



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL  
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS  
MARINAS**



**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE  
CIENCIAS MARINAS  
BIBLIOTECA  
I. P. N.  
DONATIVO**

**TABLA DE VIDA DEL LOBO MARINO DE CALIFORNIA *Zalophus californianus californianus* EN LA LOBERA LOS ISLOTES, B.C.S., MÉXICO.**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD  
EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

**PRESENTA:**

**BIOL. CLAUDIA JANETL HERNANDEZ CAMACHO**

# CONTENIDO

Lista de tablas.....	i
Lista de figuras.....	ii
Glosario.....	iv
Resumen.....	vi
Abstract.....	vi
1. Introducción.....	1
1.1 Historia de vida del lobo marino de California.....	2
1.2 Patrón de mortalidad en mamíferos.....	5
1.3 Objetivo.....	5
2. Area de estudio.....	6
3. Material y métodos.	
3.1 Captura y marcaje de críos.....	8
3.2 Búsqueda y registro de los animales marcados.	
En la lobera Los Islotes.....	9
En otras islas del Golfo de California e Isla Margarita, B.C.S.....	11
3.3 Identificación de los individuos.....	11
3.4 Estimación de la supervivencia.	
Curvas de supervivencia por generación y sexo.....	12
Patrón general de mortalidad por sexo y edad. Tabla de vida.....	15
Mortalidad diferencial por sexo.....	16
3.5 Fuentes de error. Supuestos del método.....	17
Efecto del marcado.....	17
Legibilidad e identificación de las marcas.....	18
Efecto del tamaño de la muestra. Probabilidad de re-avistamiento.....	19
Ausencias permanentes. Filopatría.....	20
4. Resultados	
4.1 Búsqueda de los animales marcados. Esfuerzo de observación.....	21
4.2 Re-avistamientos e identificación de los animales marcados.	
En la lobera Los Islotes.....	22
En otras islas del Golfo de California e Isla Margarita, B.C.S.....	24

<b>4.3 Fuentes de error. Validación de los supuestos.</b>	
Efecto del marcado.....	25
Legibilidad e identificación de las marcas.....	25
Efecto del tamaño de la muestra. Probabilidad de re-avistamiento.....	28
Ausencias permanentes. Filopatría y fidelidad al sitio.....	28
<b>4.4 Estimación de la supervivencia.</b>	
Curvas de supervivencia por generación y sexo.....	30
Patrón general de mortalidad por sexo y edad. Tabla de vida.....	32
<b>5. Discusión</b>	
<b>5.1 El marcado con hierro caliente. Fuentes de error.</b>	
Por la técnica empleada.....	36
Filopatría .....	37
<b>5.2 Estimación de la supervivencia.</b>	
Curvas de supervivencia. Variabilidad generacional.....	41
Patrón general de mortalidad.....	43
Mortalidad diferencial por sexo.....	43
Individuos inmaduros.....	43
Individuos sexualmente maduros.....	47
Mortalidad diferencial por edad. Patrón típico de mortalidad.....	48
<b>6. Conclusiones.....</b>	<b>52</b>
<b>7. Referencias.....</b>	<b>53</b>
<b>Anexos.....</b>	<b>63</b>

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.-</b> Categorías por sexo y edad en el ciclo de vida del lobo marino de California, <i>Zalophus californianus</i> .....	4
<b>Tabla 2.-</b> Número de críos marcados por sexo y generación durante la temporada reproductiva de 1980 a 1984 en la lobera Los Islotes, Bahía de La Paz, México.....	8
<b>Tabla 3.-</b> Visitas mensuales realizadas a la lobera por investigadores de diferentes instituciones. Cada periodo anual inicia en julio que corresponde al mes de nacimientos y marcaje y finaliza en junio del siguiente año, completando un año de vida de los individuos.....	10
<b>Tabla 4.-</b> Censos poblacionales realizados por algunos investigadores en varias islas del Golfo de California y en la Isla Margarita, costa occidental de Baja California Sur, durante el periodo de 1981 a 1988.....	12
<b>Tabla 5 .-</b> Ejemplificación de los registros para los machos de la generación 1980. La edad "0" corresponde al año de nacimiento y marcaje (1980) y la edad "18" al último año de búsqueda (1998).....	13
<b>Tabla 6.-</b> Esfuerzo de observación y participantes en la búsqueda y registro de los animales marcados desde el año de 1980 a la fecha en la lobera Los Islotes.....	21
<b>Tabla 7.-</b> Animales marcados observados durante los censos realizados en otras colonias reproductivas en el Golfo de California e Isla Margarita durante el periodo de 1980 a 1998.....	24
<b>Tabla 8.-</b> Tabla de vida para machos y hembras de lobo marino de California obtenida a partir de los datos combinados de las cinco generaciones de animales marcados con hierro caliente (* valores estimados).....	33

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Mapa del área y zonas de estudio.....	7
<b>Figura 2.</b> Número de individuos observados en función del esfuerzo de observación invertido durante la temporada reproductiva de los años de 1994, 1996, 1997 y 1998 en la lobera Los Islotes.....	23
<b>Figura 3.-</b> Supervivencia mensual de críos de las generaciones 1980, 1981 y 1982 por sexo. Las líneas punteadas representan los meses en que no hubo búsqueda. Tomada y modificada de Auriolles y Sinsel (1988).....	26
<b>Figura 4.-</b> Supervivencia de los críos de las cinco generaciones por sexo de acuerdo al tamaño de los códigos. Los valores sobre las barras representan el número de críos que se incluyeron en cada una de las categorías.....	27
<b>Figura 5.-</b> Marcas identificadas de acuerdo al tamaño y legibilidad de los códigos durante los años de 1994 a 1998. Los valores dentro de las barras representan el porcentaje de marcas distorsionadas.....	27
<b>Figura 6.-</b> Distribución de los periodos de máxima ausencia continua de los individuos marcados de todas las generaciones por sexo, en la lobera Los Islotes durante los dieciocho años de estudio. No se consideraron los individuos que desaparecieron antes de cumplir el primer año de vida.....	29
<b>Figura 7.-</b> Curvas de supervivencia por sexo de las cinco generaciones de lobo marino marcadas con hierro caliente en la lobera Los Islotes, Bahía de La Paz, a principios de la década de los ochentas. Las líneas punteadas representan los años en que no se visitó la lobera.....	31
<b>Figura 8.-</b> Variabilidad en la supervivencia entre generaciones con la edad y el sexo de los lobos marinos marcados con hierro caliente en la lobera Los Islotes.....	32
<b>Figura 9.-</b> Curvas de supervivencia "acumuladas" por sexo para el lobo marino de California en la lobera Los Islotes, Bahía de La Paz, México (las líneas punteadas representan los valores estimados).....	34
<b>Figura 10.-</b> Tasa de mortalidad "acumulada" por edad y sexo para el lobo marino de California (las barras punteadas representan los valores estimados).....	35
<b>Figura 11.-</b> Esquematización de la coincidencia potencial en la edad o vida reproductiva entre padres e hijos y hermanos de lobo marino de California. Sólo se representa el caso cuando los individuos tienen descendencia al entrar a la edad adulta (5 años en las hembras y 9 años en los machos).....	40

<b>Figura 12.-</b> Diferencia entre la supervivencia de machos y hembras ( $l_x^{\text{♀}} - l_x^{\text{♂}}$ ) de lobo marino de California marcados con hierro caliente en la lobera Los Islotes (la línea punteada representa los valores estimados). Las barras inferiores refieren el momento en que ocurren el crecimiento (ambos sexos), la migración y la reproducción en los machos (barras cafés) y la reproducción en las hembras (barra rosa).....	44
<b>Figura 13.-</b> Tasa de mortalidad para machos de foca gris (Hewer, 1964), de lobo fino del norte (Lander, 1981), de elefante marino del norte (Clinton y Le Boeuf, 1993) y de lobo marino de California (presente trabajo).....	49

## GLOSARIO

**Capacidad de carga:** Nivel poblacional máximo que puede ser mantenido por los recursos existentes en un área determinada.

**Densodependencia:** Cualquier factor que cambia en respuesta a la densidad poblacional.

**Dimorfismo sexual:** Diferencias fenotípicas marcadas entre machos y hembras de una misma especie.

**Dispersión:** Movimiento de un individuo de un lugar a otro dentro o fuera de su ámbito hogareño.

**Endogamia:** Apareamiento de individuos más cercanamente relacionados que los pares promedio en la población.

**Estructura de edades:** Número relativo de individuos de cada clase de edad en una población.

**Exito reproductivo:** Número total de hijos de un individuo que sobrevive a una determinada edad.

**Filopatría:** Cuando los individuos tienden a permanecer o regresar a su localidad natal.

**Fidelidad al sitio:** Cuando los individuos tienden a permanecer o regresar a área determinada dentro de su localidad natal o no natal.

**Generación:** Todos los individuos de una población que nacieron dentro un intervalo de tiempo definido y que pertenecen a una sola clase de edad.

**Historia de vida:** Principales características del ciclo de vida de los individuos como por ejemplo, la mortalidad específica por edad, la tasa de crecimiento, la edad de la primera reproducción, etc.

**Longevidad ecológica:** Edad máxima registrada en los individuos de una población.

**Migración:** Movimiento direccional de periodicidad regular en el cual los animales regresan al punto de origen.

**Poliginia:** Sistema de apareamiento en donde un macho se aparea con más de una hembra durante la temporada reproductiva.

**Selección natural:** Proceso que tiene lugar en una población de entidades que varían entre ellas mismas con respecto a la reproducción y la supervivencia, donde aquellos con mayor éxito reproductivo diferencial tienen una mayor representación en las

generaciones futuras.

***Selección sexual:*** Proceso donde ciertos individuos tienen ventajas sobre otros del mismo sexo para obtener apareamientos en competencia y seleccionar una pareja.

***Tabla de vida:*** Tabulación que presenta los datos de mortalidad de una población o generación con respecto a la edad.

## RESUMEN

Este trabajo forma parte de un estudio poblacional a largo plazo iniciado a principios de la década de los ochentas en la lobera Los Islotes, B. C. S., México, cuando se marcaron con hierro caliente 5 generaciones de crios de lobo marino de California que fueron monitoreadas sistemáticamente durante 14 años (con algunas excepciones) por diferentes investigadores. El objetivo del presente trabajo fue el de continuar con el seguimiento de las generaciones marcadas durante los años de 1996 a 1998 para actualizar el historial de re-avistamientos y elaborar la tabla de vida de la especie. Contrario a lo reportado en otros mamíferos, la supervivencia entre generaciones fue menos variable en la etapa juvenil que en la adulta. Los machos murieron más que las hembras en todos los años, particularmente después de la madurez sexual. Aparentemente la mayor tasa de crecimiento en los machos es el factor determinante de las diferencias sexuales en supervivencia en los animales inmaduros, mientras que la migración y la competencia determinan esta diferencia en los animales adultos. El patrón de mortalidad juvenil fue similar entre sexos y se ajustó al típico en forma de "U" descrito para otros mamíferos. El patrón de mortalidad cambió entre sexos a partir de la madurez sexual. Las hembras adultas se ajustaron al patrón típico solo que presentaron un prolongado periodo de baja mortalidad, mientras que la curva de los machos presentó la forma típica pero con una "joroba" entre los 10 y 13 años de edad. Esto confirma lo propuesto por algunos autores acerca de que la migración y los rigores asociados a la reproducción (competencia), producen patrones de mortalidad que no se ajustan al descrito para otros mamíferos. La longevidad ecológica fue de 16 y 18 años para machos y hembras respectivamente.

## ABSTRACT

This work is part of a long-term population study begun in the 1980's at Los Islotes rookery, B.C.S., México, when 5 generations of California sea lion pups were hot branded and monitored systematically over 14 years (with a few exceptions) by different investigators. The objective of the present work was to continue following the branded generations during 1996 to 1998 to bring the record of resightings up to date and to construct the life table of the specie. Contrary to what has been reported for other mammals, the survival between generations were less variable for the juvenile stage than for the adult stage. Males died more than females in all years, particularly after sexual maturity. The faster growth rate of the males is apparently the determining factor in the sexual differences of survival in immature animals, while migration and competition determine this difference among adults. The juvenile mortality pattern was similar between sexes and fitted the typical U-shaped described for other mammals. The mortality pattern changed between sexes after sexual maturity. The adult females fitted the typical pattern displaying a prolonged period of low mortality, while the curve for the males displayed the typical form but with a "hump" between 10 and 13 years of age. This confirms what has been proposed by various authors about migration and the rigours associated with reproduction (competition), produce mortality patterns which do not fit to that described for other mammals. Ecological longevity was 16 and 18 years for males and females respectively.

# 1. INTRODUCCIÓN

El manejo exitoso de un recurso está basado principalmente en el conocimiento de su dinámica poblacional. Cualquier estudio poblacional requiere del análisis cuantitativo de los parámetros de la historia de vida como la natalidad, la edad de la primera reproducción, las tasas reproductivas y las tasas de mortalidad por edad (Eberhardt y Siniff, 1977; Pianka, 1978; Begon *et al.*, 1990; Lebreton *et al.*, 1992; Stearns, 1992).

Las tasas de mortalidad específicas por edad son necesarias para calcular las edades más susceptibles a la selección natural, los valores reproductivos para cada clase de edad, la tasa de incremento poblacional, la esperanza promedio de vida al nacimiento, la longevidad y el porcentaje de la población que muere cada año (Caughley, 1966).

Sin embargo, las estimaciones de mortalidad por edad para mamíferos de larga vida son difíciles de obtener debido a su tiempo generacional (Fryxell, 1986). Tal es el caso de los pinnípedos, donde en la mayoría de los estudios, las tasas de mortalidad se han estimado a partir de la estructura de edades de muestras de la población como cadáveres o animales capturados (Hewer, 1964; Lander, 1981; Calkins y Pitcher, 1982; York, 1994; Lima y Paez, 1997) y sólo en algunos casos se han construido tablas de vida generacionales (elefante marino del norte, Clinton y Le Boeuf 1993; lobo fino Antártico, Boyd *et al.*, 1995; elefante marino del sur, Pistorius *et al.*, 1999).

El lobo marino de California, *Zalophus californianus californianus*, es uno de los pinnípedos más ampliamente distribuidos del hemisferio norte. A pesar de ser una especie que estuvo sujeta a una intensa explotación comercial hasta principios de los 70's (Lluch-Belda, 1969; Zavala-González, 1990, 1993) y de su importancia como depredador tope en la organización de la comunidad marina, con incidencia en especies de valor comercial (Aurioles *et al.*, 1984; Zavala-González, 1990; Aurioles-Gamboa y Zavala-González, 1994; Harcourt *et al.*, 1994; García-Rodríguez, 1995; 1999), aún son escasos los estudios sobre su dinámica poblacional y particularmente sobre su mortalidad.

La mayoría de los estudios sobre mortalidad han incluido únicamente los primeros meses de vida (Heath y Francis, 1983; Aurioles y Sinsel, 1988) y sólo en 3 trabajos se ha

estimado el patrón de mortalidad para todo el ciclo de vida de la especie. Los dos primeros se basaron en evidencia indirecta. El primero fue el de Lluch-Belda (1969), quién determinó el patrón de mortalidad para hembras a partir de una muestra de animales capturados durante la temporada reproductiva en algunas islas del Golfo de California. Debido a que los machos fueron escasos en la muestra, les asignó la misma tasa de mortalidad. La edad máxima representada en la muestra fue de 13 y 11 años para machos y hembras respectivamente. El otro trabajo fue de Aurióles (1988), quién describió el patrón de mortalidad por sexo a partir de la estructura de edades de una muestra de 228 cráneos colectados a lo largo del año en algunas islas de las costas de Baja California durante un periodo de 8 años, encontrando una mayor mortalidad en los machos y un patrón diferencial entre sexos. Los machos presentaron un pico de mortalidad entre los 4 y 7 años y entre los 9 y 11 años, mientras que la curva de las hembras disminuyó con la edad sin picos aparentes. El patrón de mortalidad para hembras fue similar en ambos estudios, sin embargo, en la muestra de cráneos las hembras estuvieron representadas hasta los 10 años de edad. La edad máxima para los machos fue de 15 años.

El único estudio basado en datos de supervivencia longitudinal fue el de Hernández-Camacho (1996), quién construyó las curvas de supervivencia por sexo para los diez primeros años de vida a partir del registro de re-avistamientos de animales marcados con hierro caliente en la lobera Los Islotes, B. C. S.. Encontró que a partir de la madurez sexual, los machos morían más rápido que las hembras así como la existencia de un patrón de mortalidad diferencial entre sexos, similar al reportado por Aurióles (1988).

## **1.1 HISTORIA DE VIDA DEL LOBO MARINO DE CALIFORNIA.**

El lobo marino de California habita en aguas templadas y subtropicales del Océano Pacífico Oriental, desde la Columbia Británica en Canadá hasta las Islas Tres Marías en México, incluyendo el Golfo de California (Peterson y Bartholomew, 1967; King, 1983). Es el pinnípedo más abundante en México. Su población se ha estimado en aproximadamente 90,000 individuos (62% de la población mundial), de los cuales 28,000 se encuentran

dentro del Golfo de California (Le Boeuf *et al.*, 1983; Zavala-González, 1990; Auriol-Gamboa y Zavala-González, 1994).

Es un pinnípedo sexualmente dimórfico y altamente poligínico (Peterson y Bartholomew, 1967). El periodo reproductivo comienza en mayo cuando llegan los machos adultos y establecen los territorios y finaliza a fines de julio cuando concluye el periodo de cópulas (Peterson y Bartholomew, 1967; Odell, 1975). La mayoría de los nacimientos ocurren a finales de junio, aunque puede variar latitudinalmente (Auriol y Sinsel, 1988; Heath, 1989; Morales-Vela y Aguayo-Lobo, 1992; Temte, 1993). Las hembras dan a luz un crío por temporada y lo amamantan durante 4-5 días antes de salir al mar a alimentarse (periodo perinatal) (Heath, 1989). A partir de este momento, alternan viajes de alimentación al mar con periodos de cuidado y alimentación al crío en tierra (Antonelis *et al.*, 1990; Heath *et al.*, 1991). El periodo de lactancia es de un año y en algunos casos puede prolongarse por más tiempo (Peterson y Bartholomew, 1967; Francis y Heath, 1991).

La proporción sexual al nacimiento es de 1:1 y se desvía en favor de las hembras durante la etapa adulta en una proporción de entre 1: 4 y 1:14 (machos adultos:hembras adultas) (Peterson y Bartholomew, 1967; Odell, 1972; Ono y Boness, 1991; Auriol-Gamboa y Zavala-González, 1994). Debido a que no todos los machos son efectivamente reproductores, la proporción sexual operativa es mayor (Le Boeuf *et al.*, 1983; Auriol-Gamboa y Zavala-González, 1994). La desviación de la proporción sexual neonatal se ha interpretado como el resultado de una mayor mortalidad en los machos (Auriol, 1988; Hernández-Camacho, 1996).

El dimorfismo sexual se presenta desde el nacimiento. Los críos macho pesan y miden en promedio más que las hembras ( $\sigma$  75.7 cm y 9 Kg;  $\text{♀}$  72.3 cm y 7.6 kg) (Lluch-Belda, 1969; Le Boeuf *et al.*, 1983; Morales-Vela y Aguayo-Lobo, 1992). En la etapa adulta, los machos son 1.3 veces más grandes que las hembras y presentan algunas características sexuales secundarias (Peterson y Bartholomew, 1967; Lluch-Belda, 1969; Odell, 1981). De acuerdo en parte a estas características diferenciales se reconocen cinco categorías por sexo y edad a lo largo del ciclo de vida de la especie (Tabla 1).

**Tabla 1.- Categorías por sexo y edad en el ciclo de vida del lobo marino de California, *Zalophus californianus*.**

Categoría	Características Morfológicas	Intervalo de edad
Machos adultos	Son de color gris, café oscuro ó negro. Miden entre 2 a 2.5 m de longitud, (Peterson y Bartholomew, 1967; Lluch-Belda, 1969; Orr <i>et al.</i> , 1970). Su cuello es grueso y su cabeza está coronada por una cresta sagital.	Individuos mayores de 9 años (Lluch-Belda, 1969).
Machos subadultos	Su color es similar al de los machos adultos, pero el cuello y la cresta sagital están menos desarrollados. Miden entre 1.5 y 2 m de longitud. La cresta sagital comienza a desarrollarse a partir de los 5 años (Orr, <i>et al.</i> , 1970).	Su intervalo de edad fluctúa entre 5 y 8 años (Lluch-Belda, 1969; Orr, <i>et al.</i> , 1970).
Hembras adultas	Son de color café claro ó crema. Miden entre 1.4 y 1.6 m de longitud. No tienen cresta sagital ni el cuello es tan grueso (Peterson y Bartholomew, 1967; Lluch-Belda, 1969).	Individuos mayores de 5 años (Lluch-Belda, 1969).
Juveniles	Individuos sexualmente inmaduros de ambos sexos. Tienen una longitud de entre 1 y 1.3 m (Aurioles-Gamboa y Zavala-González, 1994).	Su intervalo de edad es entre 1 y 4 años.
Crios	Individuos de ambos sexos. Son de color gris oscuro ó negro y miden al nacer: ♂ 75.7 ± 2.93 cm (n=54) y ♀ 72.3 ± 4.18 cm (n=57) (Le Boeuf <i>et al.</i> , 1983).	Individuos que todavía no cumplen el primer año de edad (Le Boeuf <i>et al.</i> , 1983).

Los machos subadultos y adultos en la costa oeste de Baja California y California migran hacia el norte después de la temporada de reproducción y regresan al final de la primavera antes de que empiece el siguiente periodo reproductivo (Bartholomew y Boolotian, 1960; Peterson y Bartholomew, 1967; Odell, 1975; Mate, 1977). Algunas evidencias sugieren que existe un movimiento migratorio de invierno de machos subadultos de colonias localizadas en el Golfo de California y la costa del Pacífico de Baja California hacia la parte sur del Golfo de California (Aurioles-Gamboa, 1982; Aurioles *et al.*, 1983); mientras que las hembras permanecen en las colonias durante todo el año (Bartholomew y Boolotian, 1960). Estas migraciones parecen estar relacionadas con la distribución y abundancia de las presas (Ainley *et al.*, 1982).

Los lobos marinos se alimentan de una variedad de especies y aunque su dieta

varía geográficamente, sus presas principales son la anchoveta, la macarela, la merluza, la sardina, el calamar y algunos mictófidios (Antonelis *et al.*, 1984; Auriolles *et al.*, 1984; Auriolles, 1988; Lowry *et al.*, 1991; García-Rodríguez, 1995; 1999).

## **1.2 PATRON DE MORTALIDAD EN MAMIFEROS.**

El esquema de mortalidad de diferentes especies de mamíferos tiene características en común. Esto sugiere la hipótesis de que el patrón de mortalidad específico con la edad dentro de las especies asume una forma aproximadamente constante independientemente de las causas de mortalidad (Caughley, 1966). El patrón de mortalidad típico de un mamífero consiste de un periodo inicial de alta mortalidad juvenil, seguido de un periodo de relativa baja mortalidad, concluyendo con un periodo de rápido incremento de mortalidad senil (Caughley, 1966; 1977).

En los mamíferos poligínicos y sexualmente dimórficos, como los pinnípedos, la tasa de mortalidad natural de los machos es mayor que la de las hembras (Ralls *et al.*, 1980; Clinton y Le Boeuf, 1993). Esta diferencia ha sido usualmente atribuida a la presión de la selección sexual, que conlleva a diferencias morfológicas, metabólicas y conductuales entre los sexos (Ralls, 1977; *et al.*, 1980; Clinton y Le Boeuf, 1993).

Bajo este contexto, se espera que el patrón de mortalidad del lobo marino de California se ajuste al descrito para otros mamíferos. Además, considerando que el lobo marino es un pinnípedo altamente poligínico y dimórfico, la tasa de mortalidad de los machos debiera ser mayor que la de las hembras.

## **1.3 OBJETIVO.**

El objetivo de este trabajo fue el de elaborar la tabla de vida del lobo marino de California a partir del registro de los animales marcados con hierro caliente en la colonia reproductiva Los Islotes.

## 2. AREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en la lobera Los Islotes, una pequeña isla rocosa ubicada en el límite nororiental de la Bahía de La Paz, Golfo de California (Lat. 24° 35' 59'' N; Long. 110° 23' 53'' W) (Fig. 1). El clima que caracteriza esta zona es semidesértico con una temperatura y precipitación anual promedio de 23 C° y de <200 mm, respectivamente (García y Mosiño, 1969; Jiménez, 1989).

La isla es habitada por una pequeña colonia reproductora de lobo marino y es uno de los principales sitios de anidación de algunas aves marinas (Carmona *et al.*, 1994).

La población de lobo marino está distribuida principalmente en tres zonas de la isla, y para propósitos de éste estudio se les denominó A, B y C (Fig. 1) (Hernández-Camacho, 1996). Las dos primeras son áreas de reproducción y crianza, mientras que la tercera es una zona de solteros (área marginal donde se congregan los machos adultos que no obtuvieron territorio junto con algunos jóvenes y machos viejos), aunque recientemente se han formado algunos territorios reproductivos. El resto de la isla es utilizada por algunos individuos como zona de descanso.

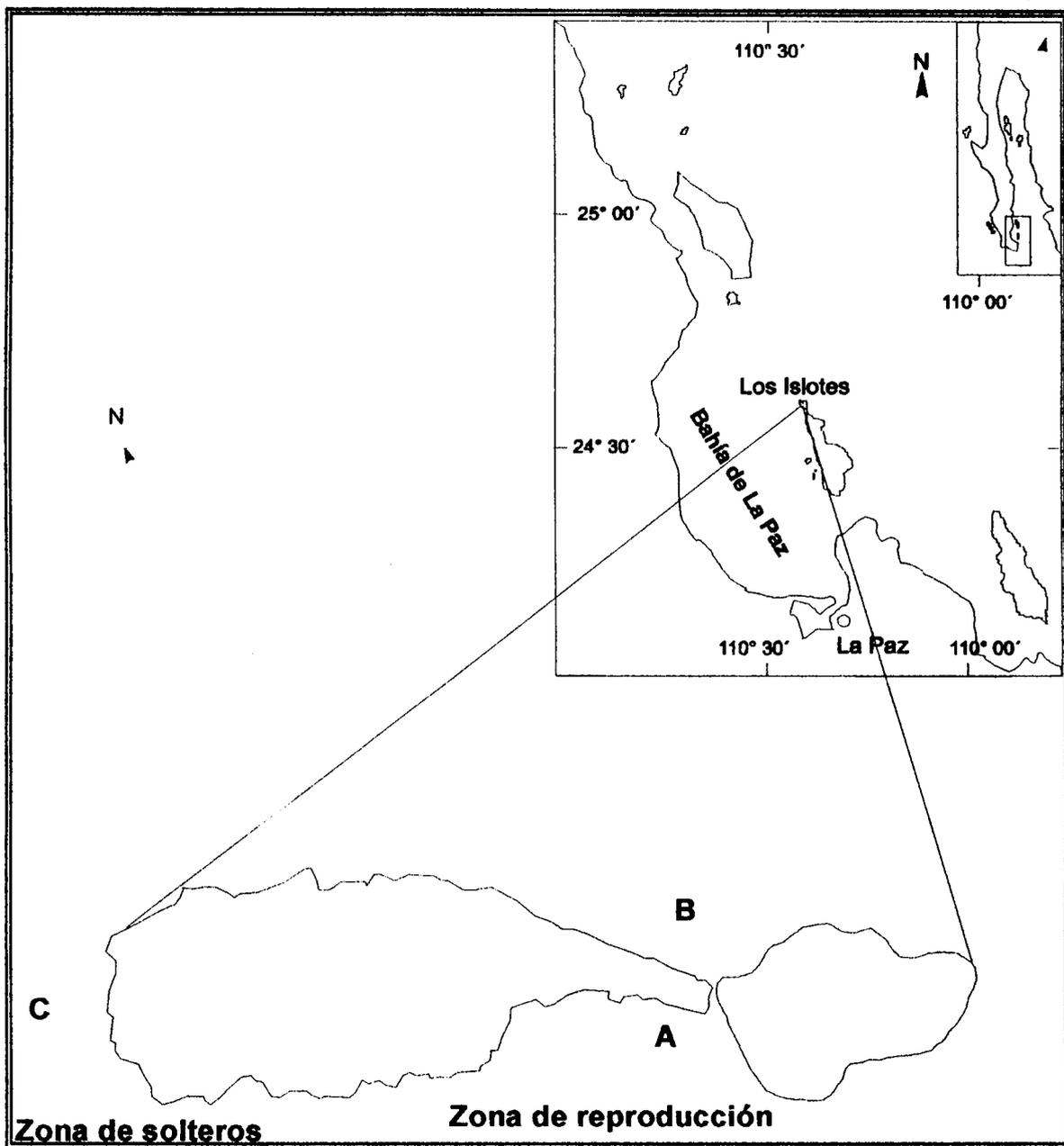


Figura 1. Mapa del área y zonas de estudio.

### 3. MATERIAL Y METODOS

#### 3.1 CAPTURA Y MARCAJE DE CRIOS.

En la temporada reproductiva de los años de 1980 a 1984 se llevó al cabo la captura y el marcaje de 190 críos de lobo marino de California (Tabla 2) (Aurioles y Sinsel, 1988). Las capturas se realizaron durante la primer quincena del mes de julio, cuando la mayoría de los nacimientos habían ocurrido y los críos nacidos al inicio de la temporada aún no salían a mar abierto. Los críos fueron capturados al azar y colocados en corrales de roca en grupos de menos de 10 individuos; cada uno era sexado, medido y pesado e individualizado con marcas de hierro caliente, de aproximadamente 8 cms de largo, impresas en el dorso (Anexo 1, a). El código de marcaje estaba formado por una y hasta tres letras (V, I, L, T) para las dos primeras generaciones, y por 1 y hasta 3 números para las generaciones restantes, lo que facilitó la posterior identificación de los individuos (Aurioles y Sinsel, 1988; Aurioles-Gamboa *et al.*, en prensa).

**Tabla 2.-** Número de críos marcados por sexo y generación durante la temporada reproductiva de 1980 a 1984 en la lobera Los Islotes, Bahía de La Paz, México.

GENERACION	INDIVIDUOS MARCADOS		PORCENTAJE RELATIVO AL TOTAL DE NACIMIENTOS
	♂	♀	
1980	17	8	65.8
1981	18	17	76
1982	19	18	68.5
1983	24	26	100
1984	18	25	87.8
<b>TOTAL</b>	<b>96</b>	<b>94</b>	<b>× 79.6 ± 12.7</b>

Tomada y modificada de Hernández-Camacho (1996).

### **3.2 BUSQUEDA Y REGISTRO DE LOS ANIMALES MARCADOS.**

#### **En la lobera Los Islotes.**

Desde el primer año de marcaje, investigadores de diferentes instituciones participaron en la búsqueda y el registro de los animales marcados (Tabla 3). Auriolos y Sinsel (1988) (Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste) realizaron una búsqueda intensiva y sistemática durante los años de 1980-1981 a 1986-1987, dedicando de 2 a 4 hrs/día cada 2 días/mes. Las observaciones las realizaron desde tierra y bajo el agua alrededor de la isla durante los tres primeros años y desde tierra en los años posteriores, utilizando binoculares (20x50) y equipo de buceo. Para el periodo de 1989-1990 y 1991-1992 a 1993-1994, investigadores del laboratorio de Mamíferos Marinos de la Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS) y de la School for Field Studies (SFS) realizaron registros de oportunidad durante sus actividades de investigación en la isla. Además, la SFS se dedicó a la búsqueda de animales marcados como parte de un proyecto de investigación. Los animales encontrados eran dibujados y fotografiados.

Finalmente, Hernández-Camacho (1996) realizó un seguimiento intensivo durante el periodo de 1993-1994 (junio) y 1994-1995. Las observaciones las realizó desde tierra y efectuó recorridos diarios en embarcación alrededor de la isla. El esfuerzo invertido fue de 5 a 7 hrs/día cada 3-4 días por mes.

En el presente trabajo se continuó con la búsqueda y el registro mensual de los animales marcados para los periodos de 1995-1996 (del 15 al 23 de junio), 1996-1997 (del 5 al 12 de julio, del 28 de julio al 2 de agosto, del 16 al 23 de agosto; del 28 al 29 de septiembre, del 24 al 25 de octubre, del 18 al 19 de noviembre, del 5 al 6 de diciembre, del 1 al 2 de marzo, del 19 al 20 de marzo, del 17 al 18 de abril, del 26 al 27 de mayo y del 6 al 10 de junio.), 1997-1998 (del 21 al 25 de julio, del 8 al 11 de septiembre y del 16 al 20 de junio) y 1998 -1999 (del 24 al 29 de julio y del 20 al 25 de agosto) (Tabla 3). Las observaciones se realizaron desde tierra en las principales zonas de estudio (Fig. 1), utilizando binoculares (15x35) y cámara fotográfica con telefoto. Además, se realizaron recorridos diarios en embarcación alrededor de la isla, aproximadamente al medio día,

**Tabla 3.-** Visitas mensuales realizadas a la lobera por investigadores de diferentes instituciones. Cada periodo anual inicia en julio que corresponde al mes de nacimientos y marcaje y finaliza en junio del siguiente año, completando un año de vida de los individuos.

P \ M	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J
80-81												
81-82												
82-83												
83-84												
84-85												
85-86												
86-87												
87-88												
88-89												
89-90												
90-91												
91-92												
92-93												
93-94												
94-95												
95-96												
96-97												
97-98												
98-99												

P= periodo M= mes

Los cuadros oscuros representan las visitas realizadas durante el presente estudio.

Tomada y actualizada de Hernández-Camacho (1996).

para registrar a los animales que se encontraban fuera de las áreas de estudio. En cada avistamiento se incluyó la fecha, hora, zona (Fig 1) y condición reproductiva del individuo (hembra lactante, hembra sin crío, macho territorial y macho soltero). El esfuerzo de observación fue de 7 hrs/día, invertidas equitativamente en las tres zonas de estudio ( $\bar{x}$  = 2.3 hrs/zona).

Dado que a partir de 1994 la búsqueda fue muy intensiva, se graficó el número de individuos registrados durante las temporadas reproductivas de 1994 a 1998 (excepto 1995) vs. el esfuerzo de observación para determinar el tiempo mínimo necesario en cubrir a toda la población de animales marcados presentes en la lobera y verificar la efectividad del esfuerzo de observación anual invertido durante todos estos años.

### **En otras islas del Golfo de California e Isla Margarita, B.C.S..**

Además de la búsqueda y registros en la colonia Los Islotes, se tuvo acceso a una base de datos de los registros de animales marcados encontrados durante campañas de censos efectuadas por diferentes investigadores desde 1981 en varias islas del Golfo de California e Isla Margarita, costa occidental de Baja California Sur (Aurioles-Gamboa, 1982; Aurioles *et al.*, 1983; Le Boeuf *et al.*, 1983; Zavala-González, 1990; Aurioles-Gamboa y Zavala-González, 1994) (Tabla 4).

### **3.3 IDENTIFICACION DE LOS INDIVIDUOS.**

En los primeros años la identificación se realizó directamente en el campo debido a que las marcas no presentaban grandes deformaciones. En los años posteriores, cuando algún individuo presentaba una marca distorsionada por el crecimiento, se utilizaba su registro fotográfico para la posterior identificación. Las fotografías se comparaban con el catálogo de marcas, verificando componentes (letras ó números), secuencia y correspondencia de sexo, hasta determinar la identidad de los individuos (Hernández-Camacho, 1996).

La mayoría de los individuos registrados durante el presente periodo de estudio habían sido identificados en años anteriores. Sin embargo, cuando se observaba algún individuo no registrado previamente, se fotografiaba para su posterior identificación (de ser necesario) y/o para incluirse en el catálogo fotográfico.

**Tabla 4.- Censos poblacionales realizados por algunos investigadores en varias islas del Golfo de California y en la Isla Margarita, costa occidental de Baja California Sur, durante el periodo de 1981 a 1998.**

<b>GOLFO DE CALIFORNIA</b>	<b>POSICION</b>	<b>NUMERO DE CENSOS</b>
Rocas consagradas	31° 7' N, 114° 29.5' W	6
Isla San Jorge	31° 1' N, 113° 15.5' W	11
Isla Lobos	30° 3' N, 114° 29' W	7
Isla Granito	29° 34' N, 113° 33' W	17
Los Cantiles	29° 29' N, 113° 31.5' W	19
Los Machos	29° 21.5' N, 113° 31.5' W	16
El Partido	28° 53' N; 113° 02' W	16
El Rasito	28° 49.5' N, 113° 0.5' W	43
San Esteban	28° 40' N, 112° 36' W	20
San Pedro Martir	28° 22.5' N, 112° 21' W	19
San Pedro Nolasco	28° 49' N, 121° 12' W	23
Farallón de San Ignacio	25° 26' N, 109° 22' W	16
Total		213
<b>OCEANO PACIFICO</b>		
Isla Margarita	24° 26' N, 111° 50' W	29

Coordenadas obtenidas con el programa de De la Cruz-Agüero (1996).

### 3.4 ESTIMACION DE LA SUPERVIVENCIA.

#### Curvas de supervivencia por generación y sexo.

Hernández-Camacho (1996) recopiló y analizó todos los registros y el material fotográfico (529 fotografías) acumulado desde 1980 hasta 1995, y elaboró las curvas de supervivencia preliminares por sexo de las cinco generaciones de animales marcados.

Los registros obtenidos durante el presente periodo de estudio se incorporaron al historial de avistamientos para actualizar y completar las curvas de supervivencia. A partir

del historial actualizado se determinó el número de individuos vivos al inicio de cada intervalo de edad por generación y sexo ( $n_x$ ) (Tabla 5). En algunos casos, el registro de vida se asumió indirectamente, debido a que los individuos se encontraban alimentándose ó migrando y no eran re-avistados sino hasta años posteriores. Los individuos que desaparecieron en un año y no volvieron a ser vistos fueron considerados como muertos (Ver Resultados: Fuentes de error).

**Tabla 5 .-** Ejemplificación de los registros para los machos de la generación 1980. La edad "0" corresponde al año de nacimiento y marcaje (1980) y la edad "18" al último año de búsqueda (1998).

EDAD \ MARCA	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
V	1	1	1			1	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
VV	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
VVT	1	1		1	1	1	1	-	-	1	-				1	0	0	0	0
VLL	1	1	1	1	1	1	1	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
VLT	1	1	1	1	0	0	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
VTV	1	1		1	1	1	1	-	-	1	-	1	1			1	1	0	0
TT	1	1				1	1	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
TL	1			1	1	1	1	-	-	1	-	1	1	1		1	0	0	0
TV	1	1	1				1	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
TLL	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
TLV	1	1				1	1	-	-	1	-	0	0	0	0	0	0	0	0
TVL	1	1		1		1	1	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
L	1	1	1		1	1	1	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0
$n_x$	13	11	11	11	10	10	9	-	-	4	-	3	3	3	3	2	1	0	0

1= vivo (re-avistado en ese año), | = vivo (re-avistado en años posteriores), 0 = muerto, - = no se visitó la lobera.

Tomada y modificada de Hernández-Camacho (1996).

La supervivencia por edad para cada generación por sexo se estimó de la siguiente forma (Cauhgly, 1977; Krebs, 1985):

$$l_x = \frac{n_x}{n_0} \times 100$$

donde:

$l_x$  = Porcentaje ó proporción de individuos vivos al inicio de la edad  $x$ .

$n_x$  = Número de individuos vivos al inicio de la edad  $x$ .

$n_0$  = Número de individuos vivos inicial (marcados).

Los valores de  $l_x$  para los años en que no hubo registros (Tabla 3) se interpolaron directamente de las curvas de supervivencia de cada generación. Las curvas actualizadas incluyeron hasta los 14 y 18 años de edad para la generación más joven y más vieja respectivamente.

Posteriormente, se estimó el promedio y la desviación estándar de los valores de  $l_x$  para determinar el grado de variación en la supervivencia con la edad y el sexo entre generaciones, a través del coeficiente de variación (una medida de variancia relativa) (Zar, 1984) :

$$C.V. = \frac{s_x}{\bar{l}_x} \times 100$$

donde:

C.V. = Coeficiente de variación.

$\bar{l}_x$  = Promedio de individuos vivos al inicio de la edad  $x$ .

$s_x$  = Desviación estándar a la edad  $x$ .

La supervivencia promedio se calculó hasta los 14 años por ser la edad de la generación más joven al último año de estudio.

### **Patrón general de mortalidad por sexo y edad. Tabla de vida.**

Para definir un patrón general se combinaron las cinco generaciones de animales marcados en una sola generación por sexo (generación acumulada), que se utilizó como modelo para construir la tabla de vida de la población y las respectivas curvas de supervivencia. La generación acumulada incluyó hasta los 14 años, edad de la generación más joven al último año de estudio.

Los parámetros de la tabla de vida, además de la supervivencia ( $l_x$ ), se calcularon de la siguiente forma (Caughley, 1977; Krebs, 1985):

- Mortalidad ( $d_x$ ).

$$d_x = n_x - n_{x+1}$$

donde :

$d_x$  = Número de individuos que mueren durante el intervalo de edad  $x$  a  $x+1$ .

$n_x$  = Número de individuos vivos al inicio de la edad  $x$  de todas las generaciones.

$n_{x+1}$  = Número de individuos vivos al inicio de la edad  $x+1$  de todas las generaciones.

- Tasa de mortalidad ( $q_x$ ).

$$q_x = \frac{d_x}{n_x} \times 100$$

$q_x$  = Tasa de mortalidad durante el intervalo de edad  $x$  a  $x+1$ .

Como se observa, los parámetros de la tabla de vida no son independientes, todos presentan la misma información sólo que de diferentes maneras.

Las curvas de supervivencia ( $l_x$ ) acumuladas para cada sexo se ajustaron a un modelo de regresión no lineal para estimar la supervivencia de los años restantes (15 años en adelante) y completar el esquema de mortalidad para todo el ciclo de vida. Para el ajuste se utilizaron los valores de  $l_x$  de la tabla de vida (de 0 a 14 años) y el último valor de  $l_x$  (edad máxima para cada sexo), que equivale a una supervivencia de cero. La longevidad documentada para el lobo marino de California en vida libre es entre 13 y 15 años para los machos y entre 10 y 11 años para las hembras (Lluch-Belda, 1969; Orr *et al.*, 1970; Aurióles, 1988). Sin embargo, de acuerdo con los últimos registros obtenidos para las generaciones 1980 y 1981, se determinó una longevidad de 16 y 18 años para machos y hembras respectivamente (machos  $l_{17}=0$ ; hembras  $l_{19}=0$ ).

### **Mortalidad diferencial por sexo.**

Para determinar si la mortalidad a lo largo del ciclo de vida fue diferencial entre sexos se realizaron dos análisis. En el primero se probó mediante una prueba de ji-cuadrada (Zar, 1984), si la proporción sexual inicial ó neonatal (1:1) se mantenía a lo largo de la vida de la generación acumulada. El que la proporción sexual neonatal se desvié a favor de un sexo sugiere una diferencia en las tasas de mortalidad y/o de dispersión (Darley, 1971; Ralls *et al.*, 1980; Berteaux, 1993). En este caso, se consideró como un reflejo de mortalidad diferencial debido a que por un lado, las visitas a la lopera se realizaron durante el verano e invierno, cuando se registran los picos de abundancia causados por la afluencia de hembras y machos subadultos migrantes, respectivamente (Aurióles-Gamboa, 1982; Aurióles *et al.*, 1983) y por otro, a que la acumulación de visitas en el tiempo incrementó la probabilidad de observar a los individuos de ambos sexos independientemente de la frecuencia ó duración de los viajes de dispersión (ver Resultados: Fuentes de error). En la segunda prueba, se compararon los parámetros de las curvas estimadas para todo el ciclo de vida a través de un análisis de covariancia

(Morrison, 1976; Bernard, 1981).

### **3.5 FUENTES DE ERROR. Supuestos del método.**

Como en cualquier experimento de marcado- re-avistamiento ó marcado - recaptura, los resultados pudieron estar sujetos a fuentes de error tanto inherentes a los individuos como relacionadas con la técnica *per se* (Caughley, 1977; Eberhardt *et al.*, 1979; Begon, 1989; Pollock *et al.*, 1990). En este caso, la estimación de la supervivencia se basó en los siguientes supuestos:

- 1) El manejo de los animales *y/o* el marcado *per se* no influyó en la probabilidad de supervivencia de los individuos.
- 2) Todas las marcas tuvieron la misma probabilidad de ser identificadas correctamente independientemente del número de caracteres.
- 3) Los individuos de todas las generaciones tuvieron la misma probabilidad de ser observados ó re-avistados independientemente del tamaño de muestra.
- 4) Los individuos fueron altamente filopátricos.

Cada uno de los supuestos fue validado para garantizar la confiabilidad de las estimaciones:

#### **Efecto del marcado.**

Aurioles y Sinsel (1988) demostraron que el marcado con hierro caliente no tuvo un efecto negativo en la supervivencia de los individuos de estas generaciones. Encontraron que las tasas de mortalidad de críos basadas en censos realizados en años de marcaje y no marcaje no fueron significativamente diferentes.

Para confirmar esos resultados y consolidar la validez del primer supuesto, se plantearon las siguientes consideraciones:

Si el marcado con hierro caliente fue una causa directa de mortalidad, entonces....

- 1) su efecto letal sería inmediato, reflejándose en altas tasas de mortalidad durante los

primeros meses de vida. Para comprobarlo, se estimó y analizó la supervivencia mensual para el primer año de vida por sexo de las generaciones 1980 a 1982:

$$I_{x'} = \frac{n_{x'}}{n_0} \times 100$$

donde:

- $I_{x'}$  = Porcentaje ó proporción de individuos vivos al inicio del mes  $x'$ .
- $n_{x'}$  = Número de individuos vivos al inicio del mes  $x'$ .
- $n_0$  = Número de individuos vivos inicial (marcados).

El análisis se realizó únicamente para las tres primeras generaciones porque era de las que se tenía el registro mensual más completo (Tabla 3).

2) su efecto letal se incrementaría proporcionalmente con el número de caracteres en el código (letras ó números). Para verificarlo, se estimó la supervivencia ( $I_x$ ) al primer año de vida por sexo de los críos de todas las generaciones de acuerdo al tamaño de sus códigos (uno, dos ó tres caracteres) y mediante una prueba de independencia (ji-cuadrada) (Zar, 1984) se determinó si había una relación significativa.

### **Legibilidad e identificación de las marcas.**

El diseño y espacio entre los caracteres individuales son muy importantes para el éxito del marcado. Cuando la distancia entre los caracteres no es la adecuada, las marcas pueden crecer juntas y distorsionarse dificultando la identificación (Merrick *et al.*, 1996).

De acuerdo con esta consideración, se esperaría que las marcas formadas por más de un caracter tuvieran una mayor probabilidad de distorsionarse durante el crecimiento del individuo, y por lo tanto de identificarse incorrectamente. Para comprobarlo, se clasificaron las marcas de los individuos de todas las generaciones en legibles y distorsionadas

(cuando presentaban deformación en al menos uno de los caracteres) de acuerdo al tamaño de los códigos (uno, dos ó tres caracteres) y mediante una prueba de independencia (ji-cuadrada) (Zar, 1984) se determinó la posible relación.

Para el análisis se consideraron las marcas registradas a partir de 1994, correspondientes a individuos adultos mayores de 10 años de edad, que de acuerdo con Lluch-Belda (1970) ya habían alcanzado la talla máxima.

### **Efecto del tamaño de la muestra. Probabilidad de re-avistamiento.**

Debido a que el número de individuos marcados de cada generación no fue el mismo (tabla 2), se evaluó si el tamaño de la muestra influyó en la probabilidad de re-avistar a los individuos de cada generación durante una visita.

Para determinarlo, se compararon las frecuencias de re-avistamiento relativas de cada uno de los individuos de ambos sexos de las generaciones 1980 a 1982 durante sus tres primeros años de vida a través de un análisis de variancia de una vía (Zar, 1984). La frecuencia de re-avistamiento individual se calculó de la siguiente forma:

$$Fr = \frac{r}{v} \times 100$$

donde:

- Fr = Frecuencia de re-avistamiento relativa.
- r = Número de visitas mensuales en las que se re-avistó un individuo durante sus tres primeros años de vida.
- v = Total de visitas mensuales realizadas a Los Islotes durante los años x.

La comparación se realizó únicamente para esas generaciones y años porque era de los que se tenía el registro mensual más completo (Tabla 3).

### **Ausencias permanentes. Filopatría.**

Se asumió que los individuos fueron altamente filopátricos. Sin embargo, es probable que algunos se hayan ausentado por periodos prolongados o se hayan establecido en otras poblaciones, siendo entonces considerados como muertos.

Para determinar qué proporción de la población siguió este patrón y por lo tanto pudo ser considerada como muerta, se calcularon los periodos anuales de máxima ausencia continua de cada individuo por sexo (excepto los que desaparecieron antes de cumplir el primer año de vida) y se agruparon por su duración, para obtener la distribución de frecuencias de los tiempos de dispersión (grados de fidelidad al sitio de nacimiento).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. BUSQUEDA DE LOS ANIMALES MARCADOS. Esfuerzo de observación.

El esfuerzo dedicado a la búsqueda de los animales marcados desde 1980 a la fecha se muestra en la tabla 6. El mayor esfuerzo se concentró en los primeros y en los últimos años. En total se invirtieron aproximadamente 1667 hrs, de las cuales el 47% (780 hrs.) correspondieron al presente periodo de estudio.

En cuanto al análisis para determinar la efectividad del esfuerzo de observación, se encontró que el tiempo mínimo necesario para registrar a toda la población de animales marcados en los años de 1994, 1996, 1997 y 1998 fue de 54, 42, 48 y 48 hrs para los

**Tabla 6.-** Esfuerzo de observación y participantes en la búsqueda y registro de los animales marcados desde el año de 1980 a la fecha en la lobera Los Islotes.

PERIODO ANUAL	TIEMPO DE BUSQUEDA			PARTICIPANTES
	DIAS	HORAS	× HORAS/DÍA	
1980-1981	20	80	4	Aurioles y Sinsel (1988)
1981-1982	18	72	4	Aurioles y Sinsel (1988)
1982-1983	12	48	4	Aurioles y Sinsel (1988)
1983-1984	16	64	4	Aurioles y Sinsel (1988)
1984-1985	10	40	4	Aurioles y Sinsel (1988)
1985-1986	2	8	4	Aurioles y Sinsel (1988)
1986-1987	2	8	4	Aurioles y Sinsel (1988)
1987-1988	-	-	-	-
1988-1989	-	-	-	-
1989-1990	8	56	7	UABCS
1990-1991	-	-	-	-
1991-1992	9	63	7	SFS
1992-1993	14	98	7	SFS
1993-1994	24	168	7	SFS
1994-1995	26	182	7	SFS/Hernández-Camacho (1996)
1995-1996	9	90	10	Presente trabajo
1996-1997	43	430	10	Presente trabajo
1997-1998	14	140	10	Presente trabajo
1998-1999	12	120	10	Presente trabajo
<b>TOTAL</b>	<b>239</b>	<b>1667</b>	<b>6.4</b>	

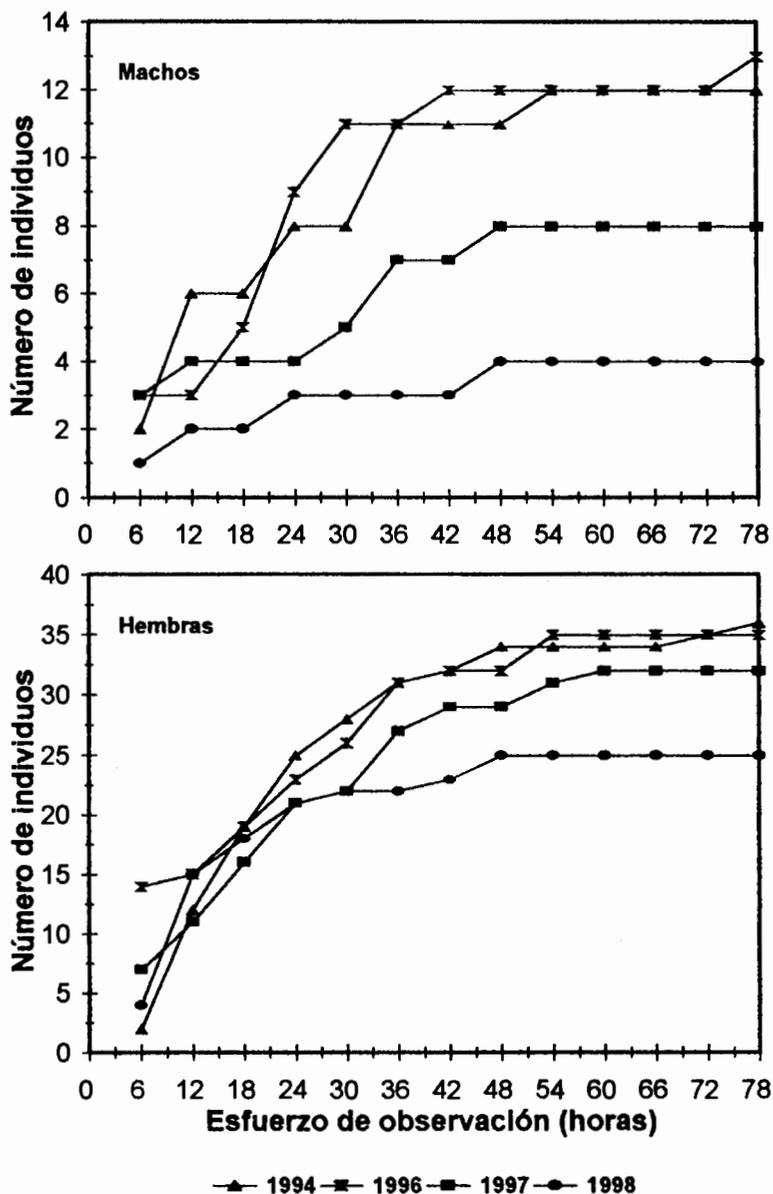
machos y de 48, 54, 60 y 48 hrs para las hembras respectivamente (Fig 2). Como se observa, la tendencia en el esfuerzo mínimo requerido con el tiempo fue diferente entre sexos. Mientras que en los machos el tiempo disminuyó con los años, en las hembras se incrementó en 1996 y 1997 y volvió al valor inicial en 1998. El patrón en los machos coincidió con la disminución en el número de individuos (de 19 individuos en 1994 a 3 individuos en 1998), y aunque en las hembras también hubo una disminución (de 42 individuos en 1994 a 26 individuos en 1998), aparentemente el esfuerzo no estuvo relacionado con el tamaño de la población. Esto pudo deberse a que probablemente durante el evento de El Niño (1997-1998), las hembras salieron más temprano e/o incrementaron la duración de los viajes de alimentación (Costa *et al.*, 1991; Feldkamp, *et al.*, 1991; Heath *et al.*, 1991; Iverson *et al.*, 1991) requiriéndose más tiempo para registrarlas a todas.

El esfuerzo mínimo de observación promedio para los cuatros años fue de  $48 \pm 4.2$  y de  $52.5 \pm 5$  hrs para machos y hembras respectivamente. Por lo que considerando que probablemente a menor tamaño de la población menor esfuerzo necesario (como se observó en los machos), el tiempo anual invertido durante los periodos de 1980-1981 a 1984-1985 y 1989-1990, cuando la población era más grande, debió ser suficiente para registrar a la mayoría de los individuos (Tabla 6). Mientras que el esfuerzo invertido durante los periodos de 1985-1986 a 1988-1989 y 1990-1991 fue insuficiente, y nulo en algunos casos (Tabla 6). Sin embargo, es muy probable que todos los individuos que no fueron re-avistados y que sobrevivieron a estos periodos hayan sido registrados en los años posteriores. De acuerdo con el historial de avistamientos, el  $60.5 \% \pm 27.3$  de los registros de vida de los individuos de todas las generaciones para estos años fueron determinados indirectamente.

## **4.2 RE-AVISTAMIENTOS E IDENTIFICACION DE LOS ANIMALES MARCADOS.**

### **En la lobera Los Islotes.**

Se re-avistaron un total de 13, 8 y 5 machos y de 38, 33 y 26 hembras de todas las



**Figura 2.** Número de individuos observados en función del esfuerzo de observación invertido durante la temporada reproductiva de los años de 1994, 1996, 1997 y 1998 en la lobera Los Islotes.

generaciones durante los periodos de 1996-1997, 1997-1998 y 1998-1999 respectivamente. El 46, 63 y 40% de los machos fueron territoriales mientras que el 76, 73 y 73% de las hembras se observaron amantando a críos en los mismos periodos

respectivamente. Todos los individuos habían sido registrados e identificados en años anteriores y estaban incluidos en el catálogo fotográfico, con excepción de un macho de la generación 1980 y una hembra de la generación 1983 que fueron re-avistados en 1996 por primera y única vez después del marcaje y de un macho de la generación 1984 no incluido en el catálogo fotográfico, que se observó por última vez en el año de 1985 y volvió a ser registrado en 1996 como territorial.

### En otras islas del Golfo de California e Isla Margarita, B.C.S.

Únicamente se observaron tres individuos marcados (2 hembras y 1 macho) durante los 242 censos realizados en otras colonias del Golfo de California e Isla Margarita desde el año de 1980 (Tabla 7). Todos los re-avistamientos se registraron en el Golfo de California. La hembra "011" se observó en buena condición y amamantando a un crío. Nunca volvió a ser registrada en Los Islotes. La hembra "57" presentó un estado de aparente desnutrición mientras que el macho "35" apareció en buena condición. Ambos individuos regresaron a Los Islotes para reproducirse (Anexo 1, c-d y e-f). La hembra "57" volvió a ser vista a partir de 1991 y fue registrada con crío en las temporadas de 1993, 1994, 1996, 1997 y 1998 mientras que el macho "35" también fue visto a partir de ese año y registrado como territorial en las temporadas de 1994 y 1996.

**Tabla 7.-** Animales marcados observados durante los censos realizados en otras colonias reproductivas en el Golfo de California e Isla Margarita durante el periodo de 1980 a 1998.

SEXO	MARCA	GENERACION	ULTIMO REGISTRO EN LOS ISLOTES	LOCALIDAD DE AVISTAJE	FECHA DE AVISTAJE	DISTANCIA RECORRIDA (Km)*
♀	11	1982	agosto 1984	I. San Esteban	julio 1997	508
♀	57	1983	febrero 1984	I. Granito	julio 1984	638
♂	35	1984	julio 1985	I. San Pedro Martir	agosto 1985	465

\* Distancia mínima en línea recta desde Los Islotes a la localidad de avistaje (Obtenidas con el programa de De la Cruz-Aguero, 1996).

### 4.3 FUENTES DE ERROR. Validación de los supuestos.

#### Efecto del marcado.

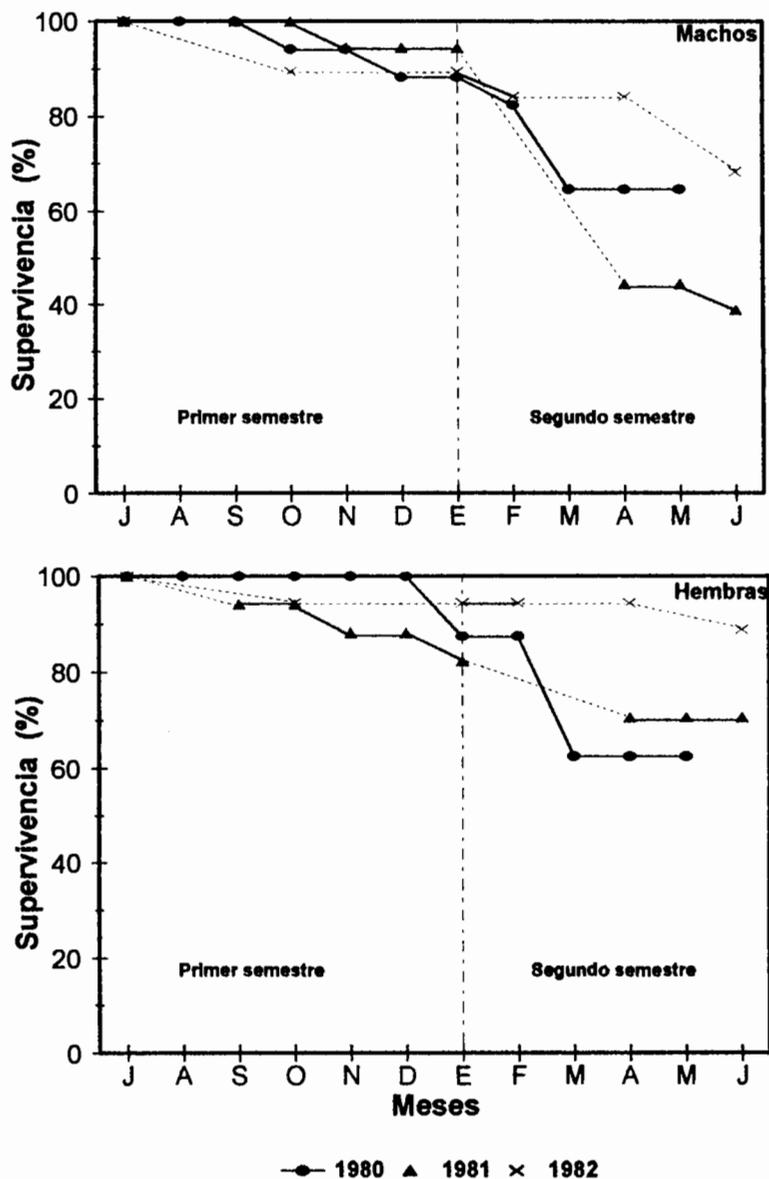
*Supervivencia mensual:* En la figura 3 se muestra que la mayoría de los críos murió durante el segundo semestre de vida. La supervivencia al primer semestre fue de 88, 94 y 90% en los machos y del 88, 82 y 94% en las hembras de las generaciones 1980 a 1982 respectivamente, mientras que al primer año de vida únicamente sobrevivieron el 59, 39 y 68% de los machos y el 63, 71 y 89% de las hembras de las mismas generaciones.

*Tamaño de los códigos:* La supervivencia de los críos fue independiente del tamaño de los códigos (Machos:  $\chi^2 = 2.27$   $p > 0.05$   $n = 96$ , 2 g.l.; Hembras:  $\chi^2 = 1.62$   $p > 0.05$   $n = 94$ , 2 g.l.). En los machos, los individuos con uno y tres caracteres sobrevivieron casi en el mismo porcentaje (55.5 % y 54.5% respectivamente) y estuvieron por debajo de los de dos caracteres (70%), mientras que en las hembras la supervivencia se incrementó con el tamaño de los códigos (de 62.5% en las de uno a 81% en las de tres), contrario a lo esperado de haber un efecto letal por el marcado (Fig 4).

La baja mortalidad en los meses inmediatos al marcaje así como la independencia entre la supervivencia de los críos y el tamaño de los códigos confirmaron que el marcado con hierro caliente no influyó negativamente en la supervivencia de los individuos de las generaciones marcadas.

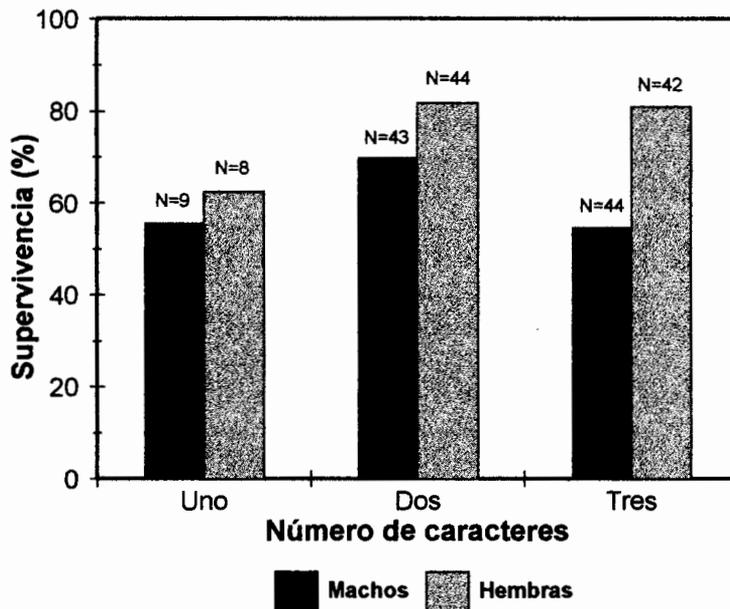
#### Legibilidad e Identificación de las marcas.

El análisis estadístico demostró que la legibilidad de las marcas fue independiente del tamaño de los códigos (número de caracteres) ( $\chi^2 = 0.7$   $p > 0.05$   $n = 61$ , 2 g.l.). En total se identificaron 61 marcas diferentes (5% de un caracter, 43% de dos caracteres y 52% de tres caracteres) (Fig 5). Las marcas de dos y tres caracteres se distorsionaron en un mismo porcentaje mientras que ninguna marca de un caracter se distorsionó, lo cual se debió al tamaño de la muestra y no por tener un solo caracter.

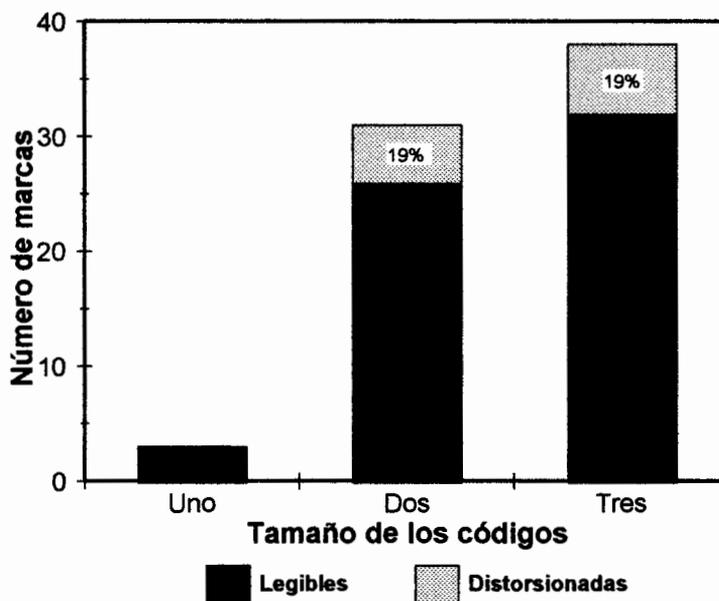


**Figura 3.-** Supervivencia mensual de críos de las generaciones 1980, 1981 y 1982 por sexo. Las líneas punteadas representan los meses en que no hubo búsqueda. Tomada y modificada de Auriolos y Sinsel (1988).

Dado que la legibilidad de las marcas fue independiente del tamaño de los códigos y de que únicamente el 18% del total de las marcas analizadas presentó alguna deformación, se concluyó que no solo todas las marcas tuvieron la misma probabilidad de



**Figura 4.-** Supervivencia de los críos de las cinco generaciones por sexo de acuerdo al tamaño de los códigos. Los valores sobre las barras representan el número de críos que se incluyeron en cada una de las categorías.



**Figura 5.-** Marcas identificadas de acuerdo al tamaño y legibilidad de los códigos durante los años de 1994 a 1998. Los valores dentro de las barras representan el porcentaje de marcas distorsionadas.

ser identificadas correctamente sino que esta probabilidad fue muy alta.

### **Efecto del tamaño de la muestra. Probabilidad de re-avistamiento.**

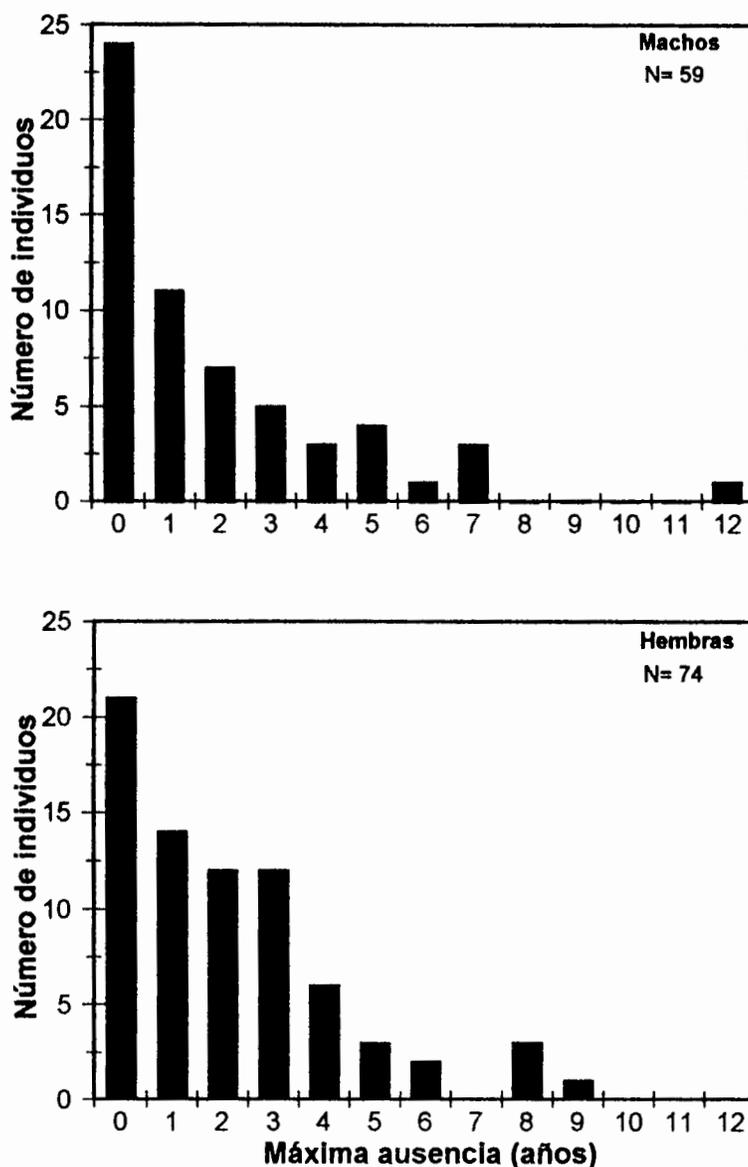
La frecuencia de re-avistamiento durante los tres primeros años de vida no fue significativamente diferente entre generaciones (1980, 1981 y 1982) (machos:  $F=0.69$   $p>0.05$   $n=54$ ; hembras:  $F=2.17$   $p>0.05$   $n=43$ ), por lo que la probabilidad de observar a los individuos de esas generaciones debió ser la misma. Los machos de las tres generaciones fueron observados en un promedio de  $56.48\% \pm 22.9$ ,  $58.37\% \pm 19.8$  y  $49.65\% \pm 27.4$  de las visitas, mientras que las hembras en un  $53.93\% \pm 28.8$ ,  $52.30\% \pm 24$  y  $36.87\% \pm 23.7$  de las visitas respectivamente.

Por lo tanto, las estimaciones de supervivencia no se vieron afectadas por el tamaño de la muestra. Aunque en el análisis se consideraron únicamente los tres primeros años, es probable que lo mismo haya ocurrido a lo largo de la vida de los individuos. La probabilidad de re-avistamiento debió incrementarse con la edad en ambos sexos debido al progresivo acceso a la población reproductiva. Además, se espera que esta probabilidad haya sido la misma para las generaciones restantes, ya que en algunos casos, la diferencia en el número de individuos marcados entre estas generaciones y las analizadas fue parecida ó menor que la encontrada entre éstas últimas (Tabla 2).

### **Ausencias permanentes. Filopatría y fidelidad al sitio.**

La distribución de los periodos de máxima ausencia continua de los individuos de las generaciones marcadas se muestra en la figura 6. Los individuos de ambos sexos mostraron una alta filopatría. La mayoría de los animales (92 % de los machos y 92 % de las hembras) se ausentó por periodos que no fueron más allá de los 5 años continuos. La máxima ausencia registrada fue de 12 años en los machos (1.7% de los individuos) y de 9 años en las hembras (1.3% de los individuos).

Además de la alta filopatría, los individuos mostraron preferencia por alguna zona de la lopera (Fidelidad al sitio). El 60% de los machos reproductores ( $N=10$ ) registrados



**Figura 6.** Distribución de los periodos de máxima ausencia continua de los individuos marcados de todas las generaciones por sexo, en la lobera Los Islotes durante los dieciocho años de estudio. No se consideraron los individuos que desaparecieron antes de cumplir el primer año de vida.

desde 1994 regresaron al mismo territorio año con año, mientras que para el mismo periodo, el 75% de las hembras (N=36) fueron observadas amamantando a sus críos en

las mismas zonas.

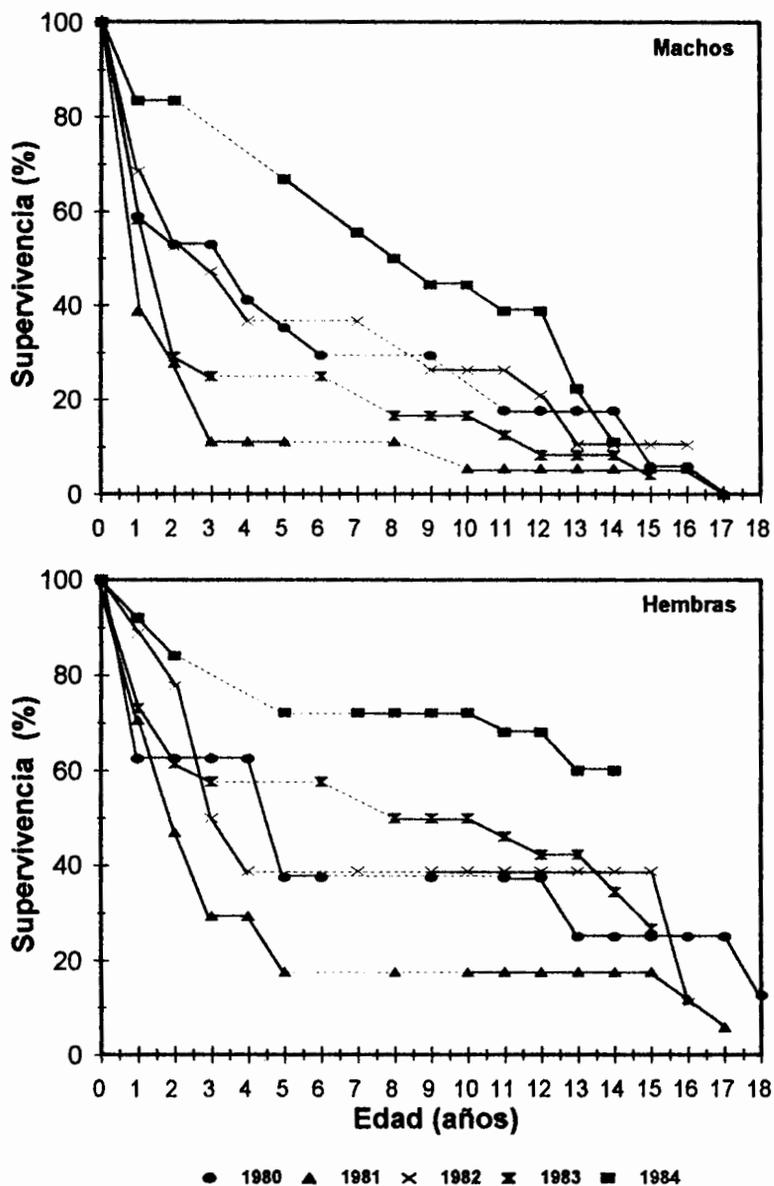
#### 4.4 ESTIMACION DE LA SUPERVIVENCIA.

##### Curvas de supervivencia por generación y sexo.

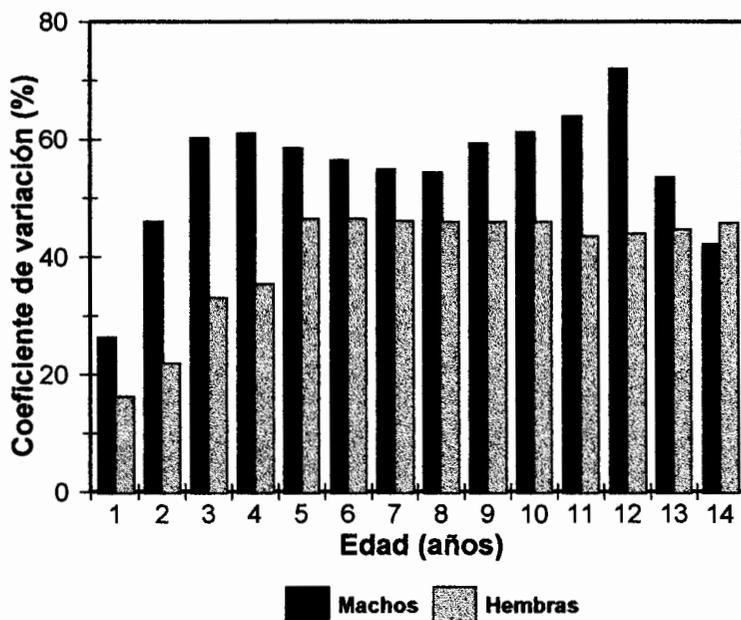
Las curvas de supervivencia actualizadas para cada generación por sexo se muestran en la figura 7. Los machos tuvieron una mayor mortalidad que las hembras a lo largo de los años en todas las generaciones. Se observó una alta mortalidad juvenil en ambos sexos, sobreviviendo a la madurez sexual entre 11 y 67% de los machos y entre 18 y 72% de las hembras. A partir de este momento, la tasa de mortalidad en los machos disminuyó y volvió a incrementarse entre los 10 y 11 años de edad. Ningún macho de las generaciones 1980 y 1981 sobrevivió a los 17 años, mientras que al último de año de estudio (1998) aún sobrevivían 11, 4 y 11% de los individuos de las generaciones de 1982 (de 16 años de edad), 1983 (de 15 años de edad) y 1984 (de 14 años de edad) respectivamente.

En las hembras, se presentó un periodo de cero mortalidad de más de 5 años (excepto en la generación 1983) seguido de altas tasas de mortalidad. Al último año de estudio, aún sobrevivían 13, 6, 11, 27 y 60% de los individuos de las generaciones 1980 (de 18 años de edad) a 1984 (de 14 años de edad) respectivamente.

La supervivencia fue más variable en los machos que en las hembras en todos los años (excepto a la edad 14) (Fig. 8). En ambos sexos, la variación fue menor en los primeros años y se incrementó hacia la madurez sexual (Coeficiente de variación promedio: Juvenil: ♂  $48.4 \pm 14.08$ , ♀  $26.6 \pm 7.8$ ; Subad:  $56.05 \pm 1.6$ ; adultos: ♂  $58.7 \pm 9.2$ , ♀  $45.50 \pm 0.9$ ). En los machos, la variabilidad disminuyó anualmente en la etapa subadulta y volvió a incrementarse en la etapa adulta disminuyendo otra vez a partir de los 13 años de edad, mientras que en las hembras se mantuvo constante a lo largo del tiempo. Estos patrones de variabilidad resultaron en una supervivencia al último año (edad 14) de entre 6 y 18% en los machos y de entre 18 y 60% en las hembras.



**Figura 7.-** Curvas de supervivencia por sexo de las cinco generaciones de lobo marino marcadas con hierro caliente en la lobera Los Islotes, Bahía de La Paz, a principios de la década de los ochentas. Las líneas punteadas representan los años en que no se visitó la lobera.



**Figura 8.** Variabilidad en la supervivencia entre generaciones con la edad y el sexo de los lobos marinos marcados con hierro caliente en la lobera Los Islotes.

### Patrón general de mortalidad por sexo y edad. Tabla de vida.

El patrón de mortalidad obtenido del análisis de la tabla de vida (Tabla 8) se presenta en las figuras 9 y 10. Ambas muestran el esquema de mortalidad, sólo que de diferentes maneras (curvas de supervivencia y tasa de mortalidad). Los valores para los 15 años de edad en adelante se obtuvieron del ajuste de la curva acumulada (Anexo 2). Los primeros años fueron de alta mortalidad en ambos sexos. El patrón de mortalidad juvenil fue similar entre sexos y se caracterizó por una mortalidad inicialmente alta que disminuyó con el tiempo. La supervivencia al final de esta etapa fue de 34 y 49% para los machos y las hembras respectivamente (Fig. 9).

A partir de la madurez sexual el patrón cambió entre sexos. La tasa de mortalidad en los machos se incrementó hacia los 13 años de edad, disminuyó en los años siguientes y volvió a incrementarse. Ningún macho sobrevivió a los 17 años de edad. En las hembras

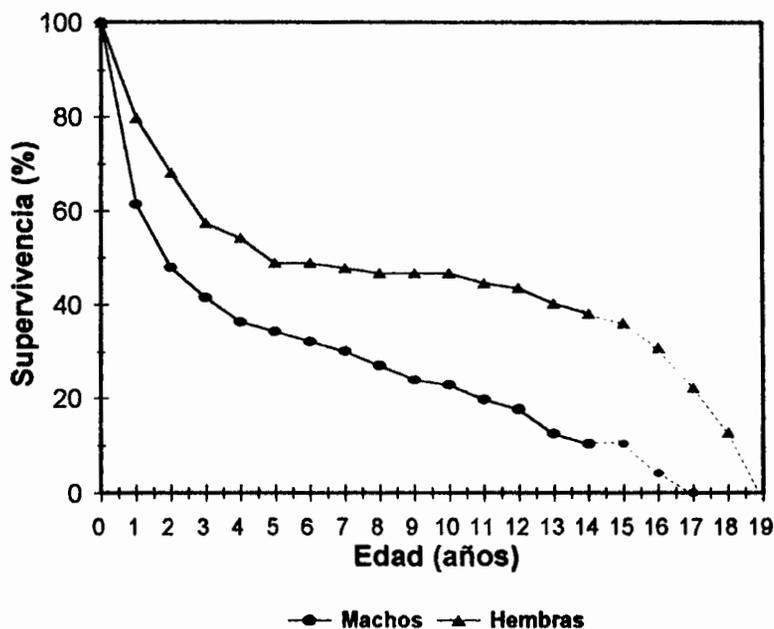
**Tabla 8.-** Tabla de vida para machos y hembras de lobo marino de California obtenida a partir de los datos combinados de las cinco generaciones de animales marcados con hierro caliente (\*valores estimados).

### MACHOS

Edad	nx	Supervivencia lx	Mortalidad dx	Tasa de mortalidad qx
0	96	100	37	38.54
1	59	61.46	13	22.03
2	46	47.92	6	13.04
3	40	41.67	5	12.5
4	35	36.46	2	5.71
5	33	34.38	2	6.06
6	31	32.29	2	6.45
7	29	30.21	3	10.34
8	26	27.08	3	11.54
9	23	23.96	1	4.35
10	22	22.92	3	13.64
11	19	19.79	2	10.53
12	17	17.71	5	29.41
13	12	12.5	2	16.67
14	10	10.42	0	0
15*	10	10.42	6	60
16*	4	4.16	4	100
17*	0	0		

### HEMBRAS

Edad	nx	Supervivencia lx	Mortalidad dx	Tasa de mortalidad qx
0	94	100	19	20.21
1	75	79.79	11	14.67
2	64	68.09	10	15.63
3	54	57.45	3	5.56
4	51	54.26	5	9.8
5	46	48.94	0	0
6	46	48.94	1	2.17
7	45	47.87	1	2.22
8	44	46.81	0	0
9	44	46.81	0	0
10	44	46.81	2	4.55
11	42	44.68	1	2.38
12	41	43.62	3	7.32
13	38	40.43	2	5.26
14	36	38.3	2	5.56
15*	34	36.17	5	14.71
16*	29	30.85	8	27.59
17*	21	22.34	9	42.86
18*	12	12.76	12	100
19*	0	0		

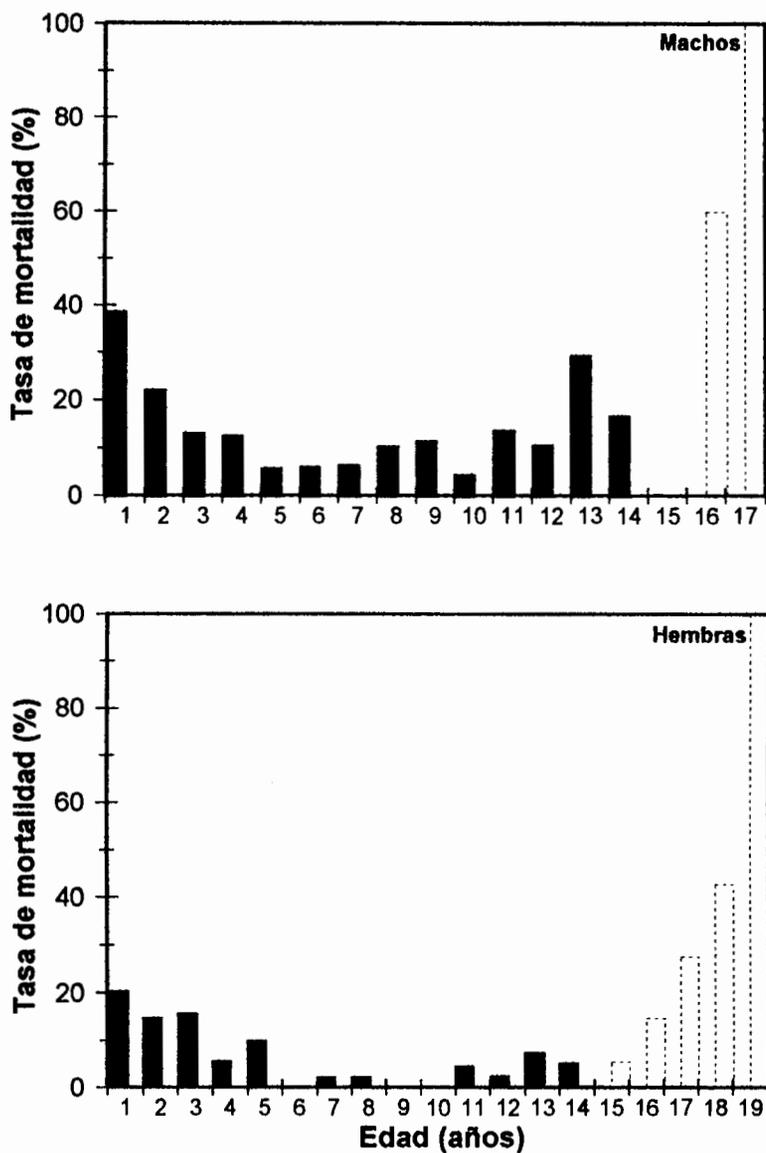


**Figura 9.-** Curvas de supervivencia "acumuladas" por sexo para el lobo marino de California en la lobera Los Islotes, Bahía de La Paz, México (Las líneas punteadas representan los valores estimados).

se presentó un periodo de estabilidad entre los 6 y 10 años, donde la tasa de mortalidad fue entre 2 y 0%, a partir del cual se incrementó hasta llegar a los 19 años de edad, cuando desapareció la generación (Fig. 10).

La tasa de mortalidad en los machos fue mayor que en las hembras desde el primer año de vida (Fig. 10). El análisis de covarianza demostró que la diferencia en la supervivencia a lo largo de la vida fue significativamente diferente ( $T^2=53451.5$ ; 4, 27 g.l.;  $p < 0.05$ ). No obstante, al analizar los cambios en la proporción de sexos en el tiempo, se encontró que la desviación de la proporción sexual neonatal (1:1) en favor de las hembras fue significativa a partir de los ocho años de edad, cuando los individuos estaban por entrar a la edad adulta (Crios  $\chi^2 = 1.94$   $p > 0.05$ ,  $n = 134$  1 g.l.; juveniles  $\chi^2 = 2.14$   $p > 0.05$ ,  $n = 79$  1 g.l.; machos subadultos y hembras adultas  $\chi^2 = 4.62$   $p < 0.05$ ,  $n = 70$  1 g.l.).

Estos resultados muestran que aunque los machos murieron más que las hembras desde el primer año de vida, no fue sino hasta los 8 años de edad cuando la diferencia



**Figura 10.** Tasa de mortalidad "acumulada" por edad y sexo para el lobo marino de California (las barras punteadas representan los valores estimados).

acumulada desde los primeros años provocó un cambio significativo en la proporción sexual en favor de las hembras.

## 5. DISCUSION

### 5.1 EL MERCADO CON HIERRO CALIENTE. Fuentes de error.

#### Por la técnica empleada.

El mercado se llevó al cabo durante la segunda quincena del mes de julio, cuando la mayoría de los críos habían nacido (Auriolles y Sinsel, 1988), garantizando una muestra representativa de la población (tabla 2). La captura se realizó aleatoriamente en toda la zona de territorios para eliminar el posible sesgo relacionado con la distribución diferencial de los individuos, ya que en especies como el elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*), el lobo fino del norte (*Callorhinus ursinus*), el lobo fino Antártico (*Arctocephalus gazella*) y el elefante marino del sur (*M. leonina*) se ha encontrado que la distribución de las hembras con sus críos dentro de los territorios está relacionada directamente con las condiciones físicas de los individuos y con la edad y/o experiencia de las madres, factores que influyen significativamente en la probabilidad de supervivencia de los críos (Reiter *et al.*, 1981; Lunn y Boyd, 1991, 1993; Trites, 1991; Arnborm *et al.*, 1997).

El mercado con hierro caliente resultó una técnica de gran utilidad al ofrecer marcas permanentes y legibles en el tiempo (Anexo 1), a diferencia del etiquetado y las pinturas epóxicas comunmente utilizadas en pinnípedos. El bajo porcentaje de distorsión (18%), garantizó la confiabilidad en la identificación, además de que por el adecuado diseño y espacio entre los caracteres, las marcas de cualquier tamaño (número de caracteres) tuvieron la misma probabilidad de ser identificadas correctamente.

El tamaño y la ubicación de las marcas (dorsal) permitió la identificación a grandes distancias (de hasta 100 mts con binoculares) y a pesar de la aglomeración de individuos en la colonia, por lo que la probabilidad de haber perdido algún individuo presente durante una visita debió ser baja. Además, por la simplicidad de los códigos (números y letras arábicas) las marcas pudieron ser identificadas fácilmente por cualquier observador, eliminándose el sesgo producido por errores de identificación.

Uno de los principales problemas en cualquier método de marcado es que la

experiencia de la captura y/o el etiquetado ó marcado *per se* puede resultar perjudicial para la supervivencia de los individuos (Caughley, 1977; Mattlin, 1978; Begon, 1989; Trites, 1991). Sin embargo, de acuerdo con lo encontrado por Auriolles y Sinsel (1988) y con los resultados obtenidos en este trabajo se determinó que el marcado con hierro caliente no influyó negativamente en la supervivencia de los animales. Lo mismo se ha reportado para el lobo marino de Steller (*Eumetopias jubatus*) (Merrick *et al.*, 1996), donde después del marcaje de críos con hierro caliente en la Isla Marmot, Alaska, no se encontró diferencia significativa entre la supervivencia de críos marcados y no marcados. Además, al igual que en el presente trabajo, ningún individuo murió durante las operaciones de marcado. Cabe mencionar que un mínimo porcentaje de las marcas identificadas en este trabajo (18%) presentaron cicatrices en su interior, lo que sugiere que el marcado no causó heridas que pudieran provocar infecciones.

Al evaluar la posible influencia del tamaño de la muestra en la probabilidad de re-avistamiento de los individuos, se encontró que al menos durante los tres primeros años de vida todas las generaciones tuvieron la misma probabilidad de ser observadas. Aunque no se tuvieron datos para evaluarlo en años posteriores, es muy probable que lo mismo haya ocurrido a lo largo de la vida de los individuos. La probabilidad de re-avistamiento debió incrementarse con la edad en ambos sexos, ya que de acuerdo a lo documentado en otras especies, la fidelidad al sitio de nacimiento aumenta con la edad, presentando la mayor filopatría las clases de edad con mayores tasas reproductivas (Baker *et al.*, 1995; tomado de Gentry, 1998). Además, se espera que la probabilidad de re-avistamiento fuera la misma para las generaciones no consideradas en el análisis (1983 y 1984), ya que en algunos casos la diferencia en el número de animales marcados entre estas generaciones y las analizadas fue parecida o menor a la encontrada entre estas últimas (Tabla 2).

### **Filopatría.**

Los individuos de ambos sexos no solo fueron altamente filopátricos sino que mostraron una alta especificidad al sitio (fidelidad al sitio), al igual que lo documentado en

otros pinnípedos (Eléfante marino del norte, Reiter *et al.*, 1981; Foca de Weddell, Croxall y Hiby, 1983; foca común, Yochem *et al.*, 1987; lobo fino Antártico, Boyd *et al.*, 1990, Lunn y Boyd, 1991; foca monje, Gilmartin *et al.*, 1993; lobo fino del norte, Gentry, 1998 y elefante marino del sur, McMahon *et al.*, 1999; Pistorius *et al.*, 1999). La mayoría de los animales se ausentó por periodos menores a 5 años por lo que, si se considera que el esfuerzo de observación acumulado fue de entre 14 y 18 años dependiendo de la generación, es muy probable que la mayoría de los individuos hayan sido re-avistados durante alguna de las visitas, reduciendo el error en la estimación, particularmente en los primeros años para los que el esfuerzo acumulado fue mayor.

La distribución de los periodos de máxima ausencia continua fue similar entre sexos (Fig. 6), sin embargo, no significa que presenten un patrón de dispersión similar, ya que en el análisis no se consideró la frecuencia con la que los individuos abandonaron la lopera. Por el contrario, se espera que de acuerdo con lo documentado para otros mamíferos, los machos hayan abandonado la colonia con mayor frecuencia (Greenwood, 1983; Clutton-Brock, 1989; Gentry, 1998). La tendencia de los machos ha abandonar los sitios natales o reproductivos puede deberse a que los beneficios potenciales de la dispersión son mayores para los machos que para las hembras (Greenwood, 1983). En el caso de los machos de lobo marino de California, los movimientos de migración permiten encontrar áreas adecuadas para la alimentación, favoreciendo el rápido crecimiento (Aurioles, 1988). Los costos de la dispersión son mayores para las hembras debido a los altos requerimientos energéticos de la gestación y la lactancia y a su menor edad de la primera reproducción (Greenwood, 1983; Clutton-Brock, 1989).

Los escasos registros de animales en otras islas (Tabla 7), particularmente de individuos adultos, fueron otro indicador de la alta filopatría. El número de animales encontrados equivalió a sólo 0.52% del total de la población de animales marcados. Sin embargo, es muy probable que debido al tamaño de esas poblaciones (de hasta más de 3000 individuos en Isla San Esteban e Isla San Jorge; Le Boeuf *et al.*, 1983; Aurioles-Gamboa y Zavala-González, 1994), y al limitado e insuficiente esfuerzo de observación no

se hayan registrado algunos individuos a pesar de que estar presentes en estos lugares.

La filopatría representa un riesgo potencial de endogamia (Gadgil, 1971; Greenwood, 1983; Johnson y Gaines, 1990), por lo que podría pensarse que en realidad un número significativo de animales se estableció en otras colonias, pero no fueron detectados. No obstante, es probable que un mecanismo diferente a la dispersión pudiera haber operado para evitar la endogamia. De acuerdo con Clutton-Brock (1989), en especies poligínicas donde las hembras no se transfieren entre sitios reproductivos, el lapso entre el nacimiento y la primera reproducción excede la vida reproductiva promedio de los padres. Por lo tanto, los padres salen de las agregaciones reproductivas antes de que sus hijas comiencen a aparearse evitando así la endogamia.

En el lobo fino del norte las hembras inician su actividad reproductiva entre los 5 y 7 años de edad, que es un tiempo considerablemente mayor a la vida promedio territorial de un macho, 1.5 años (Gentry, 1998). En el caso de lobo marino de California, las hembras comienzan a reproducirse más o menos a esa misma edad (Lluch-Belda, 1969), pero se desconoce el tiempo de vida promedio territorial en los machos, aunque de acuerdo con los registros de la generación más joven de animales marcados (1984) (para la que hay datos desde que los animales entraron a la edad adulta) la vida territorial promedio mínima fue de  $\bar{x} = 4.2 \pm 1.7$  años. Si esta estimación es aplicable a toda generación, entonces cuando las hembras alcanzaron la madurez sexual los padres debieron haber terminado su actividad reproductiva (Fig. 11).

Dado que las hembras son reproductoras hasta los 18 años de edad (Hernández-Camacho y Auriolles-Gamboa, 1997), existe la posibilidad de que éstas se hayan apareado con sus hermanos y/o sus hijos (Fig. 11). Sin embargo, esta posibilidad se reduce si consideramos que:

- 1) Los machos mueren más rápido que las hembras: Únicamente el 23.97% de los machos alcanza la edad adulta (9 años), mientras que a la misma edad aún sobrevive el 47% de las hembras (Tabla 8).
- 2) No coincidan en el mismo territorio durante una temporada: En el caso de la colonia Los



## 5.2 ESTIMACION DE LA SUPERVIVENCIA.

### Curvas de supervivencia. Variabilidad generacional.

Las curvas de supervivencia por sexo de las cinco generaciones presentaron un mismo patrón, sin embargo la supervivencia varió entre generaciones (Fig. 8).

La supervivencia en críos y juveniles fue menos o igualmente variable (en el caso de los machos) que la supervivencia en adultos. Esto es contrario a lo encontrado para otros pinnípedos y grandes mamíferos en donde la supervivencia de los juveniles, y particularmente de los críos, contrasta con la relativa estabilidad en la supervivencia de los adultos, debido a que estos son más susceptibles a la presión inducida por la variabilidad ambiental y la densidad poblacional (densodependencia) (Eberhardt y Siniff, 1977; Albon *et al.*, 1987; Clutton-Brock *et al.*, 1987; Fowler, 1987; 1990; Gaillard *et al.*, 1993; 1997; Boyd *et al.*, 1995; York, 1995; Jorgenson *et al.*, 1997; Lima y Paez, 1997; Wickens y York, 1997; Pistorius *et al.*, 1999). De ahí que la supervivencia de los juveniles juegue un papel determinante en el crecimiento de las poblaciones (Eberhardt y Siniff, 1977; Eberhardt, 1985; tomado de Boer, 1988; York, 1994).

Los recursos alimentarios son el principal factor detrás de la expresión de la densodependencia y la variabilidad ambiental (Fowler, 1987; York, 1995). Estudios realizados durante el evento de El Niño en varias especies de pinnípedos (en Trillmich y Ono, 1991) mostraron que la disponibilidad del alimento afectó directamente la supervivencia de los críos. En condiciones de baja disponibilidad de alimento, las hembras pasan más tiempo en el mar y la transferencia de energía a través de la leche se reduce, resultando en la muerte de los críos por desnutrición y debilitamiento ante la exposición a las mareas y agresión por parte de otras hembras (Feldkamp *et al.*, 1991; Francis y Heath, 1991; Heath *et al.*, 1991). Otros factores detrás de la densodependencia son las enfermedades y la intolerancia social y agresividad. En especies como el lobo fino de Sudamérica (*Arctocephalus australis*) y el elefante marino del norte (*M. angustirostris*), las grandes aglomeraciones de individuos incrementan la transmisión de parásitos y enfermedades y la incidencia de las separaciones madre-crío que resultan en la muerte de

éstos por inanición o por la agresión de otras hembras (Le Boeuf y Briggs, 1977; Harcourt, 1992).

Los resultados encontrados en este trabajo sugieren que los cambios potenciales que ocurrieron en el tamaño de la población y en el ambiente local no fueron suficientes para alterar las condiciones ecológicas que afectan la supervivencia juvenil y particularmente de los críos. Esto parece estar relacionado con el hecho de que las poblaciones de lobo marino de California dentro del Golfo de California aparentemente se encuentran aisladas y protegidas de las grandes perturbaciones oceanográficas, debido a que los procesos de mezcla y fertilización son independientes a las surgencias estacionales que sí se ven afectadas en la costa del Pacífico de Baja California (Alvarez-Borrego, 1983; Lara-Lara *et al.*, 1984; Millan-Núñez y Gaxiola-Castro, 1989). Estudios realizados en esta población mostraron que algunos parámetros poblacionales como la fecundidad, la producción, la supervivencia y el factor de condición de los críos, así como la duración de los viajes de alimentación de las hembras en un año normal y en un año Niño (1982-1983; 1997-1998) no fueron significativamente diferentes (Auriolos y Le Boeuf, 1991; Samaniego-Herrera, 1999; Samaniego-Herrera y Auriolos-Gamboa, 2000). Asimismo, se confirma lo reportado por Luque (1999) acerca de que aunque la población de Los Islotes está creciendo, aún no ha alcanzado su capacidad de carga debido a que tampoco se han detectado cambios densodependientes en la producción de críos ni en su factor de condición.

El patrón de variabilidad en la etapa adulta sugiere que las hembras están sujetas a agentes de mortalidad (enfermedades, depredación y accidentes) que operan de manera constante durante su vida, mientras que los machos son más susceptibles a los cambios ambientales y demográficos, particularmente a partir de los 9 años de edad, cuando se reclutan a la población reproductiva. Estas diferencias están relacionadas con el tamaño corporal alcanzado al final de la madurez física (los machos son 1.3 veces más grandes que las hembras), lo cual afecta el nivel de requerimientos metabólicos, y la estrategia reproductiva (Fowler, 1987).

### **Patrón general de mortalidad.**

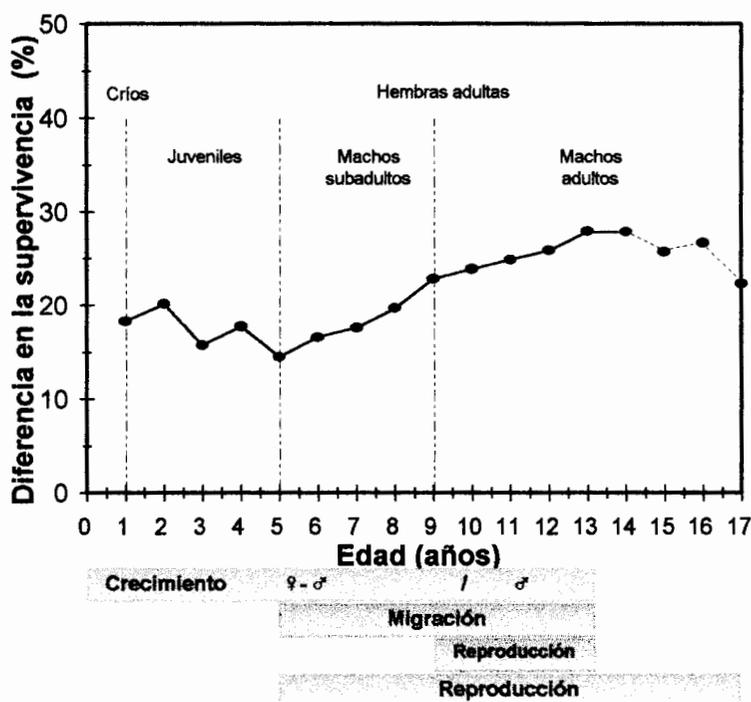
Las curvas de supervivencia actualizadas fueron muy similares a las preliminarmente descritas por Hernández-Camacho (1996) para los diez primeros años de vida. Únicamente se registraron 5 animales de los que habían sido considerados como muertos en los años anteriores, por lo que no se produjeron cambios significativos en el historial de avistamientos durante ese periodo.

### **Mortalidad diferencial por sexo.**

Los machos tuvieron una mayor mortalidad que las hembras a lo largo de toda la vida. Esto es consistente con lo documentado en otras especies de mamíferos donde la tasa de mortalidad natural de los machos es mayor que la de las hembras (Ralls, *et al.*, 1980; Fairbanks, 1993). Se han propuesto algunas hipótesis para explicar esa mayor mortalidad en los machos (Ralls *et al.*, 1980): 1) la expresión de los alelos recesivos del cromosoma no pareado X; esta hipótesis no es satisfactoria porque se sabe que en algunas aves donde las hembras son el sexo heterogamético, los machos tienen mayor mortalidad (Trivers, 1972 tomado de Ralls *et al.*, 1980); 2) mayores tasas metabólicas en los machos reflejadas en su mayor actividad, curiosidad e independencia, etc, resultando en un incremento en la mortalidad debido a inanición, enfermedades y accidentes (Taber y Dasmann, 1954); 3) mayor susceptibilidad de los machos a la presión nutricional (Widdowson, 1976 tomado de Ralls *et al.*, 1980); 4) mayor tendencia de los machos a dispersarse y/o emigrar (Greenwood, 1983), exponiéndolos a presión nutricional y a una alta probabilidad de sufrir depredación y accidentes, 5) en especies poligínicas, la competencia intrasexual por los apareamientos.

### **Individuos inmaduros.**

La mortalidad en los críos y juveniles no fue significativamente diferente entre sexos, no obstante los machos murieron a una tasa más rápida que las hembras (Fig. 12). Esta diferencia podría explicarse como una consecuencia de la adaptación parental para



**Figura 12.-** Diferencia entre la supervivencia de machos y hembras ( $l_x^{\text{♀}} - l_x^{\text{♂}}$ ) de lobo marino de California marcados con hierro caliente en la lobera Los Islotes (la línea punteada representa los valores estimados). Las barras inferiores refieren el momento en que ocurren el crecimiento (ambos sexos), la migración y la reproducción en los machos (barras cafés) y la reproducción en las hembras (barra rosa).

controlar la proporción sexual. Trivers y Willard (1973) propusieron que la mortalidad diferencial durante la etapa de inversión parental es parte del mecanismo por el cual la hembra ajusta la proporción sexual de los hijos para maximizar su eventual éxito reproductivo. Sin embargo, aunque en muchos pinnípedos se ha corroborado esta teoría (elefante marino del norte, *Mirounga angustirostris*, Reiter *et al.*, 1981; lobo fino del norte, *Callorhinus ursinus*, Costa y Gentry, 1986; lobo fino de las Galápagos, *Arctocephalus galapagoensis*, Trillmich, 1986; foca gris, *Halichoerus grypus*, Anderson y Fedak, 1987; lobo marino del sur, *Otaria byronia*, Cappozzo *et al.*, 1991; lobo fino Antártico *A. gazella*, Lunn *et al.*, 1993), estudios realizados en el lobo marino de California en islas del Canal

de California no encontraron evidencia que apoyara esa predicción (Heath y Francis, 1983; Boness *et al.*, 1985), además sexados repetidos de críos han producido una relación 1:1, indicando que tampoco hay selectividad *in utero* (Aurioles, 1988).

Estudios realizados en algunos mamíferos apoyan la explicación de la mortalidad diferencial basada en las diferencias sexuales en crecimiento y no en la teoría de Trivers y Willard (1973). En muchos ungulados la mortalidad diferencial es más pronunciada después de que los juveniles han sido destetados (Taber y Dassman, 1954). Además, experimentos realizados en cerdos y ratas mostraron que cuando los animales son mantenidos bajo dietas inadecuadas las mayores tasas de mortalidad en los machos ocurren en ausencia de los padres (Widdowson, 1976; tomado de Ralls *et al.*, 1980).

Al igual que en otros pinnípedos (lobo fino de Nueva Zelanda *A. Forsteri*, Mattlin, 1981; Lobo fino Antártico *A. gazella*, Doidge *et al.*, 1984; foca gris *Halichoerus grypus*, Kovacs y Lavigne, 1986; lobo fino de las Galápagos *A. galapagoensis*, Trillmich, 1986), los machos de lobo marino de California crecen más rápido que las hembras. Lluch-Belda (1969) a partir de una muestra de animales de lobo marino determinó que las hembras alcanzaban su talla máxima a los 10 años de edad (180 cm; 105 kg), mientras que en los machos el crecimiento era más acelerado alcanzando la talla máxima de las hembras a los 7 años de edad y la suya a los 13 años (225.48 cm en longitud y 392.15 kg en peso). Algunos estudios realizados en críos han confirmado estas diferencias (Morales-Vela y Aguayo-Lobo, 1992; Luque y Aurioles-Gamboa, 2001). Por lo tanto, la mayor tasa de crecimiento en los machos debió traducirse en mayores tasas metabólicas y requerimientos nutricionales, haciéndolos más susceptibles a los periodos de poca disponibilidad de alimento (leche o alimento del mar) (Clutton-Brock *et al.*, 1985), particularmente después del destete cuando aún no tienen la habilidad de hacer buceos tan largos y profundos como los adultos (York, 1994). Un ejemplo es lo encontrado por Aurioles *et al.* (1994) en 139 críos de lobo marino de California varados en la costa sur de California entre 1982 y 1986. La mayoría de animales muertos eran machos de entre 6 y 12 meses de edad siendo la causa principal de muerte la desnutrición, particularmente en el año de 1982 cuando el

evento de El Niño devastó las poblaciones de lobo marino de la costa de California.

La explicación evolutiva a la diferencia en las tasas de crecimiento puede ser que la selección sexual que favorece las grandes tallas en los machos de mamíferos poligínicos produzca un incremento hasta un punto en el cual los costos de la supervivencia juvenil (durante periodos de poca disponibilidad de alimento) equilibran los beneficios reproductivos de las grandes tallas en los adultos (Clutton-Brock *et al.*, 1985). Esta hipótesis difiere de la propuesta por Trivers y Willard (1973) en que las diferencias en mortalidad no solo deben confinarse a los estadios tempranos del cuidado parental sino que pueden influenciar a través del periodo de crecimiento diferencial.

Aunque la dispersión diferencial es un factor determinante de las diferencias de la supervivencia entre sexos en muchos juveniles de mamíferos (Taber y Dassmann, 1954; Albers y Altmann, 1995), algunas evidencias sugieren que no ocurre lo mismo en los juveniles de lobo marino de California. Auriolos (1988) encontró que la tasa de movilidad en críos de ambos sexos de esta especie (# de ausencias/ número de visitas) era ligeramente mayor en las hembras, aunque no tuvo significancia estadística ( $\sigma^2 = 0.38 \pm 0.20$ ;  $\text{♀} = 0.43 \pm 0.21$ ). Por otro lado, Hernández-Camacho (1996) analizó el comportamiento de residencia de los juveniles de las generaciones marcadas y concluyó que los machos eran observados con mayor frecuencia que las hembras durante las visitas a la colonia. Esto sugiere que los riesgos asociados a permanecer en el área fueron mayores a los de salir fuera de la zona (dispersión), tal como se ha documentado en el lobo fino de Nueva Zelanda, *A. forsteri* (Mattlin, 1978). Auriolos y Sinsel (1988) asumieron que las causas de mortalidad asociadas al mar debieron tener un mayor impacto en los críos recién destetados ya que es justo cuando los críos comienzan a alimentarse en el mar, que la mortalidad se incrementa significativamente (Fig. 3). Es probable entonces, que las causas de mortalidad asociadas al mar hayan tenido un mayor impacto en los críos machos recién destetados y, conforme se adaptaron a la existencia pelágica los riesgos asociados a tierra debieron ser más significativos. Esto apoya la idea de que la mayor tasa de crecimiento en los machos debió ser el factor determinante de la mortalidad diferencial

durante esta etapa.

### **Individuos sexualmente maduros.**

La diferencia en la supervivencia entre sexos se incrementó después de la madurez sexual (Fig 12). Aunque al inicio de esta etapa los animales continuaron creciendo, es muy probable que las estrategias conductuales dirigidas a maximizar el éxito reproductivo de los machos (migración y competencia por los apareamientos) hayan sido los factores determinantes de las diferencias sexuales en la supervivencia (Aurioles, 1988).

Los movimientos de migración permiten encontrar sitios adecuados para la alimentación favoreciendo el rápido crecimiento y permitiendo que los individuos alcancen más rápido la madurez física (Aurioles, 1988). Sin embargo, los animales que realizan migraciones son más vulnerables a la depredación, accidentes y enfermedades que los que se quedan en tierra, específicamente las hembras (Orr, 1970; Alberts y Altmann, 1995). En el caso del lobo marino de California, brotes de leptospira han sido responsables de la muerte de animales jóvenes y maduros durante sus migraciones hacia el norte a lo largo de la costa del Pacífico (Vedros *et al.*, 1971, Dierauf, *et al.*, 1985; Hodder *et al.*, 1992). El brote de otoño de 1984 acabó con casi el 15% del total de animales registrados durante el pico de invierno en las costas del norte de California, mientras que el de 1970 acabó con el 10% de la población total de Oregon.

Asímismo, Aurioles (1988) a partir de la distribución de edades de cráneos colectados en otras colonias, encontró una mayor incidencia de machos subadultos en los cadáveres, sugiriendo que estos debieron estar expuestos a accidentes, enfermedades y debilitamiento durante la migración.

La competencia y los rigores asociados a la reproducción contribuyen a las altas tasas de mortalidad encontradas en machos de mamíferos poligínicos (Ralls *et al.*, 1980; Clinton y Le Boeuf, 1993). En los casos extremos, como el del lobo fino del norte (*Callorhinus ursinus*), los machos pueden resultar seriamente lastimados o muertos en combate (Johnson, 1968). En los casos menos dramáticos, los rigores de la reproducción

reducen los recursos energéticos de los machos, por lo que pueden morir por enfermedades e infecciones como consecuencia del debilitamiento (Anderson y Fedak, 1985; Boyd y Duck, 1991). Se sabe a partir de observaciones de machos de lobo marino de California en cautiverio, que los animales en vida libre pierden entre 26 y 30% de su peso durante la temporada reproductiva (Schusterman y Gentry, 1971). De la misma forma, en la foca gris (*Halichoerus grypus*) se ha encontrado que durante la temporada reproductiva los machos pierden en promedio 40% de los recursos almacenados y muchos mueren de enfermedades pulmonares al enfrentarse al rigor de invierno (Darling 1947; tomado de Hewer, 1964; Anderson y Fedak, 1985).

La mortalidad entre sexos fue significativamente diferente a partir de los 8 años de edad, cuando los machos estaban por iniciar su actividad reproductiva. Sin embargo, es muy probable que el efecto acumulado del crecimiento y la migración junto con el inicio de la actividad reproductiva y no la competencia *per se*, hayan determinado esa diferencia (Fig. 12). Auriolles (1988) sugiere que el factor determinante de la mortalidad diferencial es la dispersión, ya que en algunos mamíferos poliginícos y no poliginícos como el lobo terrestre (*Canis lupus*) donde no ocurre dispersión diferencial tampoco está presente la mortalidad diferencial, concluyendo que la mortalidad diferencial es independiente del sistema reproductivo.

### **Mortalidad diferencial por edad. Patrón típico de mortalidad.**

El patrón de mortalidad típico de un mamífero (en forma de "U") consiste de una fase juvenil de alta mortalidad que disminuye rápidamente con el tiempo seguida de una fase postjuvenil caracterizada por una tasa de mortalidad inicialmente baja que se incrementa de manera constante con el tiempo (Caughley, 1966; 1977). El patrón de mortalidad juvenil en el lobo marino de California se ajustó a la primera fase del típico en ambos sexos (Fig. 10). Esto confirma lo mencionado anteriormente acerca de que ambos sexos estuvieron sujetos a los mismos agentes de mortalidad pero que los machos fueron más susceptibles a estos.

El patrón de mortalidad en los animales sexualmente maduros no se ajustó en los machos, mientras que en las hembras la fase de baja mortalidad inicial se prolongó por varios años. Los machos presentaron dos periodos de incremento en las tasas de mortalidad (a los 8 y a los 15 años) produciendo una curva en forma de "U" con una "joroba" (Hump, *sensu* Clinton y Le Boeuf, 1993) (Fig. 10). El mismo patrón se ha observado en machos de otros mamíferos poligínicos como la foca gris, el lobo fino del norte y el elefante marino del norte (Hewer, 1964; Lander, 1981; Clinton y Le Boeuf, 1993) (Fig. 13). Esos incrementos se han explicado como el reflejo de los costos asociados

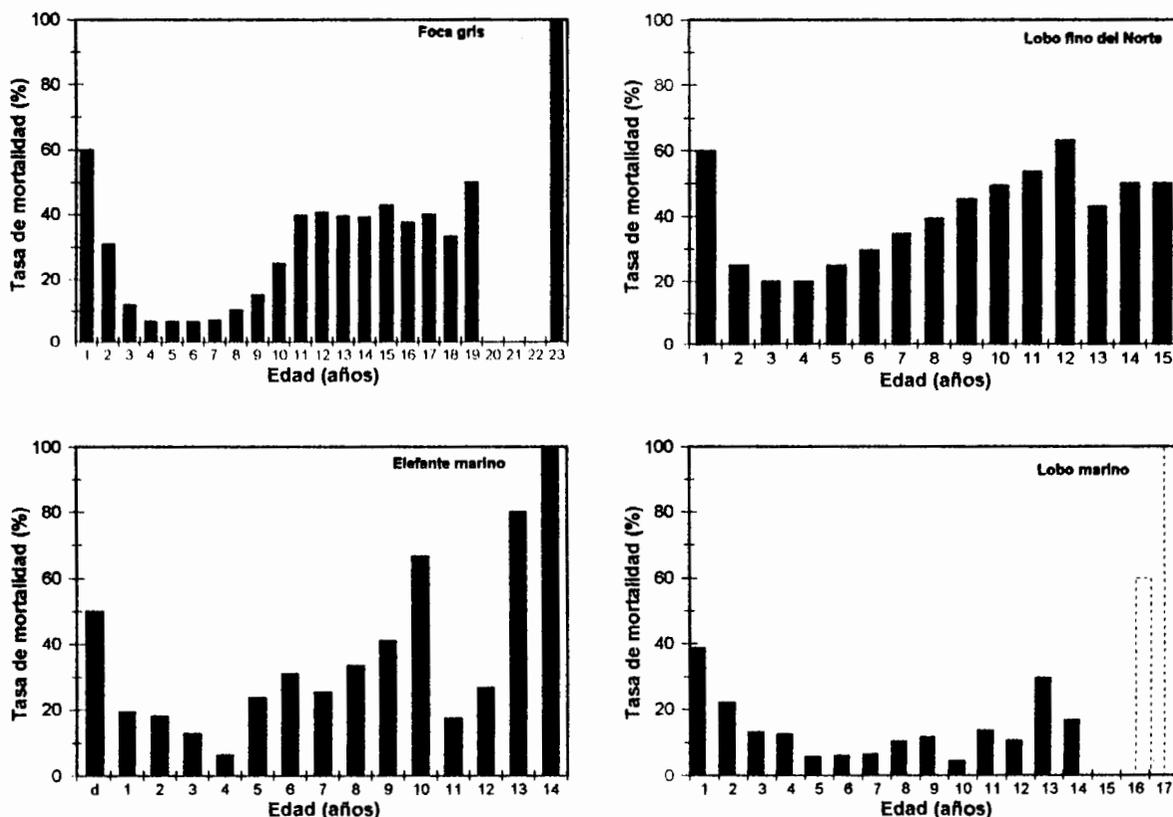


Figura 13.- Tasa de mortalidad para machos de foca gris (Hewer, 1964), de lobo fino del norte (Lander, 1981), de elefante marino del norte (Clinton y Le Boeuf, 1993) y de lobo marino de California (presente trabajo).

a la migración y la reproducción (Ralls *et al.*, 1980; Clinton y Le Boeuf, 1993). Clinton y Le Boeuf (1993) sugieren que en el elefante marino, el regreso a bajas mortalidades a los 11 y 12 años de edad (Fig. 13) indica que los machos de esas edades son fenotípicamente diferentes de los machos que murieron y por lo tanto son altamente exitosos. También mencionan que el incremento en la mortalidad de subadultos y adultos jóvenes es el segundo periodo en que la selección natural opera fuertemente. El primero es en el destete cuando al igual que en el lobo marino de California y otras especies (Roppel *et al.* 1965; Mattlin, 1978; Lander, 1979; Heath y Francis, 1983; Thomas y DeMaster, 1983; Aurioles, 1988) la mortalidad es muy alta debido a que la transición de la dependencia nutricional de la leche a la comida sólida es crítica en la supervivencia (Muelbert y Bowen, 1993).

Estos resultados confirman lo propuesto por Ralls *et al.*, (1980) acerca de que la migración y la competencia por los apareamientos determinan que los machos de mamíferos poligínicos presenten curvas que no se ajustan a la típica descrita por Caughley (1966).

Las hembras se ajustaron al patrón típico, solo que presentaron un periodo de cinco años de muy baja mortalidad. Las hembras adultas de mamíferos están expuestas a una mayor presión fisiológica y a una demanda energética impuesta por la gestación y el periodo de lactancia (Reznick, 1985; Clutton-Brock *et al.*, 1989; Bester y Wilkinson, 1994). Este costo puede disminuir sustancialmente la supervivencia y la reproducción futura (Clutton-Brock *et al.*, 1989; Boyd *et al.*, 1995). La alta supervivencia en las hembras adultas jóvenes de lobo marino de California puede explicarse como el resultado de una baja tasa de fecundidad. Algunos estudios realizados en el lobo fino del norte (*Callorhinus ursinus*) (Lander, 1981; York y Hartley, 1981; Vladimirov, 1987), en la foca Arpa (*Pagophilus groenlandicus*) (Bowen *et al.*, 1981), en la foca gris (*Halichoerus grypus*), y en el elefante marino del norte (Huber, 1987; Le Boeuf y Reiter, 1988; Huber *et al.*, 1991) revelan que la tasa reproductiva o de fecundidad de hembras recién maduras es baja y luego se incrementa en individuos de mediana edad. Existen algunas variaciones con respecto a la tasa de fecundidad de animales viejos. En las hembras viejas de *C. ursinus*,

*P. groenlandicus* y lobo fino Antártico (*Arctocephalus gazella*) (Trites, 1991; Lunn *et al.*, 1994; Boyd *et al.*, 1995) las tasas de fecundidad declinan con la edad, mientras que en *H. grypus* no hay evidencia de disminución en individuos mayores de 35 años (Boyd, 1985). Lo mismo se encontró para las hembras de lobo marino de California marcadas con hierro caliente, donde la fecundidad en individuos mayores de 12 años de edad era de entre 30 y 90% (Hernández-Camacho y Auriol-Gamboa, 1997).

El incremento observado en la tasa de mortalidad en los últimos años en ambos sexos debe estar relacionado con el efecto acumulado de las actividades reproductivas como lo sugirió Sydeman *et al.* (1991) para el elefante marino (*M. angustirostris*). Según la teoría de los “costos de reproducción” el esfuerzo reproductivo presente va a causar una disminución en la condición fisiológica futura (Partridge, 1987; tomado de Sydeman *et al.*, 1991 y Jorgenson *et al.*, 1997). Además de acuerdo a la teoría de historia de vida (Stearns, 1992), los animales van a invertir más en cada intento reproductivo, por lo que los costos van a incrementarse con la edad (Pianka y Parker, 1975; tomado de Sydeman *et al.*, 1991). Por otro lado, Rose (1991; tomado de Jorgenson *et al.*, 1997) sugiere que ese incremento se debe más bien a que hay mutaciones deletéreas que se expresan tarde en la vida de los individuos, sin embargo no existen suficientes evidencias que apoyen esa teoría.

El patrón de mortalidad obtenido por Lluch-Belda (1969) y Auriol (1988) a partir de muestras de animales y cráneos colectados en otras poblaciones del Golfo de California y del Pacífico de Baja California fue muy similar al encontrado en este trabajo. Esto sugiere que los agentes de selección actúan de la misma forma en todas las poblaciones aunque la intensidad con la que operan debe variar dependiendo de las condiciones de ambiente en que vive cada población.

## 6. CONCLUSIONES

- 1.- El marcado con hierro caliente resultó ser una técnica muy útil al ofrecer marcas permanentes y legibles en el tiempo. Además, no influyó negativamente en la supervivencia de los individuos.
- 2.- La supervivencia fue más variable durante la etapa juvenil que durante la adulta. Este patrón puede deberse a que los lobos marinos del Golfo de California se encuentran relativamente aislados de las perturbaciones oceanográficas como El Niño.
- 3.- El patrón de variabilidad en la supervivencia en la etapa adulta sugiere que las hembras están sujetas a agentes de mortalidad (enfermedades, depredación y accidentes) que operan de manera constante durante su vida, mientras que los machos deben ser más sensibles a las fluctuaciones ambientales y demográficas debido principalmente a su conducta migratoria, crecimiento diferencial y comportamiento reproductivo.
- 4.- Los machos murieron más rápido que las hembras desde el primer año de vida, particularmente después de la madurez sexual. Esta diferencia puede estar basada en las discrepancias sexuales en crecimiento en los animales inmaduros, mientras que la migración y los rigores asociados a la reproducción (competencia) parecen ser los factores determinantes de las diferencias sexuales en la supervivencia en animales sexualmente maduros.
- 5.- La curva de mortalidad de los machos presentó una forma típica pero con una "joroba" entre los 10 y 13 años de edad. Esto confirma lo propuesto por Ralls *et al.*, (1980) acerca de que la migración y la competencia determinan que los machos de mamíferos poligínicos presenten curvas que no se ajustan a la descrita por Caughley (1966). El patrón de mortalidad de las hembras se ajustó al típico de mamíferos, presentando un prolongado periodo de muy baja mortalidad postjuvenil.
- 6.- El patrón de mortalidad estimado de manera indirecta para otras poblaciones del Golfo y del Pacífico de Baja California fue muy similar al encontrado en este trabajo. Esto sugiere que los agentes de selección actúan de manera semejante en las poblaciones estudiadas.

## 7. REFERENCIAS

- Ainley, D. G., H. R. Hubber y K. M. Balley. 1982. Population fluctuations of California sea lions and the Pacific whiting fishery off Central California. *Fish. Bull.* 80(2): 253-258.
- Alberts, S. C. y J. Altmann. 1995. Balancing costs and opportunities: dispersal in male baboons. *Am. Nat.* 145(2): 279-306.
- Albon, S. D., T. H. Clutton-Brock y F. E. Guinness. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *J. Anim. Ecol.* 56: 69-81.
- Alvarez-Borrego, S. 1983. The Gulf of California. En: Estuaries and enclosed seas of the world. Ketchum, B. (ed.). Elsevier Sci. Publ., Amsterdam. 427-449 p.
- Anderson, S. S. y M. A. Fedak. 1985. Grey seal males: energetic and behavioural links between size and sexual success. *Anim. Behav.* 33: 829-838.
- Anderson, S. S. y M. A. Fedak. 1987. Grey seal, *Halichoerus grypus*, energetics: females invest more in male offspring. *J. Zool., Lond.* 211: 667-679.
- Antonelis, G. A., C. H. Fiscus y R. L. DeLong. 1984. Spring and summer prey of California sea lions, *Zalophus californianus*, at San Miguel Island, California, 1978-79. *Fish. Bull.* 82(1): 67-76.
- Antonelis, G. A., B. S. Stewart y W. L. Perryman. 1990. Foraging characteristics of female northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) and California sea lions (*Zalophus californianus*). *Can. J. Zool.* 68: 150-158.
- Ambom, T., M. A. Fedak y I. L. Boyd. 1997. Factors affecting maternal expenditure in southern elephant seals during lactation. *Ecology* 78(2): 471-483.
- Aurioles-Gamboa, D. 1982. Contribución al conocimiento de la conducta migratoria del lobo marino de California *Zalophus californianus*. Tesis de licenciatura. UABCS. La Paz, B.C.S., México. 75 p.
- Aurioles, D. 1988. Behavioral ecology of California sea lion in the Gulf of California. PhD Thesis, University of California, Santa Cruz. 175 p.
- Aurioles, D. y B. J. Le Boeuf. 1991. Effects of the El Niño 1982-83 on California sea lions in México. En: Pinnipeds and El Niño. Responses to environmental stress. Trillmich, F. y K. A. Ono (eds.). Springer-Verlag, Berlin. 112-128.
- Aurioles, D. y F. Sinsel. 1988. Mortality of California sea lion pups at Los Islotes, Baja California Sur, México. *J. Mamm.* 69(1): 180-183.
- Aurioles-Gamboa, D. y A. Zavala-González. 1994. Algunos factores ecológicos que determinan la distribución y abundancia del lobo marino *Zalophus californianus*, en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 20(4): 535-553.
- Aurioles, D., H. De Anda y K. De Anda. 1994. Timing and causes of mortality in California sea lion

- pups stranded at Orange County Ca., 1982-86. *Rev. Inv. Cient.* (No. Esp. SOMEMMA 2): 43-52.
- Aurioles, D., C. Fox, F. Sinsel y G. Tanos. 1984. Prey of the California sea lion (*Zalophus californianus*) in the Bay of La Paz, Baja California Sur, México. *J. Mamm.* 65(3): 519-521.
- Aurioles-Gamboa, D., C. J. Hernández-Camacho, J. Forcada y D. Croll. en prensa. Survival patterns of the California sea lion (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California.
- Aurioles, D., F. Sinsel, C. Fox, E. Alvarado y O. Maravilla. 1983. Winter migration of subadult male California sea lions (*Zalophus californianus*) in the southern part of Baja California. *J. Mamm.* 64(3): 513-518.
- Baker, J. D., G. A. Antonelis, C. W. Fowler y A. E. York. 1995. Natal site fidelity in northern fur seals, *Callorhinus ursinus*. *Anim. Behav.* 50: 23-247.
- Bartholomew, G. A. y R. A. Boolootian. 1960. Numbers and population structure of the pinnipeds on the California Channel Islands. *J. Mamm.* 41(3): 366-375.
- Begon, M. 1989. *Ecología animal. Modelos de cuantificación de poblaciones.* 1a. Ed. Trillas, México. 134 p.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1990. *Ecology.* 2<sup>nd</sup> Edition. Blackwell Scientific, Oxford.
- Bernard, D. R. 1981. Multivariate analysis as a means of comparing growth in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 233-236.
- Berteaux, D. 1993. Female-biased mortality in a sexual dimorphic ungulate: feral cattle of Amsterdam Island. *J. Mamm.* 74(3): 732-737.
- Bester, M. N. y I. S. Wilkinson. 1994. Population ecology of southern elephant seals at Marion Island. En: *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology.* Le Boeuf, B. J. y R. M. Laws (eds.). University of California Press, London. 85-97.
- Boer, A. H. 1988. Mortality rates of moose in New Brunswick: A life table analysis. *J. Wildl. Manage.* 52(1): 21-25.
- Boness, D. J., L. Dabek, K. Ono y O. T. Oftedal. 1985. Female attendance behavior in California sea lions. En: *Proceedings of the sixth biennial conference on the biology of marine mammals*, Nov 22-26, Vancouver, British Columbia. 15 p.
- Bowen, W. D., C. K. Capstick y D. E. Sergeant. 1981. Temporal changes in the reproductive potencial of female harp seal (*Pagophilus groenlandicus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 495-503.
- Boyd, I. L. 1985. Pregnancy and ovulation rates in two stocks of grey seals on the British Coast. *J. Zool., Lond.* 205: 265-272.
- Boyd, I. L. y C. D. Duck. 1991. Mass changes and metabolism in territorial male Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Physl. Zool.* 64(1): 375-392.
- Boyd, I. L., J. P. Croxall, N. J. Lunn y K. Reid. 1995. Population demography of Antarctic fur

- seals: the costs of reproduction and implications for life-histories. *J. Anim. Ecol.* 64: 505-518.
- Boyd, I. L., N. J. Lunn, P. Rothery y J. P. Croxall. 1990. Age distribution of breeding female Antarctic fur seals in relation to changes in population growth rate. *Can. J. Zool.* 68: 2209-2213.
- Calkins, D. G. y K. W. Pitcher. 1982. Population assessment, ecology, and trophic relationships of Steller sea lions in the Gulf of Alaska. En: Environmental assessment of the Alaskan continental shelf. Final reports of principal investigators. Vol. 19. U.S. Department of Commerce NOAA, Alaska. 447-546.
- Cappozzo, H. L., C. Campagna y J. Monserrat. 1991. Sexual dimorphism in newborn southern sea lions. *Mar. Mamm. Sci.* 7(4): 385-394.
- Carmona, R., J. Guzmán, S. Ramírez y G. Fernández. 1994. Breeding waterbirds of La Paz Bay, Baja California Sur, México. *Western Birds* 25: 151-157.
- Caughley, G. 1966. Mortality patterns in mammals. *Ecology* 47(6): 906-918.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. John Wiley & Sons, London. 231 p.
- Clinton, W. L. y B. J. Le Boeuf. 1993. Sexual selection's effects on male life history and the pattern of male mortality. *Ecology* 74(6): 1884-1892.
- Clutton-Brock, T. H. 1989. Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. *Nature* 337: 70-72.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon y F. E. Guinness. 1985. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313(10): 131-133.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon y F. E. Guinness. 1989. Fitness cost of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337(19): 260-262.
- Clutton-Brock, T. H., M. Major, S. D. Albon y F. E. Guinness. 1987. Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependent effects on juvenal survival. *J. Anim. Ecol.* 56: 53-67.
- Costa, D. P. y R. L. Gentry. 1986. Free ranging and reproductive energetics of the northern fur seal. En: Fur seals: maternal strategies on land and at sea. Gentry, R. L. y G. L. Kooyman (eds.). Princeton University Press. 79-101.
- Costa, D. P., G. A. Antonelis y R. L. DeLong. 1991. Effects of EL Niño on the foraging energetics of the California sea lion. En: Pinnipeds and El Niño. Responses to environmental stress. Trillmich, F. y K. A. Ono (eds.). Springer-Verlag, Berlin. 156-165.
- Croxall, J. P. y L. Hiby. 1983. Fecundity, survival and site fidelity in Weddell seals, *Leptonychotes weddelli*. *J. Appl. Ecol.* 20: 19-32.
- Darley, J. A. 1971. Sex ratio and mortality in the brown-headed cowbird. *The Auk* 88: 560-566.
- Darling, F. F. 1947. Natural history of the highlands and islands. London. 222 p.
- De la Cruz-Aguero, G. 1996. Mapas México. Auxilial para la geo-referencia de localidades en el

- territorio de la República Mexicana. Versión 1.0 CICIMAR-IPN, La Paz, BCS, México.
- Dierauf, L. A., D. J. Vandenbroek, J. Roletto, M. Koski, L. Amaya y L. J. Gage. 1985. An epizootic of leptospirosis in California sea lions. *JAVMA* 187(11): 1145-1148.
- Doidge, D. W., J. P. Croxall y C. Ricketts. 1984. Growth rates of Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* pups at south Georgia. *J. Zool., Lond.* 203: 87-93.
- Eberhardt, L. L. 1985. Assessing the dynamics of wild populations. *J. Wildl. Manage.* 49: 997-1012.
- Eberhardt, L.L. y D. B. Siniff. 1977. Population dynamics and marine mammal management policies. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 183-190.
- Eberhardt, L.L., D. G. Chapman y J. R. Gilbert. 1979. A review of marine mammal census methods. *Wildl. Monog.* 63: 46 p.
- Fairbanks, W. S. 1993. Birthdate, birthweight, and survival in pronghorn fawns. *J. Mamm.* 74(1): 129-135.
- Feldkamp, S. D., R. L. DeLong y G. A. Antonelis. 1991. Effects of El Niño 1993 on the foraging patterns of California sea lions (*Zalophus californianus*) near San Miguel Island, California. En: Pinnipeds and El Niño. Responses to environmental stress. Trillmich, F. y K. A. Ono (eds.). Springer-Verlag, Berlin. 146-155.
- Fowler, C. W. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. En: *Current Mammalogy*. Genoways, H. H. (ed.). Plenum Press, New York. 401-441.
- Fowler, C. W. 1990. Density dependence in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). *Mar. Mamm. Sci.* 6(3): 171-195.
- Francis, J. M. y C. B. Heath. 1991. The effects of El Niño on the frequency and sex ratio of suckling yearlings in the California sea lion. En: Pinnipeds and El Niño. Responses to environmental stress. Trillmich, F. y K. A. Ono (eds.). Springer-Verlag, Berlin. 193-201.
- Fryxell, J. M. 1986. Age-specific mortality: an alternative approach. *Ecology* 67(6): 1687-1692.
- Gadgil, M. 1971. Dispersal: population consequences and evolution. *Ecology* 52(2): 253-261.
- Gaillard, J. M., J. M. Boutin, D. Delorme, G. Van Laere, P. Duncan y J. D. Lebreton. 1997. Early survival in roe deer: causes and consequences of cohort variation in two contrasted populations. *Oecologia* 112: 502-513.
- Gaillard, J. M., D. Delorme, J. M. Boutin, G. Van Laere, B. Boisaubert y R. Pradel. 1993. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *J. Anim. Ecol.* 62: 778-791.
- García-Rodríguez, F. 1995. Ecología alimentaria del lobo marino de California, *Zalophus californianus californianus*, en Los Islotes, B.C.S., México. Tesis de Licenciatura. UABCS. La Paz, B.C.S., México. 106 p.
- García-Rodríguez, F. 1999. Cambios espaciales y estacionales en la estructura trófica y consumo del lobo marino de California, *Zalophus californianus*, en la región de las Grandes Islas,

- Golfo de California. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B. C. S., México. 72 p.
- García, E. y P. Mosiño. 1969. Los climas de Baja California. Inst. Geofís. UNAM, México, D.F.
- Gentry, R. L. 1998. Behavior and ecology of the northern fur seal. Princeton Univ. Press, New Jersey. 392 p.
- Gilmartin, W. G., T. C. Johanos y L. L. Eberhardt. 1993. Survival rates for the Hawaiian monk seal (*Monachus schauinslandi*). *Mar. Mamm. Sci.* 9(4): 407-420.
- Greenwood, P. J. 1983. Mating systems and the evolutionary consequences of dispersal. En: The ecology of animal movement. Swingland, I. R. y P. J. Greenwood (eds.). Clarendon, Oxford. 116-131.
- Harcourt, R. 1992. Factors affecting earling mortality in the South American fur seal (*Arctocephalus australis*) in Peru: density-related effects and predation. *J. Zool., Lond.* 226: 259-270.
- Harcourt, R., D. Aurióles y J. Sánchez. 1994. Entanglement of California sea lions at Los Islotes, Baja California Sur, México. *Mar. Mamm. Sci.* 10(1): 122-125.
- Heath, C. B. 1989. The behavioral ecology of the California sea lion, *Zalophus californianus*. Ph. D. Thesis. University California. Santa Cruz. 255 p.
- Heath, C. B. y J. M. Francis. 1983. California sea lion population dynamics and feeding ecology, with applications for management. Results of 1981-1982 research on Santa Barbara and San Nicolas islands. Admin. Rep. No. LV-83-04C. Southwest Fisheries Center, La Jolla, California 92038, 77pp.
- Heath, C. B., K. A. Ono, D. J. Boness y J. M. Francis. 1991. The influence of El Niño on female attendance patterns in the California sea lion. En: Pinnipeds and El Niño. Responses to environmental stress. Trillmich, F. y K. A. Ono (eds.). Springer-Verlag, Berlin. 138-145.
- Hernández-Camacho, C. J. 1996. Dinámica Poblacional del lobo marino de California, *Zalophus californianus*, en la lobera Los Islotes, Golfo de California, México. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias, UNAM. México. 100 p.
- Hernández-Camacho, C. J. y D. Aurióles-Gamboa. 1997. Fecundidad tardía en hembras marcadas de lobo marino de California, *Zalophus californianus*, en la lobera Los Islotes, Bahía de La Paz, México. Trabajo presentado en la XXII Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, celebrada en Nuevo Vallarta, Jalisco del 28 de abril al 1 de mayo.
- Hewer, H. R. 1964. The determination of age, sexual maturity, longevity and a life table in the grey seal (*Halichoerus grypus*). *Procee. Zool. Soc. Lond.* 142: 593-623.
- Hodder, J., J. T. Harvey, M. R. Graybill, R. F. Brown y B. Ebberts. 1992. An outbreak of probable leptospirosis in California sea lions along the Oregon coast during fall 1984. *Northw. Nat.* 73: 37-41.
- Huber, H. R. 1987. Natality and weaning success in relation to age of first reproduction in northern elephant seals. *Can. J. Zool.* 65: 1311-1316.

- Huber, H. R., A. C. Rovetta, L. A. Fry y S. Johnston. 1991. Age specific natality of northern elephant seals at the south Farallon Islands, California. *J. Mamm.* 72(3): 525-534.
- Iverson, S. J., O. T. Oftedal y D. J. Boness. 1991. The effect of El Niño on pup development in the California sea lion (*Zalophus californianus*). En: Pinnipeds and El Niño. Responses to enviromental stress. Trillmich, F. y K. A. Ono (eds.). Springer-Verlag, Berlin. 180-184.
- Jiménez, C. C. 1989. Hábitos alimenticios, requerimiento energético y consumo alimenticio del pelicano café en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de licenciatura. UABCS. La Paz, B.C.S., México. 95 p.
- Johnson, A. M. 1968. Annual mortality of territorial male fur seals and its management significance. *J. Wildl. Manage.* 32(1): 94-99.
- Johnson, M. L. y M. S. Gaines. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical test using birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 449-480.
- Jorgenson, J. T., M. Festa-Bianchet, J. M. Gaillard y W. D. Wishart. 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of Bighorn sheep. *Ecology* 78(4): 1019-1032.
- King, J. E. 1983. Seals of the world. British Museum (Nat. Hist.) London. 154 p
- Kovacs, K. M. y D. M. Lavigne. 1986. Growth of grey seal (*Halichoerus grypus*) neonates: differential maternal investment in the sexes. *Can. J. Zool.* 64: 1937-1943.
- Krebs, Ch. J. 1985. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Third edition. Harper & Row publishers, New York. 798 p.
- Lander, R. H. 1979. Role of land and ocean mortality in yield of male Alaskan fur seal, *Callorhinus ursinus*. *Fish. Bull.* 77(1): 311-314.
- Lander, R. H. 1981. A life table and biomass estimate for Alaska fur seals. *Fish. Res.* 1: 55-70.
- Lara-Lara, J. R., J. E. Holgín-Valdéz y L. C. Jiménez-Pérez. 1984. Plankton studies in the Gulf of California during the 1982-83 El Niño. *Trop. Ocean Atmosph Newslett* 28: 16-17.
- Le Boeuf, B. J. y K. T. Briggs. 1977. The cost of living in a seal harem. *Mammalia* 41(2): 167-195.
- Le Boeuf, B. J. y J. Reiter. 1988. Lifetime reproductive success in northern elephant seals. En: Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems. Clutton-Brock T. H. (ed.). The University of Chicago Press. 344-362.
- Le Boeuf, B. J., D. Aurioles, R. Condit, C. Fox, R. Gisiner, R. Romero y F. Sinsel. 1983. Size and distribution of the California sea lion population in Mexico. *Procee. Calif. Acad. Sci.* 43(7): 77-85.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert y D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecol. Monog.* 62(1): 67-118.
- Lima, M. y E. Paez. 1997. Demography and population dynamics of South American fur seals. *J.*

- Mamm. 78(3): 914-920.
- Lowry, M. S., B. S. Stewart, C. B. Heath, P. K. Yochem y J. M. Francis. 1991. Seasonal and annual variability in the diet of California sea lions *Zalophus californianus* at San Nicolas Island, California, 1981-86. Fish. Bull. 89: 331-336.
- Lunn, N. J. y I. L. Boyd. 1991. Pupping-site fidelity of Antarctic fur seals at Bird Island, South Georgia. J. Mamm. 72(1): 202-206.
- Lunn, N. J. y I. L. Boyd. 1993. Effects of maternal age and condition on parturition and perinatal period of Antarctic fur seals. J. Zool., Lond. 229: 55-67.
- Lunn, N. J., I. L. Boyd y J. P. Croxall. 1994. Reproductive performance of female Antarctic fur seals: the influence of age, breeding experience, environmental variation and individual quality. J. Anim. Ecol. 63: 827-840.
- Lunn, N.J., I. L. Boyd, T. Barton y J. P. Croxall. 1993. Factors affecting the growth rate and mass at weaning of Antarctic fur seals at Bird Island, South Georgia. J. Mamm. 74(4): 908-919.
- Luque, S. P. 1999. Comparación de la condición corporal de crías de lobo marino, *Zalophus californianus*, en once colonias reproductivas del Golfo de California. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. La Paz, B.C.S., México. 99 p.
- Luque, S. P. y D. Aurióles-Gamboa. 2001. Sex differences in body size and body condition of California sea lion (*Zalophus californianus*) pups from the Gulf of California. Mar. Mamm. Sci. 17(1): 147-160.
- Lluch-Belda, D. 1969. El lobo marino de California *Zalophus californianus californianus* (Lesson, 1828) Allen, 1880. Observaciones sobre su ecología y explotación. Inst. Mex. de Rec. Nat. Ren. México, 69 p.
- Lluch-Belda, D. 1970. Crecimiento y mortalidad del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*). An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Méx., 18: 167-189.
- Mate, B. R. 1977. Aerial censusing of pinnipeds in the eastern pacific for assessment of population numbers, migratory distributions, rookery stability, breeding effort, and recruitment. U.S. Marine Mammal Commission Report No. MMC-75/01 NTIS PB- 265-859.
- Mattlin, R. H. 1978. Pup mortality of the New Zealand fur seal (*Arctocephalus forsteri* Lesson). N. Zeal. J. Ecol. 1: 138-144.
- Mattlin, R. H. 1981. Pup growth of the New Zealand fur seal *Arctocephalus forsteri* on the Open Bay Islands, New Zealand. J. Zool., Lond. 193: 305-314.
- McMahon, C. R., H. R. Burton y M. N. Bester. 1999. First-year survival of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, at sub-Antarctic Macquarie Island. Polar Biol. 21: 279-284.
- Merrick, R. L., T. R. Loughlin y D. G. Calkins. 1996. Hot branding: a technique for long-term marking of pinnipeds. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-68, 21 p.
- Millan-Nuñez, E. y G. Gaxiola-Castro. 1989. Spatial variability of phytoplankton in the Gulf of

- California during the El Niño 1983. *Nova Hedwigia* 49(1-2): 113-119.
- Morales-Vela, B. y A. Aguayo-Lobo. 1992. Nacimientos y modelos de crecimiento de las crías de lobo marino y su aplicación en el manejo de este recurso. *Ciencias Marinas* 18(1): 109-123.
- Morrison, D. F. 1976. *Multivariate statistical methods*. Second Edition. McGraw-Hill, New York. 415 p.
- Muelbert, M.M.C. y W. D. Bowen. 1993. Duration of lactation and postweaning changes in mass and body composition of harbour seal, *Phoca vitulina*, pups. *Can. J. Zool.* 71: 1405-1414.
- Odell, D. K. 1972. Studies on the biology of the California sea lion and the northern elephant seal on San Nicolas Island, California. Ph. D. Thesis. University of California, Los Angeles. 168 p.
- Odell, D. K. 1975. Breeding biology of the California sea lion, *Zalophus californianus*. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 169: 374-378.
- Odell, D. K. 1981. California sea lion, *Zalophus californianus* (Lesson, 1928). En: Handbook of marine mammals. Vol. 1 The walruses, sea lions, fur seals and sea otter. Ridway, S. H. y R. J. Harrison (eds.). 67-97.
- Ono, K. A. y D. J. Boness. 1991. The influence of El Niño on mother-pup behavior, pup ontogeny, and sex ratios in the California sea lion. En: Pinnipeds and El Niño. Responses to environmental stress. Trillmich, F. y K. A. Ono (eds). Springer-Verlag, Berlin. 185-192.
- Orr, R. T. 1970. *Animals in migration*. The Macmillan Company, New York. 300 p.
- Orr, R. T., J. Schonewald y K. W. Kenyon. 1970. The California sea lion: skull growth and a comparison of two populations. *Procee. Calif. Acad. Sci.* 37(11): 381-394.
- Partridge, L. 1987. Is accelerated senescence a cost of reproduction?. *Func. Ecol.* 1: 317-320.
- Peterson, R. S. y G. A. Bartholomew. 1967. The natural history and behavior of the California sea lion. *Am. Soc. Mammal. Spec. Pub.* 1: 79 p.
- Pianka, E. R. 1978. *Evolutionary ecology*. Harper & Row Publishers, New York. 397 p.
- Pianka, E. R. y W. S. Parker. 1975. Age-specific reproductive tactics. *Am. Nat.* 109: 453-464.
- Pistorius, P. A., M. N. Bester y S. P. Kirkman. 1999. Survivorship of a declining population of southern elephant seals, *Mirounga leonina*, in relation to age, sex and cohort. *Oecologia* 121: 201-211.
- Pollock, K. H., J. D. Nichols, C. Brownie y J. E. Hines. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildl. Monog.* 107: 97 p.
- Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *Am. Nat.* 3 (981): 917-938.
- Ralls, K., R. L. Brownell y J. Ballou. 1980. Differential mortality by sex and age in mammals, with specific reference to sperm whale. *Rep. Int. Whal. Commn. (Special Issue 2)*: 233-243.

- Reiter, J., K. J. Panken y B. J. Le Boeuf. 1981. Female competition and reproductive success in northern elephant seals. *Anim. Behav.* 29: 670-687.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos* 44: 257-267.
- Roppel, A. Y., A. M. Johnson y D. G. Chapman. 1965. Fur seal investigations Pribilof Islands, Alaska, 1963. U.S. Fish. and Wildl. Serv., Spec. Sci. Fish. Rept., 497: 1-60.
- Rose, M. R. 1991. Evolutionary biology of aging. Oxford University Press, New York.
- Samaniego-Herrera, A. 1999. El efecto de El Niño (1997-1998) sobre la población de lobo marino (*Zalophus californianus* Lesson 1828) en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo. Morelia, Michoacán. 54 p.
- Samaniego-Herrera, A y D. Aurióles-Gamboa. 2000. Efecto de El Niño 1997-98 en la población de lobo marino (*Zalophus californianus*) en Bahía de La Paz, Baja California Sur. Trabajo presentado en la XXV Reunión Internacional para el Estudio de los Mamíferos Marinos, celebrada en la ciudad de La Paz, B.C.S. México, del 7 al 11 de mayo.
- Schusterman, R. J. y R. L. Gentry. 1971. Development of a fatted male phenomenon in California sea lions. *Develop. Psychobiology* 4(4): 333-338.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York. 249 p.
- Sydeman, W. J., H. R. Huber, S. D. Emslie, C. A. Ribic y N. Nur. 1991. Age-specific weaning success of northern elephant seals in relation to previous breeding experience. *Ecology* 72: 2204-2217.
- Taber, R. D. y R. F. Dasmann. 1954. A sex difference in mortality in young Columbian black-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 18: 309-315.
- Temte, J. L. 1993. Latitudinal variation in the birth timing of captive California sea lions and other captive north Pacific pinnipeds. *Fish. Bull.* 91: 710-717.
- Thomas, J. A. y D. P. DeMaster. 1983. Parameters affecting survival of Weddell seal pups (*Leptonychotes weddelli*) to weaning. *Can. J. Zool.* 61(9): 2078-2083.
- Trillmich, F. 1986. Maternal investment and sex-allocation in the Galapagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19: 157-164.
- Trillmich, F. y K. A. Ono. (eds.). 1991. Pinnipeds and El Niño. Responses to environmental stress. Springer-Verlag, Berlin. 293 p.
- Trites, A. W. 1991. Does tagging and handling affect the growth of Northern fur seal pups (*Callorhinus ursinus*)?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 2436-2442.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: Sexual selection and the descent of man. Campbell B. (ed.). Aldine Pub. Co., Chicago. 136-179.
- Trivers, R. L. y D. E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of

offspring. *Science* 179: 90-92.

- Vedros, N. A., W. A. Smith, J. Schonewald, G. Migaki y C. R. Hubbard. 1971. Leptospirosis epizootic among California sea lions. *Science*. 172: 1250-1251.
- Vladimirov, V. A. 1987. Age-specific reproductive behavior in northern fur seals on the Commander Islands. En: Status, biology, and ecology of fur seals: Proceedings of an International Symposium and Workshop, Cambridge, England, 23-27 april 1984. Croxall, J. P. y R. L. Gentry (eds.). National Oceanic and Atmospheric Administration. Technical Report, NMFS 51. 113-131.
- Wickens, P. y A. E. York. 1997. Comparative population dynamics of fur seals. *Mar. Mamm. Sci.* 13(2): 241-292.
- Widdowson, E. 1976. The response of sexes to nutritional stress. *Proc. Nutr. Soc.* 35: 175-180.
- Yochem, P. K., B. S. Stewart, R. L. DeLong y D. P. DeMaster. 1987. Diel haul-out patterns and site fidelity of harbor seals (*Phoca vitulina* Richadsi) on San Miguel Island, California, in autumn. *Mar. Mamm. Sci.* 3(4): 323-332.
- York, A. E. 1994. The population dynamics of northern sea lions, 1975-1985. *Mar. Mamm. Sci.* 10(1): 38-51.
- York, A. E. 1995. The relationship of several enviromental indices to the survival of juvenile male norther fur seals (*Callorhinus ursinus*) from the Pribilof Islands. En: Climatic change and northern fish populations. Beamish, R. J. (ed.). *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 121: 317-327.
- York, A. E. y J. R. Hartley. 1981. Pup production following harvest of female northern fur seals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 84-90.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. Second Edition. Prentice-Hall, INC., Englewood Cliffs, N. J. 718 p.
- Zavala-González, A. 1990. La población del lobo marino común *Zalophus californianus californianus* (Lesson, 1828) en las islas del Golfo de California, México. Tesis de licenciatura. Fac. Ciencias, UNAM. México. 253 p.
- Zavala-González, A. 1993. Biología poblacional del lobo marino de California, *Zalophus californianus* (Lesson, 1828), en la región de las grandes islas del Golfo de California, México. Tesis de Maestría. Fac. de Ciencias, UNAM. México. 79 p.

**ANEXOS**

**Anexo 1. Animales marcados con hierro caliente en la lobera Los Islotes, Bahía de La Paz, México durante las temporadas reproductivas de 1980 a 1984.**

a)



b)



c)



d)



a) Crío macho "110" nacido en el año de 1982. En esta fotografía se muestra la manera en que se sujetaba a los individuos para el marcaje y la toma de medidas morfométricas (Fotografía de Auriolles-Gamboa).

b) Macho "110" doce años después (1994). La marca no presentó demorfaciones, excepto algunas cicatrices rosadas en el interior de los números (fotografía de Hernández-Camacho).

c) Hembra "57" de la generación 1983 registrada en la isla Granito un año después del marcaje (Fotografía de Auriolles-Gamboa).

d) Hembra "57" registrada en Los Islotes en el año de 1994. La marca es completamente legible (Fotografía de Hernández-Camacho).



e)

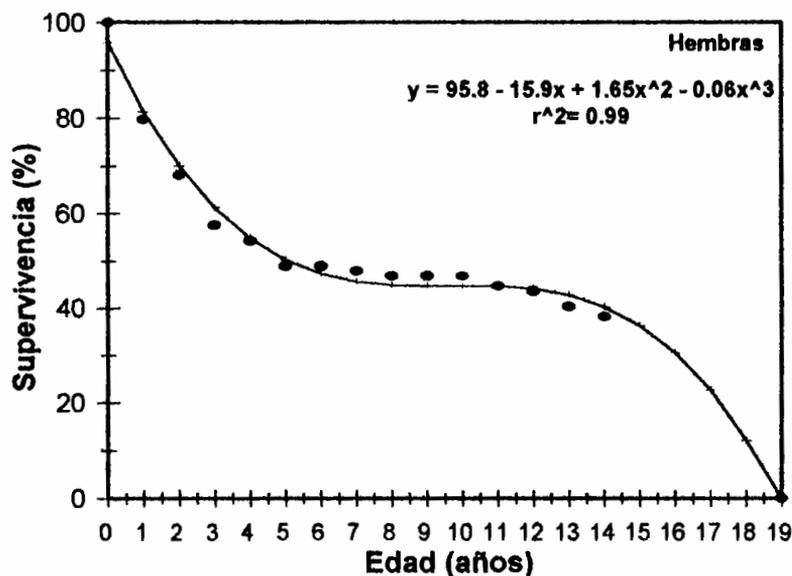
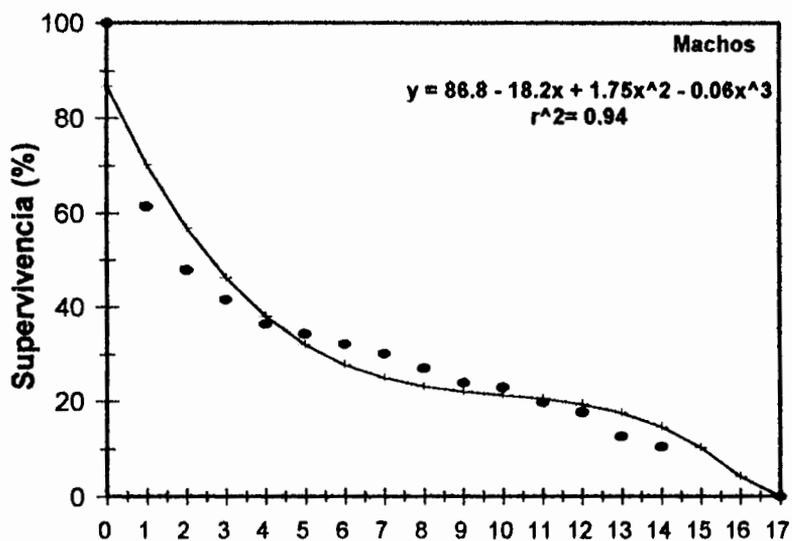


f)

e) Macho "35" de la generación 1984 registrado en la isla San Pedro Martir un año después del marcaje (1985) (Fotografía de Gallo-Reynoso).

f) Macho territorial "35" registrado en Los Islotes en el año de 1994. La marca no se distorsionó, salvo algunas cicatrices en los números (Fotografía de Hernández-Camacho).

Anexo 2. Resultados del ajuste de las curvas de supervivencia acumuladas para cada sexo del lobo marino de California en la lobera Los Islotes. MODELO POLINOMIAL DE TERCER GRADO.



● Observados —+— Estimados