

СУЩЕСТВУЕТ ЛИ ОТБОР НА РИТУАЛИЗАЦИЮ: НОВАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ ДЕМОНСТРАТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПТИЦ

II. ПРОВЕРКА КОСВЕННЫХ СЛЕДСТВИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ОТРЯДА *PICIFORMES*)

В.С. Фридман

Whether is in nature selection by the ritualization: a new theoretical approach to the evolution of signals in birds. II. The verifying non-direct corollarities and general discussion (for example Piciform birds). - W.S. Friedmann. - *Berkut*. 5 (1). 1996. - Results of experimental approach to the field verifying these corollaries are discussed. 1) The signals form isn't corollary the motivation or its conflict, underlying the signals and elicited by stochastic rule. 2) The signals form isn't corollary from the key adaptation the species. 3) The ritualized demonstrations are releasers or emotive signals. 5) The pre-demonstrations form didn't consist the information about the future motivation, which underlay the future releasers. 6) The phylogenesis of releaser and emotive signals are a neutral stochastic evolution by M. Kimura. 7) The development of social function of releaser signal, which have adaptiveness, is real only on the way of progressive specialization the signals repertoire from one motivation. We can show this in including the releasers number of the homological motivations and in including the number of departments on the motivation scale. 8) True motivation releasers and ambivalence signals are adaptive similarly: the first part of releaser signals formed the social system during its arising, the second part of releaser signals supported the stability of social system in stable social conditions. Both part of signals arising during similar evolutionary processes. This results showed, that the ritualization theory is falsified and we must to establish a new theory of evolution of signalling. Some approaches to the establishing this alternative theory are discussed.

Key words: woodpecker, behaviour, ritualization, signal, demonstration, evolution.

В настоящем сообщении рассматриваются экспериментальные данные, относящиеся к косвенным, связанным с полевым материалом лишь через теорию эволюции коммуникации, следствиям, и обсуждается весь массив экспериментальных данных на соответствие их теории ритуализации.

Результаты проверки косвенных следствий теории

5. Сравнение филогенетических реконструкций по различным категориям признаков (проверка следствий 1, 4, 6, 8, 10)

Нами проведены три типа реконструкций филогении ряда видов монофилетической группы, объединяющей рода *Dendrocopos* и *Picoides*, для которых известны описания репертуаров, полученные нами или взятые из литературы. Получены филогенетические деревья трех типов: построенные по признакам сходства наборов коммуникативных сигналов, для которых установлена селективно-нейтральная эволюция их формы (Фридман, 1995б; рис., А), построенные по признакам сходства адаптивных релизеров (рис., Б), и построенные по признаку сходства остеологических индексов, отражающих степень развития специализации к долблению (рис., В). Прежде всего мы обратили внимание на почти полный изоморфизм деревьев В и Б и их резкое противоречие с деревом А. В то же время можно по ряду косвенных признаков (например, по сходству с построенными на иных основаниях филогениями, предложенными К.Н. Voouse (1947) и др.) утверждать, что дерево А отражает филогенетические (генеалогические) отношения, в то время

как остальные деревья, ввиду неучета закономерно наступающих в эволюции адаптивных морфоструктур параллелизмов (Раутиан, 1988), являются градистскими, отражающими ход не реального филогенеза, а ход псевдофилогенеза по отношению к специализации к кормовому долблению.

6. Доказательства отдельной эволюции формы и функции сигналов при анализе дестабилизационной изменчивости репертуаров изученных видов (проверка следствия 7)

Ситуация дестабилизации возникает при действии любого стрессорирующего фактора, который данная система оказывается не в состоянии купировать (Раутиан, 1988). Для изученных видов такая ситуация естественно возникает в результате присутствия при некотором взаимодействии (токовом или агрессивном) конспецифических особей, стремящихся исполнять те же типы активностей, что сильно дезорганизует взаимодействия и в случае секвенций образования пары приводит к их затягиванию и снижению репродуктивного успеха. Другим весьма распространенным типом дестабилизирующих взаимодействий являются взаимодействия при образовании смешанной пары и при токовании гибридных особей друг с другом (по этой ситуации данные, к сожалению, отсутствуют) и с конспецифическими особями (Фридман, 1993г). Нами проанализированы данные по всем упомянутым типам взаимодействий (из поведения гибридов проанализировано лишь поведение особей *D. major* x *D. syriacus*).

Результаты этой работы показали, что действительно во всех ситуациях дестабилизации формы

Появление сигналов других видов при ситуациях дестабилизации
Establishing of the signals of other species in destabilization situations

Вид Species	Номер вида (кодировку см. столбец 1) Species number (see the column 1)										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	X1	X2
1. <i>D. major</i>	+	*			+			+	+		*
2. <i>D. major</i> x <i>D. syriacus</i>		+	*		+			+	+		*
3. <i>D. syriacus</i>	+	*	+		+						*
4. <i>D. medius</i>	+	*	*	+	*			*	*		*
5. <i>D. minor</i>	*	*	*		+			+	+		*
6. <i>D. leucotos</i>	*	*	*		+	+			+		
7. <i>P. tridactilus</i>	*	*	*		*		+	+			
8. <i>D. kizuki</i>	*	*	*		*			+	*	+	*
9. <i>D. canicapillus</i>	*	*	*		*			+	+	+	*

Примечание: нумерация идет в убывающем ряду развитости демонстрации дупла; X1 — актуализация сигналов видов, сходных с более примитивными, нежели род *Dendrocopos*, родами семейства *Picidae*; X2 — демонстрации, не встречающиеся в описанных репертуарах видов семейства, + — появление сигналов при дестабилизации обычных и * — адаптивных релизеров.

Comments: numbering goes in the descending row of the development of the hollow demonstration; X1 — establishing of the signal with more ancestral, then *Dendrocopos* characters, generic characters and similar to the ancestral genera of *Picidae* family; X2 — the ritualized demonstrations, which are not observed from the species of *Picidae* family in normal conditions; + — established signals during destabilization of usually releasers and * — adaptive releasers.

селективно-нейтрально эволюирующих сигналов падает их стереотипность и появляются сигналы, в норме характерные для иных видов. Последний аспект отражен в таблице. Из нее видно, что во всех видах дестабилизации (дающих сходные результаты, поэтому данные по ним в таблице объединены) актуализируются сигналы только генеалогических предков на дереве, построенном нами на рис. 1А, никаких сигналов не родственных и тем более позднее дивергировавших и еще не появившихся видов не отмечается. За последние можно было бы счесть сигналы, появляющиеся у *D. kizuki* и *D. canicapillus*, не сходные с таковыми ни одного из видов рода, однако они крайне напоминают сигналы более примитивных родов семейства и, видимо, представляют собой сигналы предкового для рода *Dendrocopos* вида. В противоположность этому то, что актуализируется при дестабилизации адаптивных релизеров, представляет собой либо (см. табл.) профетические признаки — у каждого из видов появляются сигналы, не отмеченные у всех видов семейства, либо актуализируются сигналы лишь тех видов, которые менее продвинуты в псевдофилогенезе развития демонстрации дупла.

Интересны преобразования релизерного смысла сигналов при дестабилизации. Прежде всего обнаруживается, что различные релизеры имеют различную устойчивость к дестабилизации; максимально устойчивы дублирующие релизеры, эффективность

которых падает на постоянную величину — не более 30 % первоначальной, в то время как прочие релизеры теряют свою эффективность тем менее, чем выше была первоначальная эффективность. С этим хорошо согласуется тот факт, что положительный результат во взаимодействиях с дестабилизированными сигналами достигается почти исключительно за счет сигналов, оставшихся не дестабилизированными ($R\text{-squared} = 0,93$) и за счет эмоционального длительного нерелизерного общения птиц ($R\text{-squared} = 0,05$), но не за счет дестабилизированных сигналов.

Интересны изменения функции коммуникативных сигналов при дестабилизации. Здесь нужно отметить значительную трудность их изучения в дестабилизированном состоянии, поскольку связанные с ними деста-

билизированные сигналы релизерно не эффективны. Поэтому приходится реконструировать актуализирующиеся при дестабилизации мотивации, сравнивая контексты их появления с аналогичными у рецентных видов. В целом закономерности появления новых мотиваций при дестабилизации хорошо коррелируют с таковыми для адаптивных релизеров (индекс связи Чупрова = 0,762; $P < 0,05$), но совершенно не коррелируют для остальных сигналов (индекс связи Чупрова = 0,082; $P > 0,05$), то есть рекапитулируются (растормаживаются) сигналы не генеалогически предковых видов, а “предков” на дереве сходства мотивационных систем, практически идентичного дереву сходства адаптивных релизеров и также представляющему собой псевдофилогенез. При этом нарушается согласованность в рекапитуляции формы и функции коммуникативных сигналов: например, в поведении гибридов *D. major* x *D. syriacus* в контексте образования пары использованы не брачные, а дистантно-территориальные сигналы *D. minor*.

Обсуждение

1. Нейтралистский характер процессов, генерирующих распределение ЭДА по позам и сложность поз

Из полученных результатов видно, что в основе комбинаторики ЭДА, приводящей к формированию

индивидуальных сигналов, лежат стохастические процессы, причем характер связи между элементами в позе не зависит от того, насколько сложна и эффективна данная демонстрация, а распределение числа ЭДА в позе и сложности поз описывается кривой Виллиса.

Однако что может сдвигать распределение сложности формы сигналов в сторону от распределения Виллиса, характерного для стохастических цепных процессов с запретом на повтор (Жирмунский, Кузьмин, 1990)? В предыдущих теоретических построениях этологов, следствия из которых мы проверяем экспериментально, повышение сложности сигнала связано либо с повышающим сложность демонстрации естественным отбором, при принятии построений теории ритуализации, либо с наличием причинной связи между уровнем общего возбуждения и сложностью сигнала, в зависимости от выбора видом высоко- (В-) или низкоэмоциональной (А-) социальной стратегии (Панов, 1978; Иваницкий, 1981а). Соответствие же распределения сложности поз кривой Виллиса и отсутствие связи между сложностью позы и ее релизерной эффективностью, как и связи между сложностью позы и уровнем типичного для нее общего возбуждения, свидетельствует о том, что комбинаторика ЭДА в позы селективно-нейтральна и осуществляется в ходе стохастических процессов.

Однако данные J. Serpell (1989) и наша обработка их говорят о том, что стохастичность эволюции ритуализированных демонстраций значительно усиливается с сужением степени монофилии группы (Фридман, 1993в). Но, учитывая теорию видообразования как стохастического процесса (Skellam, 1951; Фридман, 1991б, 1993в), мы приходим к выводу, что форма ритуализированных демонстраций эволюционирует лишь под действием аккумуляции селективно-нейтральных инноваций; накопление этих инноваций запускается в момент образования данного изолированного пула генов, то есть биологического вида, поскольку в противном случае мы не можем рассчитывать на изолированное развитие и стохастический характер данного процесса (Кимура, 1985). Это противоречит теории ритуализации и требует введения представления о разделенности эволюционных событий, ведущих к изменению формы (как селективно-нейтральной морфоструктуры) и функции сигналов (как морфоструктуры адаптивной).

Однако хотя репертуар в целом и не обнаруживает зависимости сложности сигналов от уровня возбуждения, для специфической группы сигналов — эмоциональных — такая зависимость показана, что говорит о частичной применимости теории Е.Н. Панова (1978) об уровне возбуждения как генераторе возрастания сложности сигналов (как мы покажем ниже, такое свойство эмоциональных сигналов связано с их специфической функцией во

взаимодействиях — прерывая релизерную коммуникацию, осуществлять переход к иным типам социальной системы) и полной неприменимости положения теории ритуализации о роли отбора как фактора, способствующего возрастанию сложности сигнала, ни для релизерных, ни для эмоциональных сигналов. Примечательно, что среди множества сигналов репертуара можно выделить такие, степень сложности которых прямо коррелирует с их релизерной эффективностью: к их числу у пестрых дятлов относится только демонстрация партнеру дупла у всех видов и совместные демонстративные полеты у *D. leucotos*. Эти сигналы, как мы покажем ниже, соответствуют определению сигналов, отражающих умение особи осуществлять критическую адаптацию (Благосклонов, 1988, 1991), поскольку они наиболее ритуализированны и сложны, а также наиболее эффективны как релизеры у малодолбящих видов (*D. minor*, *D. kizuki*, *D. medius*, *D. canicapillus*). В этом случае такие сигналы (ниже они будут называться адаптивными релизерами) испытывают явное давление отбора на своей форме; характер этого вектора отбора вскрыт К.Н. Благосклоновым (1988, 1991) в полном соответствии с предсказаниями теории ритуализации (за исключением противоречащего последней вывода о том, что степень экстравагантности даже адаптивных релизеров не связана с их релизерной эффективностью), но не в соответствии с предсказаниями гипотезы Е.Н. Панова (1978). Таким образом, в составе репертуара выделяются три группы сигналов, форма которых в филогенетическом отношении зависит от трех различных процессов:

1. Релизерные сигналы, сложность формы которых зависит от постоянной (Кимура, 1985) скорости накопления селективно-нейтральных инноваций в ходе развития данной монофилетической генеалогической линии.

2. Эмоциональные сигналы, сложность формы которых зависит от уровня общего возбуждения в соответствии с концепцией неспецифического возбуждения (Панов, 1978).

3. Адаптивные релизеры, сложность и стереотипность формы которых зависит от силы давления отбора на умение данной особи осуществлять критическую (в силу затрудненности функционирования данной части окружающей среды) адаптацию в соответствии с предсказаниями теории ритуализации.

Анализ построенных по большинству релизерных и эмоциональных сигналов филогенетических деревьев обнаруживает противоречие с утверждением теории ритуализации о прогрессивном нарастании степени ритуализированности (т. е. сложности и стереотипности, см.: Moynihan, 1970; Baerends, 1975) в филогенезе видов, понимаемого как прогрессирующий адаптиогенез. Отсутствие такого нарастания прямо свидетельствует о двух законо-

мерностях филогенеза ритуализированных демонстраций.

1. Форма сигнала в своих эволюционных потенциях неадаптивна в том смысле, что любые несомненно адаптивные изменения функции сигнала не накладывают на ее развитие никаких ограничений.

2. Достигнутая в ходе развития данного вида путем накопления селективно-нейтральных инноваций сложность сигнала не удерживается в ходе дестабилизации, отделяющей одно видообразование от другого (Раутиан, 1988), то есть форма сигналов в процессе каждого перехода от вида к виду становится неритуализированной из-за отсутствия запоминания достигнутой степени ритуализации, что уверенно говорит о селективной нейтральности первой. Ниже мы покажем, что аналогичное обновление в ходе каждого видообразования относится не только к форме, но и к функции релизерных сигналов.

Однако анализ деревьев, построенных по адаптивным релизерам, показывает, что форма соответствующих сигналов зависит от положения вида на дереве. Это происходит в соответствии с предсказаниями теории ритуализации о прогрессивном росте ритуализированности демонстраций при адаптивном характере эволюции формы последних (Tinbergen, 1962, 1965; Moynihan, 1970; Baerends, 1975) и подтверждает наш вывод об адаптивном характере эволюции формы таких сигналов, соответствующем теории ритуализации. В свою очередь, учитывая два предыдущих вывода, это свидетельствует о том, что форма адаптивных релизеров не забывается в ходе дестабилизации, но накапливается в псевдофилогенезах (термин по: Воск, 1986), в ходе которых происходит прогрессивное углубление той адаптации, с осуществлением которой связана форма этих адаптивных релизеров.

2. Обсуждение связи стереотипности, сложности, релизерности и экстравагантности сигналов

Между релизерной эффективностью сигнала и степенью его стереотипности можно обнаружить три вида коррелятивной связи, отражающие (в свете положения о том, что все корреляционные системы организма есть продукт отбора, см. Шишкин, 1987) три различных направления действия последнего, характерные для трех установленных нами выше видов филогенетических процессов, манипулирующих с формой сигналов.

При этом нужно отметить, что для первых двух категорий сигналов не обнаружены функциональные ограничения формы, отмеченные для последней категории. Это хорошо подтверждается различиями в росте стереотипности по мере нарастания эффективности: хотя и по причине не большей эффективности адаптивные релизеры не более стерео-

типны, но рост стереотипности происходит круче, то есть здесь и только здесь обнаруживается воздействие отбора на форму сигналов. В то же время характерно, что воздействие отбора на стереотипность сигнала не менее эффективно и при отсутствии влияния отбора на его форму. Поскольку это давление отбора сопрягает релизерную эффективность сигнала с его стереотипностью, то естественен вывод, что такое давление отбора возникает в связи с потребностями более эффективной коммуникации в системе-социум. Горизонтальность же линии регрессии для преддемонстраций говорит об отсутствии такого давления отбора для них и о том, что сущность процесса, делающего сигнал стереотипным, заключается в отборе на повышение эффективности коммуникации. Примечательно, что этот отбор не делает сигнал более экстравагантным (горизонтальная линия регрессии), что противоречит представлениям теории ритуализации о связи в ходе последнего процесса релизерной эффективности, стереотипности и экстравагантности (демонстративности). Анализ филогенетических деревьев, построенных по обычным релизерным и эмоциональным сигналам говорит в пользу высказанного ранее положения, что стереотипность сигнала, равно как и сложность их формы, не запоминается и не накапливается в ходе эволюции. Таким образом, репертуар каждого вида в момент дестабилизации, предшествующей его образованию, составлен из изолированных ЭДА, по стереотипности приближающихся к преддемонстрациям. Естественно, что в силу наличия положительной связи между релизерной эффективностью сигнала и его стереотипностью первая в период дестабилизации также будет равна нулю, что является доказательством обновления репертуара обычных, не адаптивных релизеров в ходе каждого видообразования. Это позволяет ответить на вопрос, почему в процессе ритуализации не происходит постоянный рост числа релизеров: на нерешенности его классическими этологами справедливо указывает Е.Н. Панов (1978). В то же время адаптивные релизеры обнаруживают связь собственной стереотипности с положением вида на дереве развития адаптации к долблению, то есть в зависимости от последовательности псевдофилогенеза редукции адаптации к долблению, однако поскольку дерево на схеме В (Фридман, 1995б; рис.) отображает именно псевдофилогенез, то есть идеальный морфологический ряд, но не реальные генеалогические отношения, показанные на схеме А, то из этого можно сделать вывод о том, что набор адаптивных релизеров также обновляется в ходе дестабилизации, но при наличии жестких селективных ограничений на форму, сложность и функцию этих сигналов вновь образовавшийся вид генерирует их заново, в соответствии со своей специализацией, что создает впечатление эволюционной преемственности и непрерывности. Таким образом, наши данные подтверждают двоякий и раздельный

характер эволюции формы сигналов, с одной стороны, и их сложности, стереотипности и функциональной нагрузки — с другой: если первая происходит непрерывно с постоянной скоростью (см.: Фридман, 1991б), то вторая обновляется в ходе каждого видообразования, отбрасываясь назад до состояния преддемонстраций.

Эти факты позволяют нам постулировать двоякий характер процессов ритуализации, не раскрытый ранее этологами.

1. Ритуализация I как средство создания из преддемонстраций релизерных и эмоциональных сигналов, заключается в действии отбора на повышение эффективности коммуникации, создающего из преддемонстрации более стереотипный и более эффективный (но не более сложный и не меняющий своей формы) релизерный или эмоциональный сигнал.

2. Ритуализация II как процесс воздействия отбора на способность особи реализовывать критические адаптации воздействует также на преддемонстрацию, но видоизменяет в процессе повышения ее релизерной эффективности и форму этой демонстрации, подгоняя ее под требование сигнализации о способности вида осуществлять некоторую критическую адаптацию.

3. Факторы эволюции формы и функции коммуникативных сигналов; доказательства возникновения релизерного репертуара в каждом видообразовании заново

Из полученных результатов следует, что и амбивалентные, и прочие релизерные сигналы возникают в ходе одного процесса: это процесс создания социально означенной мотивации отбором для разрешения определенного типа социальных взаимодействий из одного или нескольких, в зависимости от требований ключевой адаптации вида, психологических состояний. Линейная зависимость эффективности сигнала от степени важности его мотивации в системе-социум говорит в пользу утверждения, что усложнение системы релизеров возможно лишь путем специализации функции: если релизер более адекватно отражает мотивацию, то спектр мотивационного градиента, в котором он появляется, сужается. В тех случаях, когда используются несколько психологических состояний для создания одной мотивации, неизбежным артефактом этого являются сигналы, отражающие конфликт психологических состояний (но не мотиваций!). Их невозможно использовать так же, как и сигналы, выражающие мотивацию в чистом виде, и отбором они направляются на удержание оппонента на месте, чтобы не прервать взаимодействие до его благоприятного разрешения. Естественно, что эти сигналы будут составлять меньшинство среди всех релизеров. В большинстве случаев отбор для создания мотиваций будет использовать 1–2 психологических состояния, но не более, поскольку при увеличении их числа

число амбивалентных сигналов будет расти как $n!$. Иметь же много амбивалентных сигналов не выгодно, поскольку в этом случае взаимодействие никогда не кончится, ведь основная передаваемая информация будет “оставаться на месте и продолжать взаимодействие”. Однако что это за процесс создания релизерных и амбивалентных сигналов? Если это процесс ритуализации, то тогда мы вправе отвергнуть идею конфликта мотиваций, поскольку из результатов нашего анализа мотивационного обеспечения релизерных сигналов получается, что мотивация всегда единственна в данном контексте, отражая не физиологическое побуждение птицы к действию, но ее стремление к поддержанию собственной социальной роли в социуме (это требует введения пригодного для этологов и отличного от физиологического (см.: Хайнд, 1975) понимания мотивации, что и осуществлено нами во втором сообщении). Таким образом, теория конфликта мотиваций основана на смешении значимых для функционирования системы-социум и вызываемых отбором как следствия ключевой адаптации вида мотиваций и значимых для функционирования системы-организм психологических состояний: последние превращаются в мотивации только в случае потребности в данном психологическом состоянии при формировании мотивации в системе-социум. Однако поскольку релизерная эффективность сигнала зависит, как показано выше, именно от положения на мотивационном градиенте, но не на градиенте могущих находиться в конфликте психологических состояний (что проявляется в том, что все сигналы данной мотивации могут быть выстроены в ряд в соответствии с положением на мотивационном градиенте, чего нельзя сделать для сигналов психологических состояний — см.: Фридман, 1995б и Baerends, 1975), то теория конфликта мотиваций не может быть использована в анализе процессов эволюции сигналов. Далее, поскольку система мотиваций является следствием ключевой адаптации вида, и именно от нее зависит релизерная эффективность сигнала, то понятно, что набор мотиваций полностью разрушается в момент видообразования и вновь создается вместе с ключевой адаптацией нового вида. Следовательно, релизерный репертуар вида каждый раз создается заново.

4. Роль амбивалентных сигналов и сигналов о мотивации в чистом виде, а также эмоциональных сигналов

Здесь мы рассмотрим утверждения теории конфликта мотиваций о способности при помощи только амбивалентных сигналов адекватного разрешения взаимодействий, например, территориальных конфликтов резидента и претендента (Baerends, 1975; Хайнд, 1975). Наши первоначальные данные сперва относились только к *D. major* (см.: Фридман, 1991а, 1992б), но впоследствии аналогичные материалы

были получены и по всем прочим видам, практикующим территориальность. Дело в том, что причина получения адекватного для сохранения системы-социум результата в виде постоянства положения границы участка резидента и недопущения возможности захвата его части претендентом объясняется принципиально различными факторами (по данным дисперсионного анализа) в зависимости от того, установлена или нет стабильная территориальная система в поселении. В первом случае 78,9–93,1 % времени взаимодействия занимают сигналы, амбивалентные в понимании классических этологов, то есть отражающие примерно равную силу участвующих в них психологических состояний, а 85–94 % взаимодействий сосредоточено в районе границы участка. Однако в этом случае причиной адекватного разрешения взаимодействия является не действие самих амбивалентных сигналов ($F = 1,42$; $P > 0,05$); наоборот, амбивалентные сигналы, отражая в согласии с мнением классических этологов тенденцию “оставаться на месте”, вызывают продолжение и затягивание взаимодействия ($F = 11,4$; $P < 0,01$; $R\text{-squared} = 0,76$). Единственной же причиной, вызывающей положительное в смысле подтверждения социальных ролей участников, разрешение взаимодействия (необходимое для поддержания устойчивости строгой территориальности, так как вероятность неподтверждения этих ролей положительно коррелирует со степенью ее неустойчивости, выраженной в часах, необходимых для ее смены, $r = 0,934$; $P < 0,001$) является стабилизированное положение границы участка в социальной системе, так что случайные отклонения перемещающихся коммуникантов относительно нее приводят к сдвигу неустойчивого равновесия в виде появления неамбивалентных релизеров, которые и разрешают взаимодействие ($R\text{-squared} = 0,81$; $F = 13,9$; $P < 0,01$). Таким образом, на исход социальных взаимодействий в стабильной социальной системе оказывает влияние не форма появляющихся при данном взаимодействии сигналов (она вызывает лишь затягивание взаимодействия, что также важно, поскольку структура стабильной социальной системы действует не сразу), но запомненный в структуре социума результат предшествующих взаимодействий, что позволяет достигать однозначного результата при широких вариациях набора сигналов. Это совпадает с данными по брачно-агрессивному поведению чаек (Tinbergen, 1959) и соответствует если не букве, то духу понятия “эмансипация” (классическое понимание термина см.: Vaerends, 1975). Легко видеть, что те модификации понятия конфликта мотиваций, которые мы произвели, хорошо согласуются с наличием в природе лишь эмансипации смысла сигнала в представленном выше понимании, в то время как классическое понимание подвергнуто вполне справедливой критике (Панов, 1978).

Совершенно иные причины обеспечивают поддержание устойчивости строгой территориальности

в том случае, если границы участков не определены и застabilизированы, что происходит всякий раз при вторжении мигрантов в поселение. В этом случае конфликт четко разделяется на два этапа, все параметры которых высокодостоверно различны ($t = 4,32$; $P < 0,001$). При этом второй этап представляет из себя описанные выше взаимодействия на границе, в то время как стабилизация их происходит в ходе первого этапа, в котором все взаимодействия протекают в фиксированных центрах социальной активности резидентов и на 91,6–95,2 % по времени состоят из сигналов, отражающих мотивацию в чистом виде. Именно их действие обеспечивает адекватное разрешение конфликта и мешает мигранту изгнать резидента с участка (данные о $R\text{-squared}$ см. выше, $F = 9,72$; $P < 0,01$), в то время как действие немногочисленных амбивалентных сигналов направлено исключительно, как и в предыдущем случае, на затягивание взаимодействия для того, чтобы было время проявиться действию релизерных сигналов. Таким образом, в наиболее важных для функционирования социальной системы процессах — процессах ее становления — теория конфликта мотиваций неприменима.

Эмоциональные сигналы нефункциональны, представляя из себя лишь шум в канале связи в стабильной социальной системе, но несут функцию способствования выбору направления стабилизации будущей социальной системы в нестабильной ситуации высокой частоты и неопределенности конфликтов.

5. Связь и взаимовлияние формы и функции коммуникативных сигналов

Линейная связь (разность квадрата коэффициента корреляции и квадрата корреляционного отношения недостоверна при $P = 0,118-0,126$) между значимостью какой-либо мотивации в окружающей среде птицы и числом представленных в ней релизеров, равно как и числом дублированных релизеров (релизеров, отражающих тот же участок мотивационного градиента, что и основной сигнал, но существенно менее эффективных и существенно более адаптированных к высокой частоте взаимодействий) прямо свидетельствует в пользу того факта, что любое усиление релизерной системы коммуникации может осуществляться только путем прогрессивной специализации релизерной системы, выражающейся в увеличении числа релизеров гипертрофирующегося аспекта системы-социум и сужение участка мотивационного градиента, приходящегося на 1 релизер, что позволяет адаптировать релизерную систему к более тонкому нюансированию информации при усложнении взаимодействий.

Наши данные подтверждают мнение, что форма всех сигналов, и релизерных в том числе, развивается за счет стохастического накопления инноваций — полученная картина скорости дивергенции сиг-

налов по мере дивергенции видов полностью изоморфна накоплению селективно-нейтральных инноваций в белках и ДНК, описанному М. Кимурой (1985). Как и в работе М. Кимуры, чем больше адаптивных требований к форме некоторой морфоструктуры и чем они сильнее, тем медленнее происходит накопление инноваций. В соответствии с этим, форма релизерных сигналов имеет наиболее низкую, а эмоциональных — наиболее высокую скорость эволюирования. Условием сохранения чисто стохастического режима эволюирования является наличие в мутационном спектре данного фена лишь селективно-нейтральных или селективно-нейтральных и летальных изменений (в последнем случае скорость эволюции падает, но линейный характер зависимости накопления новизны от времени дивергенции сохраняется) (Ратнер, 1993); это условие соблюдается лишь при независимости конструкции формы сигнала от его функции при неизменности плана строения надтаксона. Следовательно, эволюция формы ритуализированных демонстраций имеет селективно-нейтральный характер (исключение, как мы показали выше, составляют адаптивные релизеры).

Обнаружена линейная связь между значимостью какой-либо мотивации в окружающей среде птицы и числом представленных в ней релизеров, равно как и числом дублированных релизеров (релизеров, отражающих тот же участок мотивационного градиента, что и основной сигнал, но существенно менее эффективных и существенно более адаптированных к высокой частоте взаимодействий) прямо свидетельствует в пользу того факта, что любое усиление релизерной системы коммуникации может осуществляться только путем прогрессивной специализации релизерной системы, выражающейся в увеличении числа релизеров гипертрофирующегося аспекта системы-социум и сужение участка мотивационного градиента, приходящегося на 1 релизер, что позволяет адаптировать релизерную систему к более тонкому нюансированию информации при усложнении взаимодействий. Причиной возможности для релизеров только такого аддитивного пути специализации является линейно-аддитивный характер их действия (Фридман, 1993б), при котором релизер тем эффективнее, чем однозначнее его семантический смысл, так что для кодирования некоторого нового смысла приходится вводить новый релизер.

Таким образом, все это указывает на тот факт, что релизерная система коммуникации может развиваться только по пути прогрессивной специализации, выражающейся в увеличении числа релизеров, увеличении степени подробленности мотивационного градиента и сопряженности места сигнала на этом градиенте и его релизерного действия. В соответствии с селективно-нейтральным характером эволюции формы релизерных и эмоциональных сигналов возможность только развития по пути про-

грессивной специализации их функции хорошо аргументирует в пользу отдельных закономерностей эволюции формы и функции сигналов, поскольку основными закономерностями нейтральной эволюции являются постоянная скорость и автономное изменение каждого отдельного признака во времени (Кимура, 1985), в то время как для специализационного модуса адаптивной эволюции характерно развитие в тупик специализации, выходом из которого является дестабилизация (Раутиан, 1988; конкретные особенности тупика специализации релизерной системы см.: Фридман, 1993б), и, следовательно, скачкообразный характер развития, совпадающий по времени с видообразованием.

Таким образом, можно считать твердо установленными такие закономерности эволюции обычных релизерных и эмоциональных сигналов.

1. Эволюция формы сигналов происходит селективно-нейтральным образом, накапливая инновации с постоянной скоростью, в следствии чего репертуар таких сигналов каждого из видов представляет из себя случайную выборку из сигналов рода; эволюция формы и функции сигналов раздельна.

2. Эволюция релизерной или эмоциональной функции коммуникативных сигналов представляет из себя прогрессивную специализацию аддитивного характера (ее признаки см. выше), протекающую в короткий период стабилизации социальной системы вида, после чего, в период стазиса вида, эта функция неизменна.

3. В периоды видообразования происходит исчезновение всех релизерных сигналов, что вызывается противоречием, приводящим к крушению ключевой адаптации старого вида (Раутиан, 1988): все сигналы переходят в разряд преддемонстраций и с возникновением нового вида процесс их ритуализации начинается заново, в то время как изменения формы сигналов проходят через период дестабилизации невредимыми.

Характер закономерностей эволюции адаптивных релизеров выглядит иным и сходным с предлагаемым классическими этологами (Moynihan, 1970; Baerends, 1975) ходом процесса ритуализации. Прежде всего, эти сигналы представляют собой неслучайную выборку из репертуара рода вследствие наличия селективных ограничений на их форму (см. выше); кроме того, эти сигналы хотя и исчезают в период разделяющей виды (предковый и потомковый) дестабилизации, но при условии сохранения критической адаптации воссоздаются вновь, что приводит к накоплению их ритуализационных свойств — стереотипности, сложности, эффективности и экстравагантности — в соответствующих псевдофилогенезах. Адаптивные релизеры характеризуются сопряженной эволюцией формы и функции как в силу отмеченной положительной связи между эффективностью и стереотипностью сигнала, так и по причине характерной только для

этой категории сигналов положительной связи между сигнализацией формой сигнала о его функции и его релизерной эффективностью.

Такое различие в характере закономерностей эволюции различных категорий коммуникативных сигналов приводит нас еще к одной важной мысли: форма репертуара эволюирует не целостно, но каждый сигнал изменяется автономно, что легко доказывается отсутствием какого-либо сопряжения между сложностью сигналов в репертуаре: если бы она имела место, то это неизбежно сдвигало бы распределение сложности на схеме (Фридман, 1995б; рис). В то же время эволюция функции коммуникативных сигналов осуществляется целостно, ибо ни один из аспектов системы-социум не может противоречить логике ключевой адаптации вида. Однако поскольку форма и функция сигнала, будучи разделенными по характеру своей эволюционной трансформации, едины в каждом конкретном взаимодействии, необходимо создать гипотезу о механизмах возникновения такого сопряжения. Создание такой гипотезы обсуждается нами ниже, и здесь можно заметить лишь одно — это сопряжение должно возникать в ходе каждого видообразования заново.

6. Обсуждение результатов анализа филогенетических реконструкций по различным признакам

Различие деревьев, построенных по различным признакам, позволяет нам сделать следующие выводы.

1. Эволюция формы обычных релизерных и эмоциональных сигналов репертуара протекает без параллелизмов по набору сигналов в целом, что и позволяет нам адекватно отразить генеалогические отношения. Поскольку такой характер эволюции типичен для нейтральной эволюции (Кимура, 1985; Жарких, 1985), мы приходим к заключению о том, что эволюция формы сигналов представляет собой стохастическую аккумуляцию селективно-нейтральных инноваций.

2. Эволюция формы адаптивных релизеров характеризуется закономерно возникающими параллелизмами, вследствие чего форма адаптивных релизеров у видов характеризует их сходство по положению в псевдофилогенезе, но не генеалогическое родство. Такой характер эволюции типичен для адаптивных морфоструктур, развивающихся по принципу аристокенеза (Раутиан, 1988) и свидетельствует в пользу применимости концепции ритуализации для этой категории ситуаций.

Обнаруженное нами противоречие между деревом, построенным по форме демонстраций и деревом, построенным по сравнительно-морфологическим признакам, организованное таким образом, что ветви последнего дерева образуют уровни, независимо достигающиеся ветвями первого, обнаружено

также Прумом (Prum, 1990) при изучении мананинов (сем. *Pipridae*). Таким образом, это противоречие указывает на резко различный характер эволюции большинства сигналов, с одной стороны, и адаптивных релизеров — с другой.

7. Обсуждение результатов анализа дестабилизированных репертуаров

Напомним, что по предсказаниям теории ритуализации, объединенной с теорией эволюции адаптивных морфоструктур А.С. Раутиана (1988), в ситуациях дестабилизации должна расти изменчивость формы сигналов и одновременно актуализироваться вся родовая изменчивость, то есть должны появляться сигналы, в норме типичные для иных видов рода вне зависимости от степени их генеалогического родства, а также формы сигналов ныне еще не существующих видов. В то же время, если верна концепция селективно-нейтральной эволюции формы сигнала, то актуализироваться могут лишь сигналы предков на генеалогическом дереве, но не сигналы генеалогически неродственных видов. Частичные доказательства верности последней точки зрения приведены в нашей работе (Фридман, 1993г).

Неподчинение правилу дестабилизации А.С. Раутиана (1988) у большинства сигналов (см. таблицу) говорит о том, что у последних форма контролируется не требованиями адаптивности, а исключительно генеалогическим происхождением, что типично для нейтральной эволюции.

Данные по дестабилизации функции релизерных сигналов свидетельствуют в пользу гипотезы “типичной интенсивности”: релизерный сигнал способен адекватно работать только в том диапазоне эффективностей, к которому он адаптирован отбором, в противном случае его эффективность скачком падает.

Данные по дестабилизации признаков поведения хорошо согласуются с представлением об автономной эволюции различных элементов репертуара (поскольку и при дестабилизации демонстрации дупла появляется именно демонстрация дупла, а не что-нибудь иное) и с представлением о контроле формы адаптивных релизеров естественным отбором в соответствии с теорией ритуализации: поскольку при любой дестабилизации адаптивность морфоструктуры падает (Раутиан, 1988), то естественно, что при связи адаптивности с формой сигнала могут появляться лишь менее адаптивные, то есть обладающие более примитивной формой в смысле данного псевдофилогенеза, сигналы. Данные по устойчивости различных категорий релизеров к дестабилизации свидетельствуют (поскольку устойчивость любой структуры к дестабилизации создается отбором, см.: Раутиан, 1988) в пользу того, что отбор влияет лишь на повышение эффективности и стереотипности будущего релизера в ходе

эволюции, но никак не затрагивает его формы: если в ходе дестабилизации сигнал не сохраняет своей видоспецифической формы, то его эффективность сразу же падает до уровня случайного воздействия. Нарушение сопряженности между формой сигнала и его социальной функцией, в норме характерное как для данного вида, так и для вида, чьи сигналы рекапитулируются, приводит нас к выводу о раздельной эволюции формы и функции коммуникативных сигналов и к выводу о том, что согласованность между образующейся под действием стабилизирующего систему-социум отбора и его формой создаются для каждого вида заново. Примечательно, что подобное явление не обнаружено для адаптивных релизеров, представленных демонстрацией дупла — в этом случае рекапитулирующийся сигнал используется только в контексте демонстрации дупла, что свидетельствует о сопряженной адаптивной эволюции формы и функции этих сигналов в процессе ритуализации и об отличиях от механизма эволюции большинства релизерных и эмоциональных сигналов.

8. Построение гипотезы о механизме сопряженности между обновляющейся в ходе каждого видообразования функцией сигнала и непрерывно эволюирующей формой

Выше была продемонстрирована необходимость построения гипотезы о природе сопряженности между создаваемой как следствие ключевой адаптации вида мотивацией и эволюирующей селективно-нейтральной формой обычного сигнала (релизерного или эмоционального). Отмечено также, что эта гипотеза с неизбежностью должна предполагать возникновение такого согласования в момент каждого видообразования *de novo*. Отметим, что ответ на релизерный сигнал неразрывно связан со сравнением знакового стимула на входе с перебором нервных моделей соответствующих ответов в мозгу и сравнением их как с ситуацией на входе, так и с психологическим состоянием птицы (Хайнд, 1975; Хаютин, Дмитриева, 1991). В свою очередь, это требует анатомической разнесенности генератора психологических состояний животного, под воздействием данной конкретной ключевой адаптации приобретающего значение генератора мотиваций, после отражения психологических состояний в работе в данной системе-социум, и генератора сигналов (демонстраций), поскольку в противном случае связь мотивации и демонстрации, ее представляющей, будет настолько неразрывной, что ее не удастся разрушить дестабилизацией, в то время как такое разрушение представляет из себя экспериментально зарегистрированный факт. И действительно, такая разнесенность обнаружена в исследованиях нейрофизиологов (Хайнд, 1975; Иваницкий, 1981б). Это является дополнительным подтверждением раздельности эволюции формы (генератора

демонстраций) и функции (генератора мотиваций) большинства релизерных и эмоциональных сигналов и примечательно, что теория ритуализации становится в тупик перед этими данными (Baerends, 1975), попытки же создать гипотезы *ad hoc*, объясняющие их и согласующиеся с теорией ритуализации, удовлетворительно объясняют эволюцию либо формы (Kruijt, 1964), либо функции (Nelson, 1965) коммуникативных сигналов, но никогда — обе вместе, что свидетельствует против положения теории ритуализации о сопряженной эволюции (коэволюции) формы и функции сигналов.

Но как тогда можно представить себе механизм возникновения сопряженности между формой и функцией сигнала в каждом видообразовании отдельно? При разнесенности генераторов демонстраций и психологических состояний такой процесс может заключаться только в установлении в ходе стабилизации каждого вида заново нервной связи между мотивацией и преддемонстрацией, причем тот факт, что репертуар каждого из видов представляет из себя случайную выборку из репертуара рода, говорит о том, что преддемонстрация под будущей релизер выбирается из набора преддемонстраций случайно. При этом мотивация представляет из себя продукт сложного процесса конструирования системы-социум на основании ключевой адаптации: ключевая адаптация задает подразделения окружающей среды вида, в соответствии с которыми конструируется идеальный план строения (архетип) системы-социум вида. Далее возникает давление отбора (поскольку это адаптивно) на воплощение строения социальной системы в системе-организм, что приводит к конструированию в мозгу животных из имеющихся психологических состояний мотивации, связывающих параметры системы-организм в виде психологических состояний и системы-социум в виде мотивации, что обеспечивает адекватную работу обеих систем. Примечательно, что в данной схеме возникновение релизеров данной мотивации происходит позже формирования самой мотивации: это подтверждается тем фактом, что в онтогенезе птиц (*Oenanthe finschi*, *D. major*) все мотивации появляются до появления в сформированном виде их сигнального обеспечения (Панов, 1978; Фридман, 1992). Естественно, что при разрушении старой ключевой адаптации в ходе новой дестабилизации старые релизерные связи будут разрываться как в силу ненужности релизерной коммуникации в этот момент, так и в силу того, что при непрерывном накоплении селективно-нейтральных инноваций форма релизера за время стаза вида изменится настолько, что уже не сможет служить переносчиком релизерной информации. Таким образом, мы приходим к теоретическому обоснованию положения фон Иксюля об уникальности окружающей среды каждого вида; примечательно, что эта уникальность гарантируется именно раздельной эволюцией формы и функции сигналов.

Завершая обсуждение экспериментальных данных, сформулируем сделанные на их основе выводы, которые необходимо учитывать при построении теории эволюции коммуникативных сигналов.

1. Форма сигнала не является отражением той мотивации либо конфликта мотиваций, о которых он сигнализирует, и выбирается случайно.

2. Форма сигнала не отражает ключевую адаптацию вида. Она не адаптивна и, как таковая, не подвергается воздействию стабилизирующего отбора, то эволюирует за счет аккумуляции селективно-нейтральных инноваций.

3. Ритуализированные демонстрации являются релизерными, то есть однозначно воздействующими на оппонента, сигналами. Релизерность неразрывно связана только со стереотипностью сигналов, которая достигается в результате отбора на повышение эффективности коммуникации.

5. Форма преддемонстрации сама по себе не несет никакой информации о той мотивации, которую она будет выражать, став релизером.

6. Эволюционные закономерности преобразования ритуализированных демонстраций представляют из себя нейтральную, стохастическую эволюцию. Степень сходства двух видов в наборах ритуализированных демонстраций определяется только их временем дивергенции.

7. Развитие адаптивно ценной функции релизерных сигналов осуществляется только по пути прогрессивной специализации, выражающейся в увеличении числа релизеров и в увеличении дробности подразделения соответствующих мотивационных градиентов.

ЛИТЕРАТУРА

Жарких А.А. (1985): Методы филогенетического анализа генов и белков. - Итоги науки и техники. Молекулярная биология. М.: ВИНТИ. 21: 157-183.

Жирмунский А.В., Кузьмин В.И. (1990): Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука. 1-220.

Иваницкий В.В. (1981а): О некоторых аспектах организации внутривидовых отношений у воробьиных птиц (*Passeriformes*). - Ж. общей биологии. 42 (5): 708-720.

Иваницкий В.В. (1981б): Коммуникация и поведение камени-плясуньи *Oenanthe isabellina* (*Turdidae*, *Aves*) в период спаривания. - Зоол. ж. 60 (8): 1212-1221.

Кимура М. (1985): Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир. 1-404.

Панов Е.Н. (1978): Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 1-304.

Ратнер В.А. (1993): Внешние и внутренние факторы и ограничения молекулярной эволюции. - Современ. проблемы теории эволюции. М.: Наука. 60-80.

Раутиан А.С. (1988): Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции. - Современ. палеонтология. М.: Недра. 2: 76-118, 356-371.

Фридман В.С. (1991а): Территориальное поведение большого пестрого дятла во внегнездовых поселениях высокой плотности. - Мат-лы X Всес. орнитол. конфер. Минск: Наука і техника. 1: 149-150.

Фридман В.С. (1991б): "Кризис" биологической концепции вида и таксономический статус гибридизирующих и гибридогенных форм. - Ж. общей биол. 52 (4): 475-487.

Фридман В.С. (1992): Онтогенез некоторых ритуализированных демонстраций большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*). - Ж. общей биол. 53 (4): 587-597.

Фридман В.С. (1993а): Коммуникация в агонистических взаимодействиях большого пестрого дятла. - Бюлл. МОИП. Сер. Биол. 98 (4): 35-61.

Фридман В.С. (1993б). Об эволюционном соотношении релизерной и нерелизерной коммуникации у птиц. - Ж. общей биол. 54 (5): 554-568.

Фридман В.С. (1993в): Согласованность дивергенции некоторых признаков и состоятельность биологической концепции вида у птиц. - Ж. общей биол. 54 (1): 81-95.

Фридман В.С. (1993г): Механизмы коммуникации в парах, образованных различными видами дятлов: действие эволюционных препятствий к скрещиванию. - Ж. общей биол. 54 (3): 294-310.

Фридман В.С. (1995а): Территориальное поведение большого пестрого дятла в поселениях высокой плотности: типы социальной структуры в осенне-зимний период и их смена. - Орнитология. М.: МГУ. 26: 3-12.

Фридман В.С. (1995б): Существует ли отбор на ритуализацию: новая теория эволюции демонстративного поведения птиц. I. Прямая эмпирическая проверка утверждений теории (на примере видов отряда *Piciformes*). - Беркут. 4 (1-2): 51-61.

Шишкин М.А. (1987): Индивидуальное развитие и эволюционная теория. - Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука. 76-123.

Хайнд Р. (1975): Поведение животных. М.: Мир. 1-750.

Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П. (1991): Организация раннего видоспецифического поведения. М.: Наука. 1-221.

Baerends G. (1975): An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the evolution of displays. - Function and Evolution in Behaviour. (Eds.: G. Baerends, C. Beer & A. Manning). Oxford: Clarendon Press. 187-227.

Blurton-Jones N. (1968): Observations and experiments on causation of threat displays in the Great Tit (*Parus major*). - Anim. Behav. Monogr. 1 (2): 1-150.

Bock W. (1986): The arboreal origin of avian flight. - The origin of birds and the evolution of flight. (Ed. K. Paludan). San Francisco: Calif. Acad. Sci. 57: 1-72.

Kruijt J. (1964): Ontogeny of social behaviour in Burmese Red Junglefowl (*Gallus g. spadiceus*). - Behaviour. 12: 1-174.

Lorenz K. (1975): The evolution of behaviour. - Animal Behaviour. (Eds.: T. Eisner & E. Wilson). San Francisco. 119-128.

Lorenz K. (1989): Vergleichende Verhaltensstudien. Wien-New York: Springer Verlag. 1-315.

Marler P. (1961): The logical analysis of animal communication. - J. Theor. Biol. 1: 295-317.

Moynihan M. (1970): Control, suppression, decay, disappearance and replacement of display. - J. Theor. Biol. 29, 1: 85-112.

Nelson K. (1965): After-effects of courtship in the male three-spined stickleback. - J. vergl. Physiol. 50: 569-597.

Prum R. (1990): Phylogenetic analysis of the evolution of display behaviour in the neotropical manakins (*Aves: Pipridae*). - Ethology. 84: 202-231.

Serpell J. (1989): Visual displays and taxonomic affinities in the parrot genus *Trichoglossus*. - Biol. J. of the Linn. Soc. 36: 195-211.

Skellam J. (1951): Phylogeny as a stochastic process. - Biometrics. 121 (7): 7-22.

Tinbergen N. (1959): Comparative study of the behaviour of gulls (*Laridae*): a progress report. - Behaviour. 15: 1-70.

Tinbergen N. (1962): The evolution of animal communication - a critical examination of methods. - Symp. Zool. Soc. Lond. 8: 1-6.

Tinbergen N. (1965): Behaviour and natural selection. - Ideas of modern biology. Proc. XVI Int. Zool. Congr. Washington. 521-542.

Voose K.H. (1947): The history on the distribution the species of Genus *Dendrocopos*. - Limosa. 20: 1-122.

Россия (Russia),
103009, г. Москва,
ул. Герцена, 6,
Зоомузей МГУ.
В.С. Фридман.