

Оригинальная статья

УДК 598.241.2:591.5

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-3-290-300>

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ (*GRUS GRUS*) И КРАСАВКИ (*ANTHROPOIDES VIRGO*) (GRUIDAE, AVES) В ПРЕДМИГРАЦИОННЫЙ ПЕРИОД

К. Д. Кондракова

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

Поступила в редакцию 19.05.2023 г., после доработки 22.06.2023 г., принята 24.06.2023 г., опубликована 22.09.2023 г.

Аннотация. Изучение поведения животных важно для понимания эволюции и экологии видов, а также для разработки стратегий и мер по сохранению редких видов. Исследование бюджета времени близкородственных видов позволяет выявить видоспецифические модели поведения. Проведен сравнительный анализ бюджета времени серого журавля (*Grus grus*) и красавки (*Anthropoides virgo*) на предмиграционных местах скоплениях, которые в этот период, как правило, кормятся на сельскохозяйственных полях. Выявлены видовые различия в стратегии кормодобывания. Красавки собирают корм, перемещаясь по полю, в то время как серые журавли кормятся, стоя на месте. Таким образом, серые журавли, традиционно использующие для кормежки поля, добывают корм менее энергозатратно, в сравнении с красавками, степным видом, который начал использовать агроландшафты после освоения целины с середини прошлого века. Серые журавли тратят на уход за оперением больше времени, чем красавки, а птенцы обоих видов тратят на эту активность меньше времени, чем взрослые особи. В целом птенцы меньше тратили времени на бдительность, чем взрослые особи, однако статистически значимых различий не обнаружено. Оба вида тратили на отдыих и другие активности наименьшее время.

Ключевые слова: бюджет времени, красавка, серый журавль, стратегия кормодобывания, суточная активность

Для цитирования. Кондракова К. Д. Сравнительный анализ поведения серого журавля (*Grus grus*) и красавки (*Anthropoides virgo*) (Gruidae, Aves) в предмиграционный период // Поволжский экологический журнал. 2023. № 3. С. 290 – 300. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-3-290-300>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адрес: Кондракова Кристина Дмитриевна: <https://orcid.org/0000-0002-1569-0708>, kondrakova92@gmail.com.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ

ВВЕДЕНИЕ

Сравнительный анализ поведения близкородственных видов в схожих биотопах позволяет выявить поведенческие модели, характерные для каждого вида (Krebs, Davies, 2009). Бюджет времени используют для изучения поведенческих аспектов животных (Alonso et al., 1984, 2004; Yang et al., 2006; Wan et al., 2016).

Места обитания, рацион питания и поведение большинства видов журавлей различаются в гнездовой и внегнездовой периоды (Johnsgard, 1983). Бюджет времени разных видов журавлей изучали, главным образом, на местах зимовок (Alonso, Alonso, 1993; Aviles, 2003; Li Z. et al., 2013; Li C. et al., 2015), в то время как предмиграционному периоду уделено недостаточно внимания, хотя он является важным этапом годового цикла, от которого зависит успех миграции (Lindström, Piersma 1993; Schaub et al., 2008; Wellicome et al., 2014). Немногочисленные исследования, проведенные в этот период, не содержат сравнительного анализа между видами (Кондракова, 2021; Zhang et al., 2020).

В данной работе приведено сравнение поведения в предмиграционный период двух видов с разной экологией гнездования – серого журавля (*Grus grus* Linneaus, 1758) и красавки (*Anthropoides virgo* Linneaus, 1778). В европейской части России серый журавль в основном гнездится в заболоченных лесных массивах (Маркин, 2013), в том время как красавка предпочитает открытые пространства – степь и полупустыни, а в последние десятилетия, в связи с трансформацией естественных местообитаний, и агроландшафты (Ильяшенко, 2019). В предмиграционный период оба вида ведут сходный образ жизни, образуя скопления и используя для кормежки сельскохозяйственные поля (Маркин, 2013; Johnsgard, 1983).

Цель исследования – выявить различия в поведении двух видов журавлей, использующих для кормежки сельскохозяйственные поля на традиционных местах скоплений в предмиграционный период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Наблюдения за серыми журавлями проводили в Рязанской области (54.6949° с.ш., 40.8659° в.д.) с 15 августа по 5 октября в 2020 и 2021 гг. (18 дней) и за красавками в долине Маныча (46.5010° с.ш., 43.3214° в.д.) с 6 по 15 августа 2021 г. (8 дней) на местах кормежки на убранных зерновых полях.

Бюджет времени определяли в светлое время суток. В каждой стае выбирали особь, за которой наблюдали в среднем около 10 мин в зрительную трубу SV28 20-60×80 (SVBONY, Китай) и регистрировали каждый тип активности на диктофон (androид приложение для смартфона Poco F1) с точностью до секунды. Время, затраченное на каждую активность, переводили в долю от общего времени наблюдения.

Бюджет времени определяли для взрослых и неполовозрелых особей, которые в природе визуально практически не отличимы, и для птенцов (Johnsgard, 1983). Всего в анализ включены данные о 46 взрослых (413.2 мин) и 40 птенцах (396.3 мин) серых журавлей и 29 взрослых (307.1 мин) и 11 птенцах (114.4 мин) красавок.

Выделили следующие типы активностей: «кормежка без перемещения», «кормежка при ходьбе», «уход за оперением», «бдительность», «отдых» и «другие

активности». Во время «кормежки при ходьбе» журавли перемещались и собирали корм с земли или растительности, или ловили летающих насекомых. «Кормежки без перемещения» – действие, когда журавли собирали корм или ковыряли почву, стоя на месте. «Уход за оперением» включал очесывание перьев, обтирание головы о туловище, почесывание ногой головы и шеи, чистка клюва ногой. «Бдительность» определяли как продолжительное положение с вытянутой вверх шеей и поднятой головой или кратковременные оглядывания во время других активностей. «Отдых» включал сидение на цевках, лежание, спокойную позу птицы, стоящей на одной или двух ногах. Ходьба без кормежки, танцы, бег, короткие перелеты в пределах поля, потягивание, взаимодействия с другими особями включили в категорию «другие активности».

Построена обобщенная линейная модель (GLM) с отрицательным биномиальным распределением (family=negative.binomial) с помощью пакета lme4 (Bates et al., 2016) в программе R версии 3.6.3 (R Core Team, 2020). В качестве зависимой переменной выбрана доля времени, затраченная на определенную активность, независимые переменные – комбинация активности, возраста и вида особи. Проверку качества модели проводили с помощью функции dredge пакета “MuMIn” (Barton, 2016) по скорректированному критерию Акаике с поправкой на малые выборки (AICc) (Anderson et al., 1994), лучшими моделями считали те, в которых дельта Акаике (ΔAIC_c) меньше или равна двум. Для выявления возрастных и видовых различий каждой активности использовали Тьюки Пост-хок тест (РНТ), построенный на основе исходной модели, с помощью пакета lsmeans в программе R (Lenth, Lenth, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кормежка. В результате анализа получены три лучшие модели ($\Delta AIC_c \leq 2$), которые содержали все три выбранные нами фактора. Сумма их веса составила 0.9 (табл. 1).

Таблица 1. Результаты оценки лучших моделей
Table 1. Results of the best models estimate

Номер модели / Model number	Интерцепт / Intercept	Тип активности / Activity type	Возраст / Age	Вид (красавка, серый журавль) / Species (Demoiselle crane, Common crane)	AIC _c	ΔAIC_c	Вес / Weight
2	-1.4	+	–	–	667.5	0.0	0.5
4	-1.4	+	+	–	669.5	2.0	0.2
6	-1.4	+	–	+	660.5	2.0	0.2

Доля времени, которую красавки тратили на «кормежку при ходьбе», была наибольшей, но незначительно отличалась от времени, которое они тратили на «кормежку без перемещения» (взрослые: РНТ = 0.20, $p = 0.99$; птенцы: РНТ = 0.18, $p = 0.99$) (табл. 2). Серые журавли тратили больше времени на «кормежку без пе-

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ

ремещения», чем на «кормежку при ходьбе» (взрослые: РНТ = -0.82, $p < 0.05$; птенцы: РНТ = -0.85, $p < 0.05$) (см. табл. 2).

Таблица 2. Средние значения (медиана ± 25 – 75%) доли времени, затрачиваемой на разные активности красавками и серыми журавлями разного возраста

Table 2. Mean values (median ± 25 –75%) of the proportion of time spent on various activities by Demoiselle and Common cranes of different ages

Тип активности / Activity type	Красавка / Demoiselle crane		Серый журавль / Common crane	
	Взрослые / Adult	Птенцы / Juvenile	Взрослые / Adult	Птенцы / Juvenile
Кормежка без перемещения / Feeding without moving	0.24 \pm 0.12–0.37	0.27 \pm 0.17–0.38	0.35 \pm 0–0.65	0.53 \pm 0.24–0.77
Кормежка при ходьбе / Feeding with moving	0.30 \pm 0.13–0.54	0.40 \pm 0.21–0.50	0.07 \pm 0–0.25	0.12 \pm 0.05–0.36
Уход за оперением / Preening	0.03 \pm 0–0.11	0.01 \pm 0.01–0.04	0.07 \pm 0.02–0.43	0.03 \pm 0.01–0.13
Бдительность / Vigilance	0.19 \pm 0.13–0.30	0.16 \pm 0.14–0.23	0.11 \pm 0.06–0.28	0.07 \pm 0.04–0.13
Отдых / Rest	0 \pm 0–0.01	0 \pm 0–0.02	0 \pm 0–0	0 \pm 0–0.01
Другие активности / Other activities	0 \pm 0–0.01	0.03 \pm 0.01–0.03	0.02 \pm 0–0.04	0.01 \pm 0–0.03

Доля времени, затрачиваемая на «кормежку при ходьбе», птенцами красавки больше, чем взрослыми (РНТ = -0.92, $p < 0.05$) и птенцами (РНТ = -0.68, $p < 0.05$) серых журавлей (рис. 1). Взрослые красавки тратили на эту активность больше времени, чем взрослые серые журавли (РНТ = -0.68, $p < 0.05$) (см. рис. 1).

Доля времени, которую взрослые красавки тратили на «кормежку без перемещения», меньше, чем доля времени, которую птенцы серых журавлей затрачивали на эту активность (РНТ = -0.62, $p < 0.05$) (рис. 2).

Уход за оперением. Доля времени, затрачиваемая на «уход за оперением» взрослыми красавками, больше, чем их птенцами (РНТ = 0.77, $p < 0.05$). Птенцы красавок тратят на эту активность меньше времени, чем птенцы серых журавлей (РНТ = 0.65, $p < 0.05$) (рис. 3). Взрослые красавки (РНТ = 0.65, $p < 0.05$), их птенцы (РНТ = 1.42, $p < 0.05$) и птенцы серых журавлей (РНТ = 0.77, $p < 0.05$) тратят меньше времени на «уход за оперением», чем взрослые серые журавли (см. рис. 3).

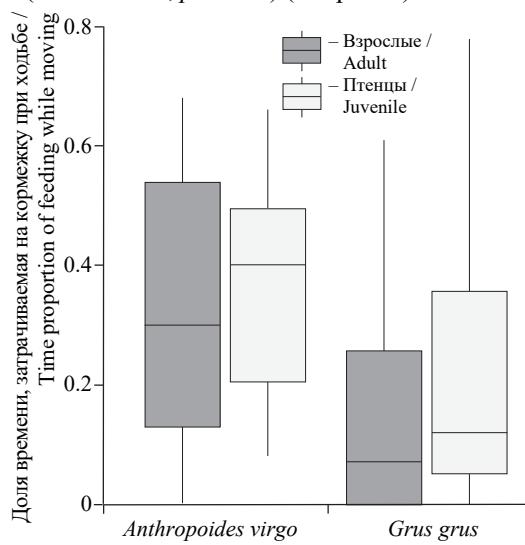


Рис. 1. Доля времени, затрачиваемая красавками и серыми журавлями на «кормежку при ходьбе»

Fig. 1. Proportion of time spent by Demoiselle and Common cranes on “feeding with moving”

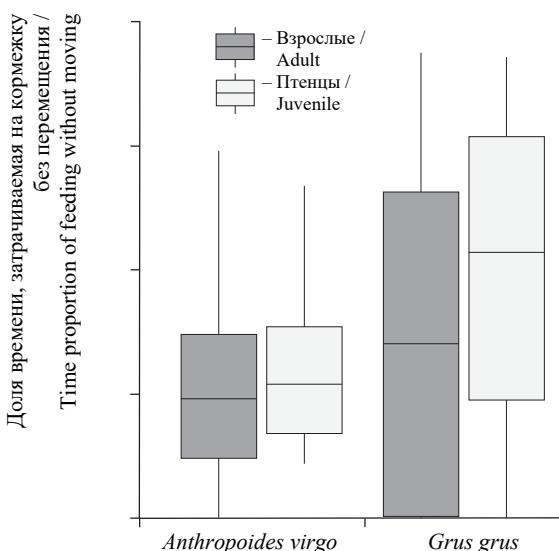


Рис. 2. Доля времени, затрачиваемая красавками и серыми журавлями на «кормежку без перемещения»
Fig. 2. Proportion of time spent by Demoiselle and Common cranes on “feeding without moving”

Бдительность. Доля времени, затрачиваемая красавками на «бдительность», больше, чем серыми журавлями (см. табл. 2), однако статистически значимых различий не обнаружено. Среднее значение доли времени, затрачиваемой на «бдительность» птенцами обоих видов, меньше, чем взрослыми (см. табл. 2), хотя статистически не подтверждено.

«Отдых» и «другие активности». Оба вида журавлей тратили на «отдых» и «другие активности» наименьшее время (см. табл. 2). Однако птенцы тратили на эти активности незначительно больше времени, чем взрослые (см. табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты сравнительного анализа показали, что в предмиграционный период наибольшие видовые и возрастные различия у серых журавлей и красавок существуют во времени, затрачиваемом на обе кормовые активности в сходных местообитаниях. Взрослые серые журавли тратили меньше времени на «кормежку при ходьбе», чем взрослые и птенцы красавки. Кроме этого, доля времени, затрачиваемая на эту активность птенцами серых журавлей, меньше, чем птенцами красавок. Таким образом, серые журавли в основном собирают зерно, стоя на месте, и мало перемещаются по полю во время кормежки, тогда как красавки кормятся во время ходьбы. Вероятно, такие различия связаны с тем, что красавка изначально обитатель степных и полупустынных биотопов (Ильяшенко, 2019; Johnsgard, 1983), где они предпочитают добывать преимущественно насекомых, в том числе летающих, во время ходьбы. Кроме этого, доля времени, затрачиваемая на активность «кормежка при ходьбе» птенцами серых журавлей, сходна с взрослыми красавками. Это может быть связано с тем, что птенцы серых журавлей в этот период начинают использовать незнакомые им местообитания и корм, отличающиеся от таковых в местах их рождения (Маркин, 2013; Johnsgard, 1983), в то время как красавки с самого рождения обитают в открытых пространствах (Johnsgard, 1983).

Выявлены видовые и возрастные различия в доле времени, затрачиваемой на «ход за оперением». Птенцы обоих видов тратили на эту активность меньше врем-

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ

мени, чем взрослые. Сходные результаты получены на местах зимовки серых журавлей в Испании (Alonso, Alonso, 1993). Наибольшая доля времени, затрачиваемая на «уход за оперением», выявлена у взрослых серых журавлей, наименьшая – у птенцов красавок. Птенцы серых журавлей больше времени тратят на «уход за оперением», чем птенцы красавок. Обилие пуха и пуховых перьев у взрослых красавок почти в два раза меньше, чем у взрослых серых журавлей (личное сообщение В. Ю. Ильяшенко), что указывает на то, что серым журавлям нужно больше времени на уход за оперением.

Не обнаружены видовые различия во времени, затрачиваемом на «бдительность», «отдых» и «другие активности». Однако доля времени, затрачиваемая на «бдительность» птенцами, была статистически незначимо меньше, чем у взрослых, что связано с недостаточно большой выборкой. В предыдущих работах достоверные возрастные различия во времени, затраченном на эту активность, обнаружены у разных видов журавлей на зимовках (Tacha, 1988; Aviles, 2003; Wang et al., 2009), а у серого журавля и на предмиграционных скоплениях (Кондракова, 2021).

Не выявлены статистически значимые различия доли времени, затрачиваемой на «отдых» и «другие активности», как и в исследовании на местах зимовок (Li et al., 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Серый журавль, традиционно использующий для кормежки сельскохозяйственные поля, более эффективно и менее энергозатратно добывает корм на таких территориях, чем степной вид красавка, который начал использовать агроландшафты бывшей целины только с середины прошлого века (Ильяшенко, 2019).

Птенцам серых журавлей, живущим первые месяцы жизни в лесах с болотистой местностью, требуется время, чтобы развить поведенческие навыки, необходимые для эффективного использования сельскохозяйственных полей в предмиграционный период.

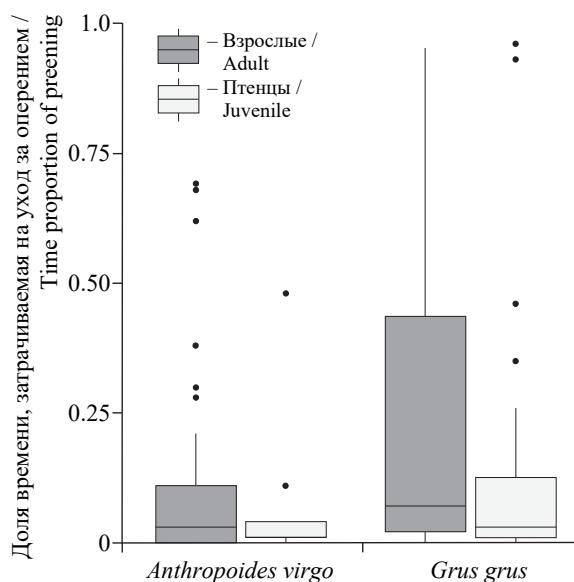


Рис. 3. Доля времени, затрачиваемая красавками и серыми журавлями на «уход за оперением»

Fig. 3. Proportion of time spent by Demoiselle and Common cranes on “preening”

Выражаю благодарность сотрудникам Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН В. Ю. Ильяшенко и Е. И. Ильяшенко за помощь в выполнении полевых работ и редактировании рукописи. Благодарна доценту кафедры зоологии и экологии Московского педагогического государственного университета А. В. Шарикову за помощь в статистической обработке данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильяшенко Е. И. Влияние изменений в агроландшафтах на распределение и численность красавки (*Anthropoides virgo* Linnaeus, 1758) (Gruidae, Aves) в гнездовой части ареала с середины XX века // Поволжский экологический журнал. 2019. № 2. С. 222 – 236. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-2-222-236>

Кондракова К. Д. Материалы по бюджету времени серых журавлей в летне-осенний период, Рязанская область, Россия // Журавли Евразии (распространение, биология). 2021. № 6. С. 439 – 454.

Маркин Ю. М. Серый журавль в европейской части России. Рязань: Голос губернии, 2013. 118 с.

Anderson D. R., Burnham K. P., White G. C. AIC model selection in overdispersed capture-recapture data // Ecology. 1994. Vol. 75, iss. 6. P. 1780 – 1793.

Alonso J. A., Alonso J. C. Age-related differences in time budgets and parental care in wintering common cranes // The Auk. 1993. Vol. 110, iss. 1. P. 78 – 88.

Alonso J. C., Veiga J. P., Alonso J. A. Familienauflösung und Abzug aus dem Winterquartier beim Kranich *Grus grus* // Journal für Ornithologie. 1984. Bd. 125, № 1. S. 69 – 74.

Alonso J. C., Bautista L. M., Alonso J. A. Family-based territoriality vs flocking in wintering common cranes *Grus grus* // Journal of Avian Biology. 2004. Vol. 35, iss. 5. P. 434 – 444. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03290.x>

Avilés J. M. Time budget and habitat use of the Common crane wintering in dehesas of southwestern Spain // Canadian Journal of Zoology. 2003. Vol. 81, iss. 7. P. 1233 – 1238. <https://doi.org/10.1139/z03-105>

Barton K. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6 // The Comprehensive R Archive Network. 2016. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn> (accessed May 10, 2023).

Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S., Haubo Bojesen Christensen R., Singmann H., Dai B., Grothendieck G., Green P. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1–12edn // The Comprehensive R Archive Network. 2016. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html> (accessed May 10, 2023).

Johnsgard P. A. Cranes of the World. Bloomington: Indiana University Press, 1983. 278 p.

Krebs J. R., Davies N. B. The Evolution of Behavioural Ecology // Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Boston: Blackwell Scientific Publications, 2009. P. 3 – 12.

Lenth R., Lenth M. R. Package “lsmeans” // The American Statistician. 2018. Vol. 34, iss. 4. P. 216 – 221.

Lindström A., Piersma T. Mass changes in migrating birds: The evidence for fat and protein storage re-examined // Ibis. 1993. Vol. 135, iss. 1. P. 70 – 78.

Li Z., Wang Z., Ge C. Time budgets of wintering Red-Crowned cranes: Effects of habitat, age and family size // Wetlands. 2013. Vol. 33, iss. 2. P. 227 – 232. <https://doi.org/10.1007/s13157-012-0371-z>

Li C., Zhou L., Xu L., Zhao N., Beauchamp G. Vigilance and activity time-budget adjustments of wintering hooded cranes, *Grus monacha*, in human-dominated foraging habitats // PLoS One. 2015. Vol. 10, iss. 3. Article number e0118928.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing // The Comprehensive R Archive Network. 2020. Available at: <http://www.cran.r-project.org/> (accessed May 10, 2023).

Schaub M., Jenni L., Bairlein F. Fuel stores, fuel accumulation, and the decision to depart from a migration stopover site // Behavioral Ecology. 2008. Vol. 19, iss. 3. P. 657 – 666. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn023>

Tacha T. C. Social organization of sandhill cranes from midcontinental North America // Wildlife Monographs. 1988. № 99. P. 3 – 37. <https://www.jstor.org/stable/3830635>

Wang K., Yang X., Zhao J., Yu H., Min L. Relations of daily activity patterns to age and flock of wintering Black-necked crane (*Grus nigricollis*) at Napa Lake, Shangri-La in Yunnan // Zoological Research. 2009. Vol. 30, iss. 1. P. 74 – 82. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1141.2009.01074>

Wan W., Zhou L., Song Y. Shifts in foraging behavior of wintering Hooded cranes (*Grus monacha*) in three different habitats at Shengjin Lake, China // Avian Research. 2016. Vol. 7, iss. 1. Article number 13. <https://doi.org/10.1186/s40657-016-0047-0>

Wellcome T. I., Fisher R. J., Poulin R. G., Todd L. D., Bayne E. M., Flockhart D. T., Schmutz J. K., Smet K. D., James P. C. Apparent survival of adult Burrowing Owls that breed in Canada is influenced by weather during migration and on their wintering grounds // The Condor. 2014. Vol. 116, iss. 3. P. 446 – 458. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-13-161.1>

Yang Y. A. N. G., Wen-Hua C. H. E. N., Wang-Gao J. I. A. N. G., Shi-Jian Y. A. N. G. Effects of group size on vigilance behavior of wintering common cranes *Grus grus* // Zoological Research. 2006. Vol. 27, iss. 4. P. 357 – 362.

Zhang T., Xu F., Ma M., Ding P. Autumn time budget and diurnal rhythm of Black-necked crane // Pakistan Journal of Zoology. 2020. Vol. 52, iss. 6. P. 2405 – 2408. <https://dx.doi.org/10.17582/journal.pjz/20180201160218>

К. Д. Кондракова

Original Article

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-3-290-300>

Comparative analysis of the behavior of the Common crane (*Grus grus*) and Demoiselle crane (*Anthropoides virgo*) (Gruidae, Aves) during their pre-migration period

K. D. Kondrakova

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Prospekt, Moscow 119071, Russia

Received: May 19, 2023 / revised: June 22, 2023 / accepted: June 24, 2023 / published: September 22, 2023

Abstract. Studying of animal behavior is important to understand the evolution and ecology of species, as well as to develop strategies and measures to conserve rare species. Investigating the time budget of closely related species allows detecting species-specific patterns of behavior. A comparative analysis of the time budget of the Common crane (*Grus grus*) and Demoiselle crane (*Anthropoides virgo*) in their pre-migration period, during which they as a rule feed in agricultural fields, was carried out. Species differences in the foraging strategies were revealed. Demoiselle cranes forage while moving across the field while Common cranes forage while standing still. Thus, Common cranes, which traditionally use fields to feed, forage less energy-intensely than Demoiselle cranes that are a steppe species and began to use agricultural landscapes after virgin lands since the middle of the last century. Common cranes spent more time preening than Demoiselle cranes, and juveniles of both species spend less time to this activity than adults but no statistically significant differences were found. Both species spent the least time to rest and other activities.

Keywords: time budget, Demoiselle crane, Common crane, foraging strategy, daily activity

For citation: Kondrakova K. D. Comparative analysis of the behavior of the Common crane (*Grus grus*) and Demoiselle crane (*Anthropoides virgo*) (Gruidae, Aves) during their pre-migration period. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 3, pp. 290–300 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-3-290-300>

REFERENCES

- Ilyashenko E. I. Influence of changes in agricultural landscapes on the distribution and number of the Demoiselle crane (*Anthropoides virgo* Linnaeus, 1758) (Gruidae, Aves) in its breeding area since the middle of the 20th century. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2019, no. 2, pp. 222–236 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-2-222-236>
- Kondrakova K. D. Materials on the Eurasian crane time budget during the summer-autumn period in the Ryazan region, Russia. *Cranes of Eurasia (Distribution, Biology)*, 2021, no. 6, pp. 439–454 (in Russian).
- Markin Yu. M. *Seryi zhuravl' v evropeiskoi chasti Rossii* [The Eurasian Crane in the European part of Russia]. Ryazan, Golos gubernii Publ., 2013. 118 p. (in Russian).

✉ Corresponding author. Laboratory of Biodiversity Conservation and Use of Bioresources, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail address: Kristina D. Kondrakova: <https://orcid.org/0000-0002-1569-0708>, kondrakova92@gmail.com.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ СЕРОГО ЖУРАВЛЯ

- Anderson D. R., Burnham K. P., White G. C. AIC model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology*, 1994, vol. 75, iss. 6, pp. 1780–1793.
- Alonso J. A., Alonso J. C. Age-related differences in time budgets and parental care in wintering common cranes. *The Auk*, 1993, vol. 110, iss. 1, pp. 78–88.
- Alonso J. C., Veiga J. P., Alonso J. A. Familienauflösung und Abzug aus dem Winterquartier beim Kranich *Grus grus*. *Journal für Ornithologie*, 1984, Bd. 125, no. 1, S. 69–74.
- Alonso J. C., Bautista L. M., Alonso J. A. Family-based territoriality vs flocking in wintering common cranes *Grus grus*. *Journal of Avian Biology*, 2004, vol. 35, iss. 5, pp. 434–444. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03290.x>
- Avilés J. M. Time budget and habitat use of the Common crane wintering in dehesas of southwestern Spain. *Canadian Journal of Zoology*, 2003, vol. 81, iss. 7, pp. 1233–1238. <https://doi.org/10.1139/z03-105>
- Barton K. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.6. *The Comprehensive R Archive Network*, 2016. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn> (accessed May 10, 2023).
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S., Haubo Bojesen Christensen R., Singmann H., Dai B., Grothendieck G., Green P. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1–12 edn. *The Comprehensive R Archive Network*, 2016. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html> (accessed May 10, 2023).
- Johnsgard P. A. *Cranes of the World*. Bloomington, Indiana University Press, 1983. 278 p.
- Krebs J. R., Davies N. B. The Evolution of Behavioural Ecology. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Boston, Blackwell Scientific Publications, 2009, pp. 3–12.
- Lenth R., Lenth M. R. Package “lsmeans”. *The American Statistician*, 2018, vol. 34, iss. 4, pp. 216–221.
- Lindström A., Piersma T. Mass changes in migrating birds: The evidence for fat and protein storage re-examined. *Ibis*, 1993, vol. 135, iss. 1, pp. 70–78.
- Li Z., Wang Z., Ge C. Time budgets of wintering Red-Crowned cranes: Effects of habitat, age and family size. *Wetlands*, 2013, vol. 33, iss. 2, pp. 227–232. <https://doi.org/10.1007/s13157-012-0371-z>
- Li C., Zhou L., Xu L., Zhao N., Beauchamp G. Vigilance and activity time-budget adjustments of wintering hooded cranes, *Grus monacha*, in human-dominated foraging habitats. *PLoS One*, 2015, vol. 10, iss. 3, article number e0118928. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118928>
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. *The Comprehensive R Archive Network*. 2020. Available at: <http://www.cran.r-project.org/> (accessed May 10, 2023).
- Schaub M., Jenni L., Bairlein F. Fuel stores, fuel accumulation, and the decision to depart from a migration stopover site. *Behavioral Ecology*, 2008, vol. 19, iss. 3, pp. 657–666. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn023>
- Tacha T. C. Social organization of sandhill cranes from midcontinental North America. *Wildlife Monographs*, 1988, no. 99, pp. 3–37. <https://www.jstor.org/stable/3830635>
- Wang K., Yang X., Zhao J., Yu H., Min L. Relations of daily activity patterns to age and flock of wintering Black-necked crane (*Grus nigricollis*) at Napa Lake, Shangri-La in Yunnan. *Zoological Research*, 2009, vol. 30, iss. 1, pp. 74–82. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1141.2009.01074>
- Wan W., Zhou L., Song Y. Shifts in foraging behavior of wintering Hooded cranes (*Grus monacha*) in three different habitats at Shengjin Lake, China. *Avian Research*, 2016, vol. 7, iss. 1, article number 13. <https://doi.org/10.1186/s40657-016-0047-0>
- Wellcome T. I., Fisher R. J., Poulin R. G., Todd L. D., Bayne E. M., Flockhart D. T., Schmutz J. K., Smet K. D., James P. C. Apparent survival of adult Burrowing Owls that breed in

К. Д. Кондракова

Canada is influenced by weather during migration and on their wintering grounds. *The Condor*, 2014, vol. 116, iss. 3, pp. 446–458. <https://doi.org/10.1650/CONDOR-13-161.1>

Yang Y. A. N. G., Wen-Hua C. H. E. N., Wang-Gao J. I. A. N. G., Shi-Jian Y. A. N. G. Effects of group size on vigilance behavior of wintering common cranes *Grus grus*. *Zoological Research*, 2006, vol. 27, iss. 4, pp. 357–362.

Zhang T., Xu F., Ma M., Ding P. Autumn time budget and diurnal rhythm of Black-necked crane. *Pakistan Journal of Zoology*, 2020, vol. 52, iss. 6, pp. 2405–2408. <https://dx.doi.org/10.17582/journal.pjz/20180201160218>