2011b. Vol. 37, N 9. P. 924—931.
- Danks H. V. Seasonal adaptations in arctic insects // Integr. Comp. Biol. 2004. Vol. 44, N 2. P. 85—94.
- Danks H. V. The elements of seasonal adaptations in insects // Canad. Entomol. 2007. Vol. 139, N 1. P. 1—44.
- Saunders D. S., Steel C. G. H., Vafopoulou X., Lewis R. D. Insect Clocks. Amsterdam: Elsevier, 2002. 560 p.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. Seasonal Adaptations of Insects. New York: Oxford Univ. Press, 1986. 411 p.
- Vinogradova E. B., Zinovjeva K. B. Maternal induction of larval diapause in the blowfly *Calliphora vicina* // J. Ins. Physiol. 1972. Vol. 18, N 12. P. 2401—2409.
- Vinogradova E. B. Geographical variation and ecological control of diapause in flies / Taylor F., Karban R. (eds) // The Evolution of Insect Life Cycles. New York; Berlin: Springer, 1986. P. 35—47.

Зоологический институт РАН,  
Санкт-Петербург.  
E-mail: reznik1952@mail.ru

Поступила 15 XII 2014.

#### SUMMARY

Photothermal control of the rate of development and of the induction of the larval diapause in the arctic population of *Calliphora vicina* from Lofoten Islands (Northern Norway) was studied in laboratory conditions. In the tempera-

ture range from 8 to 23 °C, the rate of development of the studied population from egg to puparium stage can be well ( $r = 0.95$ ) approximated by linear regression. The sum of effective temperatures was about 160 degree-days with the lower development threshold of  $4.5 \pm 0.6$  °C. The maternal photoperiodic response induced the larval diapause in a significant fraction of individuals only when larvae developed at temperatures of 4–10 °C, relatively high proportion of diapausing larvae was recorded even in the progeny of females that were kept under long day conditions. The intensity of the larval diapause was very variable that was particularly manifested in the separation of the two fractions of diapausing larvae differing in the time of pupariation during both spontaneous and induced reactivation.