

文章编号: 1674-5566(2023)01-0181-09

DOI:10.12024/jsou.20220403826

南极凯尔盖朗海台南象海豹繁殖后运动行为特征分析

朱国平^{1,2,3,4}, 孟凡祎¹

(1. 上海海洋大学 海洋科学学院, 上海 201306; 2. 上海海洋大学 极地研究中心, 上海 201306; 3. 大洋渔业资源可持续开发教育部重点实验室极地海洋生态系统研究室, 上海 201306; 4. 国家远洋渔业工程技术研究中心, 上海 201306)

摘 要: 南象海豹(*Mirounga leonina*)为南极海洋生态系统中的重要捕食者,研究该生物行为特征在生态学与生物海洋学方面有着重要意义,但针对凯尔盖朗地区南象海豹的区域性行为特点研究则少有论及。基于凯尔盖朗海台北部安置在南象海豹身上的盐度-温度-深度剖面仪(Conductivity-temperature-depth, CTD)所收集的数据,运用切换状态空间模型(Switching state-space model, SSSM)预测了南象海豹的真实水平运动状况,并分析了其觅食时对水团利用情况以及潜水特征。结果表明:水平方向上,食物资源的不均匀分布驱动南象海豹向生产力更高区域迁徙,它们主要聚集在 3 个生产力较高的区域进行觅食,其中凯尔盖朗海台东部的觅食区为大部分南象海豹的迁徙目标;垂直方向上,南象海豹的潜水行为不受光照水平影响且个体间运动表现差异显著,但具有频次高、深度大的特征,同时将捕食区间限制在冬季水(Winter water, WW)附近,这可能是在捕食对象分布与种间竞争之间进行权衡的结果。研究结果丰富了对凯尔盖朗群岛南象海豹繁殖后运动行为的认知,以期为今后更好地了解海洋捕食者的运动行为和生态特性,从而进一步阐释南极生态系统功能。

关键词: 南象海豹; 凯尔盖朗群岛; 动物 CTD 数据集; 南极; 切换状态空间模型

中图分类号: Q 958.8 **文献标志码:** A

海洋食物资源分布通常具有时空不均匀性特征,这种现象对利用该资源的动物影响显著^[1-2]。据最佳觅食理论预测^[3],动物会根据食物丰度调整自身的运动行为,例如,大部分海洋哺乳动物(如鲸鱼、海豹以及海狗等)迁徙时,会保持直线并快速运动状态(“定向”);而穿过食物资源丰富的区域时,这些动物会显著降低行动速度并提升转弯频率(“驻留”),这种维持驻留状态的行为也被称作区域限制搜索^[4-5](Area-restricted searching, ARS)。通过 ARS 了解动物觅食机制是行为生态学中的关键方法之一^[1-6]。

受传统观测手段(即直接观测)的限制,以往曾难以识别与验证海洋动物的 ARS,随着生物追踪技术的演进,这一难题被逐步攻克^[7-8]。生物追踪技术为在不与目标对象直接接触的条件下,通过传感器获取目标的电磁波特征数据,并对所

取得数据进行分析、判定与处理^[7-9]。例如,实时地转海洋学列阵计划(Array for real-time geostrophic oceanography, Argo)所推出的生物 Argo 浮标,它不仅能捕获目标位置,同时记录下对应位置的盐度-温度-深度剖面仪(Conductivity-temperature-depth, CTD)数据,这些动物 CTD 数据集较好地弥补了海洋内部信息的缺失,并成为全球海洋观测系统的一部分^[10-13]。

南象海豹(*Mirounga leonine*)为南大洋生态系统中的主要捕食者,其主要栖息地为南极陆架、凯尔盖朗海台北部和深海开阔水域^[14-16]。南象海豹会在繁殖期(每年 9—12 月)之后离开原有栖息地,并进行为期数月的长距离迁徙运动^[15-16]。自 1990 年以来^[15,17],研究人员便使用生物 Argo 浮标监测南象海豹的长距离运动,这为南象海豹运动行为和分布的研究积累了大量基

收稿日期: 2022-04-19 修回日期: 2022-06-11

基金项目: 国家自然科学基金(41776185);国家重点研发计划(2018YFC1406801);国家海洋局极地国际治理问题研究项目(2022-ZJ-03)

作者简介: 朱国平(1976—),男,博士,教授,研究方向为生物海洋学和海洋生物资源管理。E-mail: gpzhu@shou.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydxnb.com>

础数据,并取得丰硕成果^[6,14]。BIUW 等^[18]和 LABROUSSE 等^[19]统计分析了南极陆架附近南象海豹的运动轨迹,总结出它们长距离运动规律:高生产力的海冰边缘区为主要迁移目的地;SIEGELMAN 等^[14]和 MASSIE 等^[20]结合卫星遥感数据对这一结论做了补充,他们认为南象海豹运动行为和海洋中尺度活动密切相关。例如,生活在开阔水域的南象海豹会主动聚集在中尺度活动强、涡旋密集的区域,具有明显的 ARS 特征。

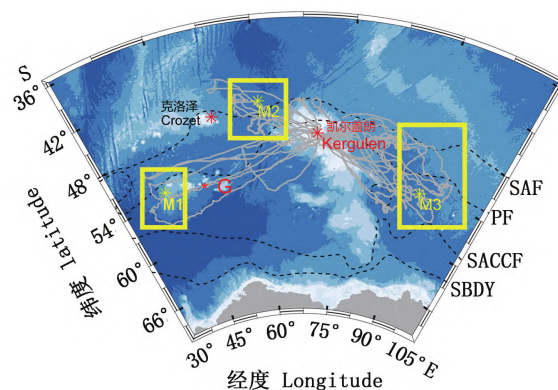
然而,早期关于南象海豹运动和分布的研究主要集中在南极陆架和大洋开阔水域,对凯尔盖朗海台北部栖息地的研究甚少。凯尔盖朗海台北部属于纬度较低且鲜有覆冰的栖息地^[21-22],这意味着南象海豹的运动行为和分布可能会存在区域性差异;同时,受限于早期南象海豹 CTD 的数据精度,南象海豹具体运动表现(潜水行为、觅食行为等)也鲜有研究。为此,本文基于高分辨率的南象海豹 CTD,并综合凯尔盖朗海台北部的海洋环境对南象海豹繁殖后行为特征以及对水团的利用进行分析,旨在填补该地区南象海豹繁殖后运动行为特征的研究空白。

1 材料与方法

1.1 研究区域与数据集

研究区域为凯尔盖朗海台北部区域(30°E ~ 105°E 和 44°S ~ 54°S),为表述方便,将研究区域西侧小海台命名为 G(图 1)。南极绕极流(Antarctic circumpolar current, ACC)在流经该区域时受到海台地形阻碍,使亚南极锋(Subantarctic front, SAF)和极地锋(Polar front, PF)等锋面在凯尔盖朗地区发生变形,并形成了复杂的环流结构。

研究数据为 2014—2018 年,凯尔盖朗群岛(70°20'E, 49°20'S)的 20 只南象海豹的 CTD 数据集,校正之后(温度精度为 ± 0.02 °C,盐度为 ± 0.03)的水文数据由海洋哺乳动物数据库(<http://www.meop.net/>)提供^[23-25]。此外,南象海豹和数据集采用相同编号,共 6 位数字,前 4 位表示年份,后 2 位表示最终发现顺序(如 201401)。研究中的所有动物实验按照法国极地研究所伦理委员会和极地环境委员会的指南进行处理,且整个实验方案得以批准。



灰色线为标记 20 只南象海豹的运动轨迹,黄色框为 3 个觅食区域的大概位置,分别为 M1、M2、M3;SAF 为亚南极锋,PF 为极地锋,SACCF 为南极绕极洋流南锋,SBDY 为南极绕极流南界^[26]。

Gray line marks the movements of 20 southern elephant seals, and the yellow boxes is approximate locations of the three foraging areas, denoted by M1, M2, and M3, respectively. SAF is the sub-Antarctic front, PF is the polar front, SACCF is the southern front of the Antarctic Circumpolar Current, and SBDY is the southern boundary of the Antarctic Circumpolar Current^[26].

图 1 研究区域图

Fig. 1 Map of the study area

1.2 分析方法

1.2.1 水团划分及分析

根据以往的研究^[22,27-28]结果,总结了凯尔盖朗海台北部中上层水团的主要特征及其大致分布区间(表 1)。南大洋南极区表层水通常为南极表层水(Antarctic surface water, AASW)和典型特征为 200 m 深处附近形成一个低温核心的残留冬季水(Winter water, WW),WW 下方主要以温度极大值为特征的上层绕极深层水(Upper circumpolar deep water, UCDW),以及以盐度极大值为特征的下层绕极深层水(Lower circumpolar deep water, LCDW)。这些标准为本研究划分水团的依据。

一般认为,当潜水深度超过 50 m 时,南象海豹会在潜水区底部(即最大潜水深度处)进行觅食。因此,本文统计了南象海豹在各水团觅食的频次,据此判断南象海豹在觅食过程中对水团的偏好性。因数据集 201711 的水文数据无效,故该数据集未纳入本研究水团分析中。

1.2.2 切换状态空间模型

使用切换状态空间模型(Switching state-space model, SSSM)分析南象海豹的水平运动。受技术限制,生物 Argo 浮标测得位置信息通常存

在偏差,需要通过非线性拟合预估真实位置。经 BREED 等^[29] 和 BESTLEY 等^[30] 验证,相比于传统的马尔可夫模型,SSSM 能够更好地评估位置测量误差,因此在拟合动物真实轨迹方面更具优势。本研究使用的 SSSM 模型按照 BESTLEY 等^[30] 提供的方法建立,通过南象海豹的运动要素(位置、时间以及时间间隔等)预测最接近真实的运动轨迹并判断海豹的运动状态(定向或驻留)。具体公式如下:

$$\sum_i \phi_{t,i} = 1 \quad (1)$$

$$\phi_{t,i} = \frac{e^{\beta_i + \sum_{j=1}^n m_{i,j} X_{t,j}}}{(1 + e^{\beta_i + \sum_{j=1}^n m_{i,j} X_{t,j}})} \quad (2)$$

$$\eta_{t,1} = \phi_{t,b_{t-1}} \quad (3)$$

$$\eta_{t,2} = 1 - \phi_{t,b_{t-1}} \quad (4)$$

式中:公式(1)为公式(2)的约束条件; ϕ 为切换概率; b_{t-1} 为前一时刻运动状态; X 为协变量; j 为协变量指数; n 为协变量总数; β 为截距; m 为系数参数; η 为任一状态概率; i 是运动状态指数,其中 1 为“定向”、2 为“驻留”。

表 1 凯尔盖朗海台北部区域主要水团及其特征

Tab. 1 Water masses and their features in the northern part of the Kerguelen Plateau

水团类型 Type of water masses	温度 Temperature/°C	盐度 Salinity	分布区间 Range/m
南极表层水 ^[27] AASW	—	—	(0, 150)
冬季水 ^[22] WW	表层极小值	—	(150, 600)
上层绕极深层水 ^[28] UCDW	≥1.5	>34.5	(600, 1 000)
下层绕极深层水 ^[28] LCDW	—	≥34.7	(1 000, 1 300)

注:—表明该特征无统一标准。

Notes: — indicates that there is no uniform standard for this feature.

SSSM 模型的预测结果用于计算每只南象海豹主要运动参数:运动周期、运动方向、运动最大经距以及驻留时间占比等,并将南象海豹水平运动是否超过 30 个经距作为评判其运动类型(远距离运动或近距离运动)的标准^[6]。

1.2.3 太阳高度角反演法

受模型限制,筛选出 8 只具有代表性的南象海豹来对其潜水数据进行统计分析,筛选过程参考 SALTON 等^[6] 提供的标准(使被选取的海豹具有相似的运动周期和不同的运动方向),同时将深度超过 500 m 的潜水行为标记为大深度潜水。此外,还利用太阳高度角反演当地光照水平,据此分析光照对南象海豹垂直运动的影响。太阳高度角计算公式如下:

$$\sin h = \sin \varphi \times \sin \delta + \cos \varphi \times \cos \delta \times \cos \Omega \quad (5)$$

式中: h 为太阳高度角; φ 为地理纬度; δ 为赤纬; Ω 为时角。根据太阳高度角大小,可以对光照水平进行如下定义: $h > 0$ 为白天, $-12 \leq h \leq 0$ 为黄昏, $h < -12$ 为黑夜。

利用 Shapiro-Wilk 检验分析数据的正态性。并利用 Matlab 分析运动距离与驻留时间之间是否存在线性关系。显著性水平 P 为 0.05。除非特殊说明,本研究中数据均以平均值 \pm 标准差 (Mean \pm SD) 表示。

2 结果

2.1 不同类型水团的温盐特征

整体来看,凯尔盖朗海台北部中上层水域盐度较为稳定,除了部分区域具有低盐特性(如,海豹 201606 经过区域的盐度为 33.0 ~ 33.7),通常情况下盐度为 33.5 ~ 34.5;而中上层水域温度在时空尺度上波动明显(图 2a ~ 2d)。时间上,WW 核心温度呈周期性变化,2014 和 2017 年的 WW 核心温度小于 0 °C;而 2016 和 2018 年的 WW 核心温度大于 1 °C。空间上,AASW 则较好地反映表层水温的区域性差异。不同区域的 AASW 之间温度差异显著。例如,海豹 201709 经过区域的 AASW 温度为 4 ~ 6 °C,而海豹 201710 经过区域的 AASW 温度达到 6 ~ 10 °C。

南象海豹觅食中表现出明显的水团偏好(图 2e ~ 2h)。WW 最受南象海豹偏爱,它们有 70% 概率前往其中觅食,有的海豹甚至只停留在 WW 中觅食(如南象海豹 201607);南象海豹在 UCDW (11.0% \pm 10.08%) 和 ASSW (3.5% \pm 5.2%) 的停留时间次之,鲜有海豹前往 LCDW。

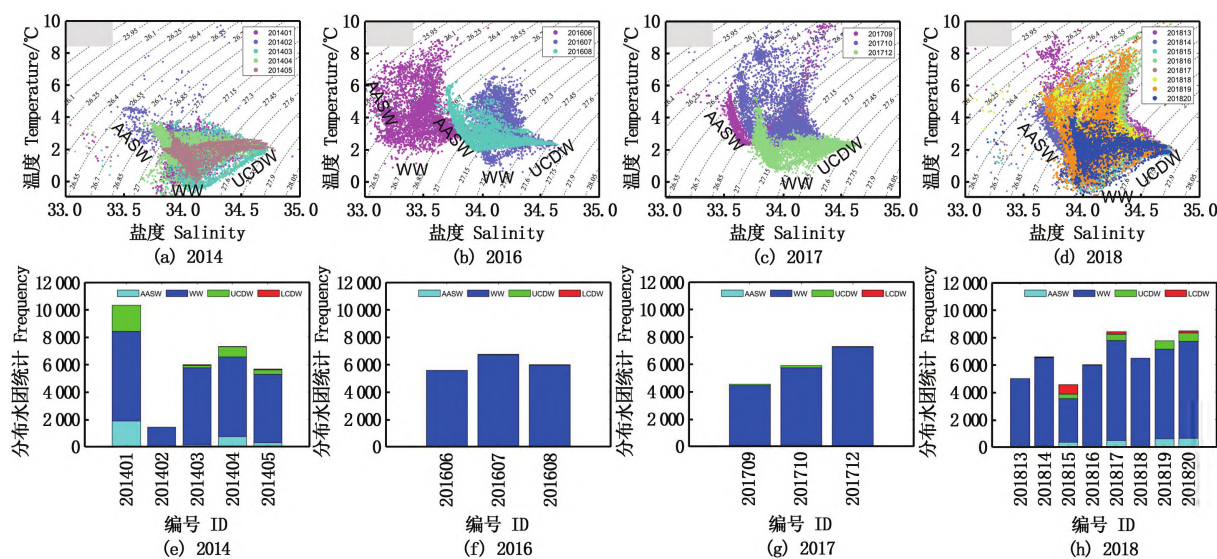
2.2 水平运动

根据 SSSM 预测结果,归纳出以凯尔盖朗群岛为繁殖地的南象海豹运动路线(图 3),分别为

<http://www.shhydxxb.com>

(1)向东南方广阔水域运动,半数以上南象海豹选择此路线;(2)向西北方向运动,最远抵达克洛泽海台东端,为南象海豹群的次要选择(30%);(3)向西方运动的南象海豹最少(20%),最远抵达 G 海台西侧。路线选择显著影响南象海豹的水平运动特征。西向运动的南象海豹为唯一进行远距离运动的群体,它们的运动轨迹笔直且重叠度较高,较少在 G 海台西侧以外区域驻留;西北向和东南向运动的海豹群同属近距离运动;相

比之下,东南向的运动轨迹更加曲折,驻留点也更为分散。运动过程中,90% 的南象海豹会交替出现定向和驻留两种运动状态,但驻留时间差异显著($0 \sim 84.15\%$),而这种差异与运动距离($P = 0.411$)和运动周期($P = 0.297$)均无关。无论是近距离运动($P = 0.323$)还是远距离运动($P = 0.537$),运动距离与驻留时间之间均无显著相关性(图 4)。



(a) ~ (d) 为温盐图,灰色虚线为位势密度(kg/m^3)的等值线;(e) ~ (h) 为对南象海豹觅食所在水团的统计。

(a)-(d) are T-S diagrams, the gray dashed line is the contour of the potential density (kg/m^3); (e)-(h) are statistics of water masses where southern elephant seals forage.

图 2 凯尔盖朗海台北部南象海豹下潜处的水文温盐分布

Fig. 2 Hydrographic thermohaline distribution at the dive site of the southern elephant seal in the northern part of the Kerguelen Plateau

2.3 垂直运动(潜水)

在长距离运动期间,南象海豹几乎每天均进行潜水(图 5)。南象海豹的潜水频次普遍较高,海豹 201710 潜水总次数最少(5 757 次),海豹 201712 潜水总次数最多(8 720 次),平均潜水频率为(121 ± 13)次/天。随着月份变化,南象海豹会不断调整潜水频率,例如,11 月海豹 201819 潜水频率较高(约 125 次/天),进入 12 月后突然降低(约 50 次/天),在长距离运动后期又提高了潜水频率(约 125 次/天)。但总体来看,图中代表潜水剖面的点在一个昼夜周期内分布均匀,这说明白天潜水频率与夜间潜水频率基本相同,海豹的潜水频率不受光照水平影响。

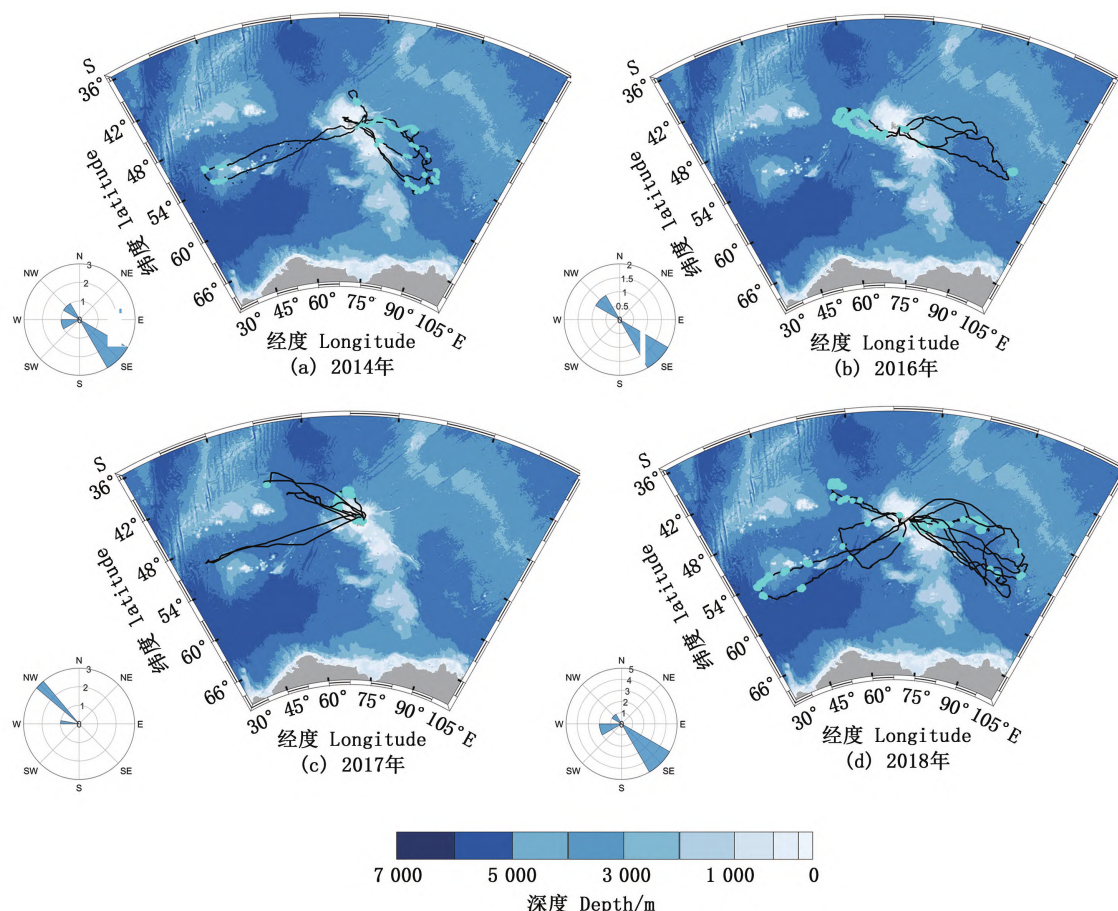
在潜水深度方面,个体间差异显著。例如,海豹 201710 大深度潜水($> 500 \text{ m}$)次数占比高

达 50.88%,海豹 201403 整个繁殖后运动期间只进行了 566 次(6.97%)较大深度潜水。经检验表明,潜水深度与潜水频数之间无显著相关性($P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 南象海豹的运动行为特征

凯尔盖朗群岛为南象海豹的主要繁殖地之一,但其不会常驻于此;繁殖期结束后,南象海豹会离开此处并前往新的栖息地。SIEGELMAN 等^[14]和 BIUW 等^[18]已证实,食物资源的不均匀分布是驱动南象海豹进行长距离运动的关键因素;因此,生产力较高的冰缘区是其重要觅食栖息地。然而,由于凯尔盖朗海台北部鲜有覆冰区,所以海冰条件对本文研究的南象海豹种群影



水深由白至深蓝的渐变色表示,陆地部分利用灰色填充;数据获取年份在图下方。黑线为南象海豹的运动轨迹,青色点为个体驻留状态的位置;轨迹图的左下为对应年份南象海豹的运动方向统计。

Water depth is represented by a gradient from white to dark blue, and the land part is filled with gray; the years of data acquisition are at the bottom of the graph. The black lines are the movement trajectories of southern elephant seals, and the cyan solid circles are the locations of individual residency states; the bottom left of the trajectory map shows the movement direction statistics of southern elephant seals in the corresponding years.

图3 南象海豹运动轨迹图

Fig.3 Map of southern elephant seals' movement trajectory

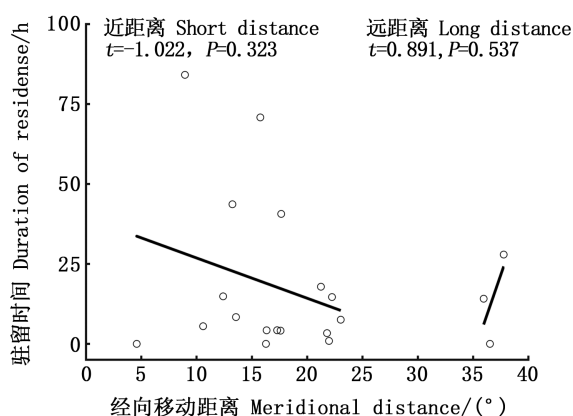
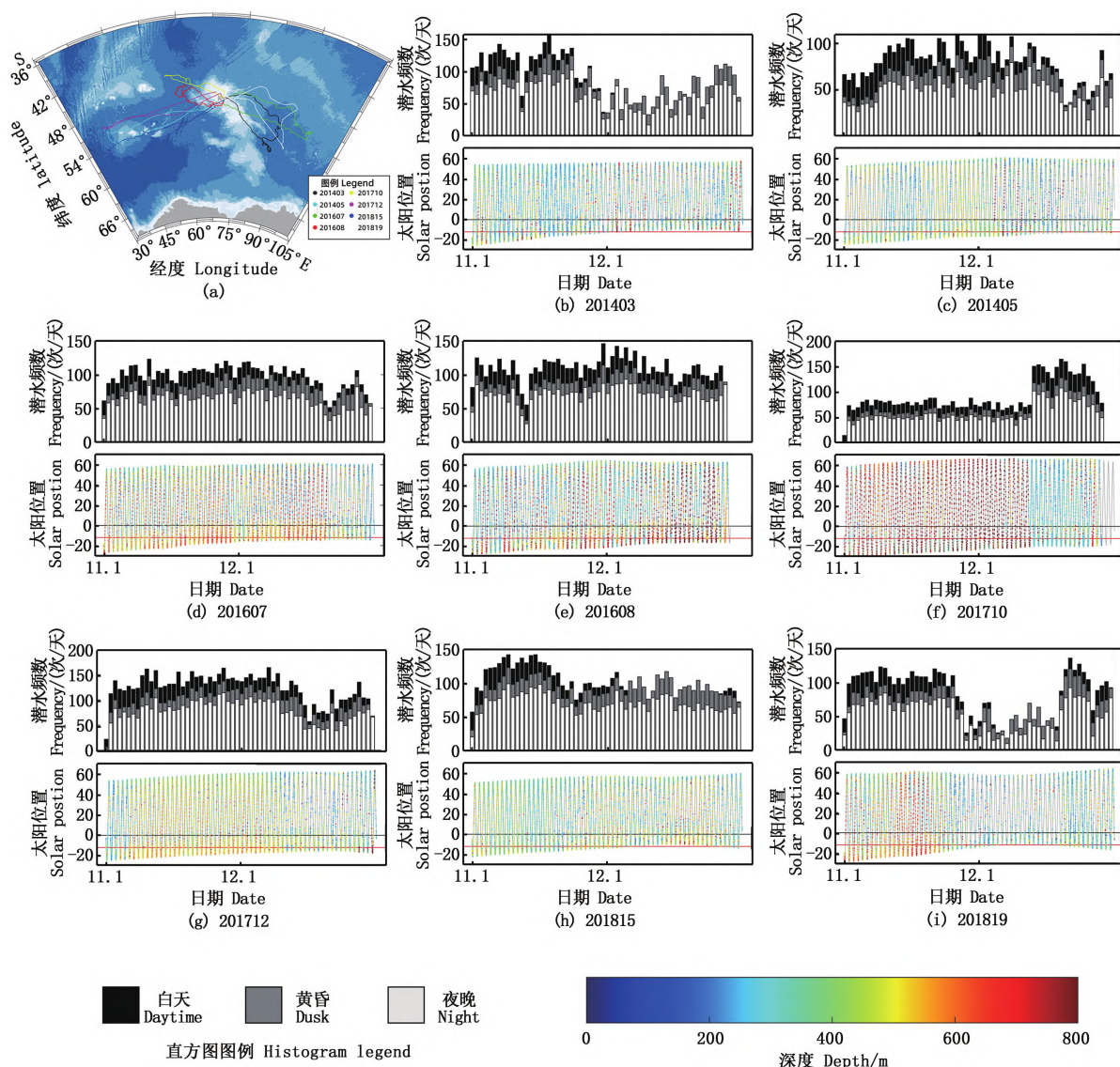


图4 凯尔盖朗海台北部南象海豹经向移动距离与驻留时间之间的关系

Fig.4 Relationship between meridional movement distance and residence time of southern elephant seals in the northern Kerguelen Plateau

响较小。20只南象海豹个体均放弃了海冰栖息地,而是在凯尔盖朗海台附近形成3个主要觅食区域(图1),分别为凯尔盖朗海台东部的广阔海域(M3)、凯尔盖朗海台与克洛泽海台间的狭窄水域(M2)以及G海台西侧附近(M1)。重要的是,3个觅食区的海洋环境差异显著,这影响了南象海豹的运动行为。M3区域生产力相对较高且范围广阔,即使南象海豹运动轨迹错综复杂,但个体间驻留点并不重叠,最大限度地减少种内竞争;M2的狭窄水域限制了南象海豹的运动范围,这致使它们更频繁地进行ARS;M3区域形成的小范围生物热点^[14](物种多样性丰富的区域),也是南象海豹最偏爱的食物——灯笼鱼科鱼类的分布热区^[31],这可能是部分南象海豹个体长途迁徙至此觅食的重要原因。



(a) 为 8 只南象海豹的水平运动背景;(b) ~ (i) 由两部分组成,上半部分为个体的潜水频数统计,柱子代表一天的潜水频数;下半张图的底层折线为南象海豹运动过程中,太阳高度角的变化规律,蓝线和红线为白天、黄昏与夜晚分界线;南象海豹的每个潜水剖面利用彩色点标出,并根据最大下潜深度着色。

(a) is the horizontal movement background of 8 southern elephant seals; (b) -(i) consists of two parts, the top half is the individual diving frequency statistics, the bars represent the number of dives per day; the bottom fold of the lower half of the figure shows the changing pattern of solar altitude angle during the movement of the southern elephant seals, and the blue and red lines are the dividing lines between day, dusk and night; each dive profile of the southern elephant seal is marked with colored dots and colored according to the maximum dive depth.

图 5 南象海豹潜水行为统计

Fig. 5 Statistics of diving behavior of southern elephant seals

长距离迁徙中,南象海豹始终偏好在 WW 水团中觅食,WW 水团的温、盐性质随时空变化产生波动,而分布区间(150 ~ 600 m)基本不变。这意味着南象海豹倾向在海洋中上层觅食,主要分布在此水层的南极鱼科和灯笼鱼科鱼类是它们的主要食物^[32]。然而,相同觅食区间并不能指示统一的垂直运动表现。相反地,个体间生态位和

生活史的差异会使它们的潜水行为更加复杂多样。南象海豹的潜水频率和深度不受光照水平影响,而似乎与运动路程有关:前往 M1 区域的南象海豹潜水频率相对降低且深潜次数相对较少。同时,研究发现,南象海豹个体会突然调整自身潜水行为,出现潜水频率和深潜次数骤增或骤减的情况(如海豹 201710),现有技术和理论则较难

解释这些现象。

3.2 南象海豹运动行为的影响因素

食物丰度变化驱动了南象海豹的长距离运动,凯尔盖朗群岛附近海域生物资源的枯竭迫使南象海豹向生产力更高海域迁徙^[1,6,14]。一般认为,海表面叶绿素质量浓度为当地生物丰度重要指标^[33],觅食区域的海表面叶绿素质量浓度也相对较高^[22]。但本研究发现,当南象海豹的运动状态转变时,其附近的海表面叶绿素质量浓度并未发生明显变化,这表明其不是南象海豹食物丰度的直接指标。南象海豹集中在海洋中上层水域觅食,涡旋等海洋中尺度活动更能影响这一区域的生产力水平。涡旋的内外部分具有不同的动力学特性,当涡旋内部进行由下至上的营养物质输送时,会同时在外部分引起海水的强烈搅动^[34];这一过程显著提高涡旋附近区域的生产力,并引诱中上层鱼类的聚集,最终吸引南象海豹至此并驻留。因此,南象海豹运动行为与凯尔盖朗海区的中尺度结构密切相关:M3 区域涡旋丰富且时空变化频繁,南象海豹的驻留点位置也随年份发生改变;M1 地区独特的持续性曲流结构(Standing meanders)引发了涡旋,且常年稳定存在,所以南象海豹只聚集在这一小范围内驻留、觅食。这与 DRAGON 等^[2]的观点一致。

此外,种间竞争也影响了南象海豹运动行为。南象海豹并不独享丰富的海洋资源,高生产力区域被多种捕食者共同利用,这在大洋中较为普遍,但这种模式必然会引起种间竞争^[35]。春、夏之时,参与繁殖的海豹和海鸟活动范围被限制在凯尔盖朗群岛上,且仅在附近水域觅食,这可能导致当地资源枯竭,并加剧种间竞争^[28,30]。种间竞争会提高自身的捕食成本并降低成功率,而这也可能是南象海豹会在繁殖结束后进行长距离运动,前往近距离觅食的生物难以触及的海域获取食物来源。同样,为了减少与其他大洋捕食者(王企鹅 *Aptenodytes patagonicus*、南极绒毛海狗 *Arctocephalus gazella* 等)觅食区间的重叠,南象海豹舍弃了 AASW 水团中的生物资源,而在更深的 WW 水团中觅食。

总而言之,繁殖区食物资源枯竭引起的生存压力会驱动南象海豹离开凯尔盖朗群岛,前往生产力水平更高的区域。觅食区域的生产力水平并不是其移动的唯一考量因素,繁殖地距离和捕

食者之间竞争程度同样会影响南象海豹的运动行为(水平运动和垂直运动),故本文所指出的 3 个觅食地区可能是凯尔盖朗地区南象海豹常年迁徙所探索的最优解。

3.3 研究不足及展望

尽管 SSSM 模型发展较为成熟,并被应用于多种海洋哺乳动物的研究^[3,6,13],但为了使模型能够收敛,不得不简化一些关键性计算步骤。同时,模型仅对动物 CTD 数据进行分析,而忽略了海洋物理环境等影响因素,这有可能导致结果粗糙,甚至产生错误^[1,22,29]。

此外,本文因缺乏个体的基本信息(年龄、体长和体质量等),这些因素未在讨论南象海豹运动行为时予以考量。已有研究^[14,16]表明,鳍脚类动物的个体状况对其觅食区域的选择有一定影响,意味着南象海豹个体基本信息的缺乏使得研究结果并不全面。现有的监测技术也限制了对南象海豹研究的深度。例如,本文研究了南象海豹在觅食时对水团的偏好问题,但并不清楚其在潜水时的生物学特征;因此,仅能假定南象海豹只在潜水底部觅食。显然,基于特定的假设和简化推断南象海豹行为,会不可避免地影响结果准确性,并因缺少真实观测数据而无法得以校正。随着生物追踪技术的发展,先进的仪器(如胃温传感器、水听器和颌运动传感器等)将会大量应用于动物研究当中,从而采集更加全面的数据。大量数据的整合将有助于更好地了解海洋捕食者的运动行为和生态学特性,并进一步解析南极生态系统的功能特征。

参考文献:

- [1] NAKATA K, DOI T, TAGUCHI K, et al. Characterization of ocean productivity using a new physical-biological coupled ocean model [M]//Global Environmental Change in the Ocean and on Land. Tokyo: TERRAPUB, 2004: 1-44.
- [2] DRAGON A C, MONESTIEZ P, BAR-HEN A, et al. Linking foraging behaviour to physical oceanographic structures: Southern elephant seals and mesoscale eddies east of Kerguelen Islands[J]. Progress in Oceanography, 2010, 87 (1/4): 61-71.
- [3] PYKE G H. Optimal foraging theory: a critical review[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1984, 15(1): 523-575.
- [4] BOWLER D E, BENTON T G. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics[J]. Biological Reviews, 2005, 80(2):

<http://www.shhydxxb.com>

- 205-225.
- [5] KAREIVA P, ODELL G. Swarms of predators exhibit “prey taxis” if individual predators use area-restricted search [J]. *The American Naturalist*, 1987, 130(2): 233-270.
 - [6] SALTON M, BESTLEY S, GALES N, et al. Environmental drivers of foraging behaviour during long-distance foraging trips of male Antarctic fur seals [J]. *Animal Behaviour*, 2022, 183: 103-116.
 - [7] FANCY S G, PANK L F, DOUGLAS D C, et al. Satellite telemetry: a new tool for wildlife research and management [R]. Washington: U. S. Fish and Wildlife Service, 1988.
 - [8] KEATING K A, BREWSTER W G, KEY C H. Satellite telemetry: performance of animal-tracking systems [J]. *Journal of Wildlife Management*, 1991, 55(1): 160-171.
 - [9] NOWLIN JR W D, BRISCOE M, SMITH N, et al. Evolution of a sustained ocean observing system [J]. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2001, 82(7): 1369-1376.
 - [10] JOUVENTIN P, WEIMERSKIRCH H. Satellite tracking of wandering albatrosses [J]. *Nature*, 1990, 343(6260): 746-748.
 - [11] GUINET C, KOUDIL M, BOST C A, et al. Foraging behaviour of satellite-tracked king penguins in relation to sea-surface temperatures obtained by satellite telemetry at Crozet Archipelago, a study during three austral summers [J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 150: 11-20.
 - [12] MATTHIOPOULOS J, MCCONNELL B, DUCK C, et al. Using satellite telemetry and aerial counts to estimate space use by grey seals around the British Isles [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2004, 41(3): 476-491.
 - [13] NACHTSHEIM D A, RYAN S, SCHRÖDER M, et al. Foraging behaviour of Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*) in connection to oceanographic conditions in the southern Weddell Sea [J]. *Progress in Oceanography*, 2019, 173: 165-179.
 - [14] SIEGELMAN L, O’TOOLE M, FLEXAS M, et al. Submesoscale ocean fronts act as biological hotspot for southern elephant seal [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 5588.
 - [15] HINDELL M A, BRADSHAW C J A, SUMNER M D, et al. Dispersal of female southern elephant seals and their prey consumption during the austral summer: relevance to management and oceanographic zones [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(4): 703-715.
 - [16] BANKS J, LEA MA, WALL S, et al. Combining bio-logging and fatty acid signature analysis indicates spatio-temporal variation in the diet of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* [J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2014, 450: 79-90.
 - [17] MCCONNELL B J, CHAMBERS C, FEDAK M A. Foraging ecology of southern elephant seals in relation to the bathymetry and productivity of the Southern Ocean [J]. *Antarctic Science*, 1992, 4(4): 393-398.
 - [18] BIUW M, BOEHME L, GUINET C, et al. Variations in behavior and condition of a Southern Ocean top predator in relation to in situ oceanographic conditions [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(34): 13705-13710.
 - [19] LABROUSSE S, SALLÉE J B, FRASER A D, et al. Under the sea ice: exploring the relationship between sea ice and the foraging behaviour of southern elephant seals in East Antarctica [J]. *Progress in Oceanography*, 2017, 156: 17-40.
 - [20] MASSIE P P, MCINTYRE T, RYAN P G, et al. The role of eddies in the diving behaviour of female southern elephant seals [J]. *Polar Biology*, 2016, 39(2): 297-307.
 - [21] HINDELL M A, MCMAHON C R, BESTER M N, et al. Circumpolar habitat use in the southern elephant seal: implications for foraging success and population trajectories [J]. *Ecosphere*, 2016, 7(5): e01213.
 - [22] PARK Y H, ROQUET F, DURAND I, et al. Large-scale circulation over and around the Northern Kerguelen Plateau [J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2008, 55(5/7): 566-581.
 - [23] ROQUET F, WILLIAMS G, HINDELL M A, et al. A Southern Indian Ocean database of hydrographic profiles obtained with instrumented elephant seals [J]. *Scientific Data*, 2014, 1: 140028.
 - [24] TREASURE A M, ROQUET F, ANSORGE I J, et al. Marine mammals exploring the oceans pole to pole: a review of the MEOP consortium [J]. *Oceanography*, 2017, 30(2): 132-138.
 - [25] BOEHME L, LOVELL P, BIUW M, et al. Technical Note: animal-borne CTD-Satellite Relay Data Loggers for real-time oceanographic data collection [J]. *Ocean Science*, 2009, 5(4): 685-695.
 - [26] KIM Y S, ORSI A H. On the variability of antarctic circumpolar current fronts inferred from 1992-2011 altimetry [J]. *Journal of Physical Oceanography*, 2014, 44(12): 3054-3071.
 - [27] 周梦潇, 朱国平. 2013 年夏季南极南设得兰群岛周边海域透光层水团结构 [J]. *极地研究*, 2020, 32(1): 90-101.
 - ZHOU M X, ZHU G P. Water mass structure in the euphotic zone around South Shetland Islands, Antarctic during summer 2013 [J]. *Chinese Journal of Polar Research*, 2020, 32(1): 90-101.
 - [28] PARK Y H, CHARRIAUD E, FIEUX M. Thermohaline structure of the Antarctic surface water/winter water in the Indian sector of the Southern Ocean [J]. *Journal of Marine Systems*, 1998, 17(1/4): 5-23.
 - [29] BREED G A, JONSEN I D, MYERS R A, et al. Sex-specific, seasonal foraging tactics of adult grey seals (*Halichoerus grypus*) revealed by state - space analysis

- [J]. Ecology, 2009, 90(11): 3209-3221.
- [30] BESTLEY S, JONSEN I D, HINDELL M A, et al. Integrative modelling of animal movement: incorporating in situ habitat and behavioural information for a migratory marine predator [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2013, 280(1750): 20122262.
- [31] DUAN M, ASHFORD J R, BESTLEY S, et al. Otolith chemistry of *Electrona antarctica* suggests a potential population marker distinguishing the southern Kerguelen Plateau from the eastward-flowing Antarctic Circumpolar Current[J]. Limnology and Oceanography, 2021, 66(2): 405-421.
- [32] BRADSHAW C J A, HINDELL M A, BEST N J, et al. You are what you eat: describing the foraging ecology of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) using blubber fatty acids [J]. Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 2003, 270(1521): 1283-1292.
- [33] PARK Y H, POLLARD R T, READ J F, et al. A quasi-synoptic view of the frontal circulation in the Crozet Basin during the Antares-4 cruise[J]. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 2002, 49(9/10): 1823-1842.
- [34] AINLEY D G, DEMASTER D P. The upper trophic levels in polar marine ecosystems [M]//SMITH JRW O. Polar Oceanography: Chemistry, Biology, and Geology. Amsterdam: Elsevier, 1990: 599-630.
- [35] KUHN C E, BAKER J D, TOWELL R G, et al. Evidence of localized resource depletion following a natural colonization event by a large marine predator[J]. Journal of Animal Ecology, 2014, 83(5): 1169-1177.

Characterization of post-breeding movement behavior of southern elephant seals (*Mirounga leonina*) in the Kerguelen Plateau, Antarctica

ZHU Guoping^{1,2,3,4}, MENG Fanyi¹

(1. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Center for Polar Research, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. Polar Marine Ecosystem Laboratory, Key Laboratory of Sustainable Exploitation of Oceanic Fisheries Resources, Ministry of Education, Shanghai 201306, China; 4. National Engineering Research Center for Oceanic Fisheries, Shanghai 201306, China)

Abstract: Southern elephant seal (*Mirounga leonina*) is an important predator in the Antarctic marine ecosystem, and its behavioral characteristics are important in ecological and biological oceanography research, but the regional behavioral characteristics of southern elephant seal in Kerguelen have rarely been studied. In this study, the dataset of CTD attached to southern elephant seals from the northern Kerguelen Plateau were used to predict the horizontal movement of southern elephant seals using a switching-state space model (SSSM), and the water masses preferred for their foraging use and diving characteristics were analyzed. The results showed that, horizontally, the uneven distribution of food resources drove southern elephant seals to migrate to more productive areas, and they mainly gathered in three more productive areas to forage, among which the eastern part of Kerguelen Plateau was the target of most southern elephant seals; vertically, the diving behavior of southern elephant seal was not affected by light level and the movement performance varied significantly among individuals, but had a combination of high frequency and depth, This limited the feeding area to the winter water (WW), which may be the result of a trade-off strategy between the distribution of predation targets and inter specific competition. This study enriches the knowledge of post-breeding behavior of southern elephant seals in Kerguelen Islands, and may provide a better understanding of the behavior and ecological characteristics of marine predators in the future, and thus further illustrate the function of the Antarctic ecosystem.

Key words: *Mirounga leonina*; Kerguelen Islands; CTD dataset; Antarctica; switching-state space model