

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL  
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS  
DEPARTAMENTO DE PESQUERÍAS Y BIOLOGÍA MARINA



**COMPARACIÓN DE LA CONDICIÓN CORPORAL DE CRÍAS DE  
LOBO MARINO, *Zalophus californianus*, EN ONCE  
COLONIAS REPRODUCTIVAS DEL GOLFO DE CALIFORNIA**

Tesis que para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias  
presenta

**Sebastián Luque**

La Paz, Baja California Sur, México  
5 de Noviembre de 1999

## Resumen

Las condiciones oceanográficas que afectan la producción primaria y secundaria, así como los hábitos alimentarios del lobo marino en el Golfo de California varían geográficamente. Un estudio previo mostró que la alimentación de los animales de las colonias de la región sur de las grandes islas es similar, pero diferente que la de aquellos de la colonia Machos. Este trabajo investigó si esta variación coincide con la del tamaño y condición corporal de las crías en 1996, 1997 y 1998 porque éstas sólo reciben energía adquirida localmente por sus madres. El tamaño y condición corporal fueron comparados multivariadamente usando caracteres morfométricos a través de análisis discriminante y componentes principales, respectivamente, entre sexos y once colonias reproductivas. Varios índices de condición corporal calculados a través de relaciones morfométricas, frecuentemente usados en mamíferos, fueron evaluados como indicadores del contenido relativo de grasa subcutánea. Las crías de las colonias de Rasito, San Esteban y Roca Blanca, que están cerca entre sí (en un área aproximada de 60 km<sup>2</sup>) en la región sur de las grandes islas, estuvieron entre las más pequeñas y de peor condición corporal los tres años. Las crías de la colonia de Machos, en la región norte de las grandes islas, estuvieron entre las más grandes y de mejor condición corporal durante los mismos años. Machos es la única colonia ubicada específicamente en el Canal de Ballenas, donde la mezcla de agua por mareas es la más intensa del golfo durante todo el año, ocasionando altas concentraciones de nutrientes para el crecimiento del plácton. San Pedro Mártir, justo al sur de San Esteban y el resto de colonias, ubicadas al norte y sur de la región de las grandes islas, tuvieron crías cuyo tamaño y condición corporal varió considerablemente entre años. Factores tales como el tamaño, contenido energético y comportamiento de las presas, la fisiografía del hábitat terrestre y la densidad de animales en las zonas de alimentación pudieron ser responsables de las diferencias observadas en la condición corporal de las crías, debido a su influencia en el presupuesto energético de las hembras lactantes. Los índices de condición corporal frecuentemente usados en mamíferos no fueron buenos indicadores del grosor o volumen relativo de grasa subcutánea. El uso del factor de condición de Fulton (peso / largo estándar<sup>3</sup>) para ajustar el peso por diferencias en tamaño, como medida del crecimiento muscular y esquelético, en conjunto con otro índice similar del grosor o volumen de grasa subcutánea (residuo de la regresión de una de ellas sobre largo estándar), como medida del nivel de reservas energéticas ofrecieron una mejor evaluación de la condición nutricional de una cría. Sin embargo, la variación en el valor de la pendiente de la relación peso-largo estándar indicó que el Factor de condición de Fulton no es un índice adecuado para crías mayores de dos meses de edad. Los machos fueron más grandes y aproximadamente 3% más densos que las hembras, debido en parte al mayor grosor o volumen de grasa subcutánea de las hembras en relación a su tamaño, sugiriendo una diferencia sexual en el reparto de energía materna en el cuerpo de las crías. Los cambios en la condición corporal de las crías y en la tasa de consumo de alimento durante los últimos 19 años fueron densodependientes en Cantiles (una colonia del norte del golfo), pero no en Los Islotes (en la Bahía de La Paz, al sur del golfo). Esto pudo deberse a que la población de lobos marinos de Cantiles, a diferencia de la de Los Islotes, fluctuó cerca de su capacidad de carga.

## Abstract

The oceanographic conditions which affect primary and secondary production, as well as the feeding habits of California sea lions vary geographically in the Gulf of California. A previous study found that sea lion diet is similar among the southern midriff island rookeries, but different from that of animals at Machos. I investigated whether this pattern of variation coincided with pup body size and body condition during three reproductive seasons (1996-98), because pups get nourishment exclusively from maternal milk energy acquired locally. I compared body size and body condition on a multivariate basis using morphometric characters through discriminant function analysis and principal components, respectively, between sexes and eleven rookeries. I also tested whether several indices of body condition calculated from morphometric relationships, which are frequently used in mammals, were good indicators of sculp volume adjusted for size. In the southern midriff island region, the Rasito, San Esteban, and Roca Blanca rookeries, which lie close to one another (over a 60 km<sup>2</sup> area), pups were among the smallest and had the lowest body condition indices throughout the three years. In the northern midriff island region, pups from the Machos rookery were among the largest and had the highest body condition indices during the same years. This is the only rookery in the narrow Ballenas Channel, where nutrients are readily available for rapid plankton growth due to particularly strong tidal mixing. San Pedro Mártir, just south of San Esteban, and the rest of the rookeries (lying north and south of the midriff island region) had pups whose body size and body condition varied greatly between years. Factors such as prey size, energy content and behaviour, the physiography of the terrestrial habitat and the density of animals feeding in the same area may have been responsible for the observed differences in sea lion pup body condition, because they influence the energy budget of lactating females. Body condition indices commonly used for other mammals were not good indicators of relative sculp volume. The use of the Fulton condition factor (body mass / standard length<sup>3</sup>) to adjust body mass for size differences as a measure of muscular and skeletal growth, together with a similar index of sculp depth or volume (residual of the linear regression of one of these variables on standard length), as a measure of energetic reserves, offered a better assessment of sea lion pup body condition. However, variation in the slope of the body mass-body length relationship indicated that the Fulton condition Factor is not an appropriate index for pups older than approximately two months of age. Male pups were larger and about 3% denser than female pups, mainly as a result of females having larger sculp depth or volume relative to their size, suggesting there is a sexual difference in the allocation of maternal energy in their body. Changes in pup body condition and food consumption rates throughout the last 19 years were density-dependent in Cantiles (a colony in the northern gulf), but not in Los Islotes (Bahía de La Paz, in the southern gulf). This may indicate that the sea lion population of Cantiles, in contrast to that of Los Islotes, fluctuated close to its carrying capacity.

# CONTENIDO

Agradecimientos	<i>iii</i>
Resumen	<i>iv</i>
Abstract	<i>v</i>
Lista de figuras	<i>viii</i>
Lista de tablas	<i>xiii</i>
<b>1</b> Introducción	
1.1 Relación entre la variabilidad ambiental y el bienestar poblacional	<i>1</i>
1.2 Ecología general del lobo marino de California	<i>3</i>
1.3 Objetivo	<i>8</i>
<b>2</b> Métodos	
2.1 Colonias reproductivas	<i>9</i>
2.2 Relación entre indicadores biológicos y ambientales de abundancia de alimento	<i>11</i>
2.3 Captura y manipulación de crías	<i>13</i>
2.4 Estimación de las diferencias de tamaño	<i>17</i>
2.5 Cálculo de índices de condición corporal y su variación	<i>18</i>
2.6 Crecimiento y cambios de la condición corporal con la edad	<i>20</i>
<b>3</b> Resultados	
3.1 Descripción morfométrica	<i>22</i>
3.2 Diferencias de tamaño corporal entre sexos y colonias	<i>26</i>
3.3 Diferencias en los índices de condición corporal	<i>37</i>
3.4 Crecimiento y cambios de condición corporal con la edad	<i>55</i>
3.5 Relación entre indicadores de abundancia de alimento	<i>58</i>

<b>4</b>	<b>Discusión</b>	
4.1	Fuentes de error	62
4.2	Morfometría y dimorfismo sexual	63
4.3	Índices de condición corporal	69
4.4	Variación intercolonial del tamaño y la condición corporal	79
4.5	Relación entre indicadores de bienestar poblacional	82
<b>5</b>	<b>Conclusiones</b>	<b>85</b>
	Recomendaciones	87
	Notas	88
	Referencias	98

## Lista de figuras

- Figura 1.** Ubicación y número de animales (en 1997) en las colonias reproductivas de lobo marino del Golfo de California. Los círculos gris, blanco, negro y mitad negro representan las colonias visitadas en las temporadas reproductivas 1996-98, 1997-98 y 1997, respectivamente. 10
- Figura 2.** Variables morfométricas medidas en crías de lobo marino. A: largo estándar (cm), B: largo curvilíneo (cm), C: perímetro (cm), D: grosor de piel y grasa subcutánea (mm) en las posiciones dorsal (d), lateral (l) y ventral (v). Los símbolos: †, ‡, § indican las variables medidas en 1996, 1997 y 1998, respectivamente. Se muestra también el modelo geométrico utilizado para calcular volumen corporal y de piel y grasa subcutánea. 14
- Figura 3.** Resultados de las pruebas de remuestreo realizadas con el peso de 1,478 crías medidas durante las temporadas reproductivas de 1981, 1984 y 1992-98 en la mayoría de colonias de lobo marino en el Golfo de California. 16
- Figura 4.** Cambios en largo estándar (a), peso (b) y perímetro axilar (c) de crías de lobo marino en cuatro colonias del Golfo de California durante las temporadas reproductivas 1996-1998. Se presentan los resultados de las comparaciones múltiples de Tukey entre los tres años debajo de la colonia correspondiente. 23
- Figura 5.** Distribución de la grasa subcutánea en diferentes lugares del cuerpo de crías, medida a través de pliegues de piel y grasa. El valor encima de las barras de error es el coeficiente de variación. Las posiciones de medición corresponden a la figura 2. 25
- Figura 6.** Peso de la capa de piel y grasa subcutánea en relación al peso del resto del cuerpo de cuatro crías que fueron analizadas después de su muerte por causas naturales en Los Islotes. Se indica el porcentaje del peso correspondiente a la piel y grasa subcutánea encima de la barra de cada individuo. 25
- Figura 7.** Valores promedio de cada colonia en dos funciones discriminantes significativas extraídas de análisis discriminante (a) y dendrograma (b) mostrando la similitud del tamaño corporal de las crías de ocho colonias estudiadas en 1996. Los óvalos en (a) unen las colonias cuyas crías fueron de tamaño similar ( $P < 0.05$ ) y la línea punteada en (b) indica la distancia de unión consistente con este análisis. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1. 29

**Figura 8.** Comparación de las características morfométricas más importantes en la determinación de diferencias de tamaño de las crías de colonias de lobo marino en el Golfo de California durante las temporadas reproductivas 1996 y 1998 y todas las medidas estimadas en 1998. Se presentan el resumen de análisis de variancia (valores  $F$  y  $P$ ) y el resultado de las pruebas de Tukey correspondientes; las líneas debajo de las abreviaturas de las colonias separan aquellas que fueron significativamente distintas en la variable respectiva ( $P < 0.05$ ) en el análisis de variancia. 32

**Figura 9.** Valores promedio de cada colonia en tres funciones discriminantes significativas extraídas de análisis discriminante (a-c) y dendrograma (d) mostrando la similitud del tamaño corporal de las crías de ocho colonias estudiadas en 1997. Las colonias que tuvieron crías de tamaño similar ( $P > 0.05$ ) fueron encerradas en óvalos, donde fue posible. Con el mismo criterio, las colonias subrayadas tuvieron crías de tamaño distinto al de cualquier otra. La línea punteada en (d) indica la distancia de unión consistente con este análisis. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1. 33

**Figura 10.** Valores promedio de cada colonia en tres funciones discriminantes significativas extraídas de análisis discriminante (a-c) y dendrograma (d) mostrando la similitud del tamaño corporal de las crías de las once colonias estudiadas en 1997. Las colonias que tuvieron crías de tamaño similar ( $P > 0.05$ ) fueron encerradas en óvalos, donde fue posible. Con el mismo criterio, las colonias subrayadas tuvieron crías de tamaño distinto al de cualquier otra. La línea punteada en (d) indica la distancia de unión consistente con este análisis. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1. 35

**Figura 11.** Relación entre peso corporal y el largo estándar de crías de lobo marino durante las temporadas reproductivas de 1996-1998. 37

**Figura 12.** Relación entre el perímetro axilar y largo estándar de crías de lobo marino en el Golfo de California durante las temporadas reproductivas de 1996-1998. 40

**Figura 13.** Relación entre el grosor de piel y grasa subcutánea y el largo estándar de crías de lobo marino en el Golfo de California durante 1996-98. 41

**Figura 14.** Relación entre el volumen corporal, volumen de grasa subcutánea y largo estándar de crías de lobo marino en el Golfo de California durante las temporadas reproductivas de: a) 1996 y b) 1997. Estos volúmenes fueron estimados a través del modelo geométrico de cuatro partes (ver figura 2). 44

**Figura 15.** Relación entre el peso y volumen corporal de crías de lobo marino en el Golfo de California en las temporadas reproductivas de: a) 1996 y b) 1997.

**Figura 16.** Factor de condición de Fulton (FCF) (a) e índice de contenido de grasa subcutánea (ICG) calculado con los residuos de la regresión de volumen (modelo de cuatro partes) (b) o grosor de grasa subcutánea (c) sobre largo estándar en ocho colonias de lobo marino en el Golfo de California estudiadas en 1996. Las barras representan la media; las líneas el error estándar. Las líneas punteadas representan cero en el eje de las abscisas; los números encima o debajo de las barras, el tamaño de muestra. Las líneas debajo del eje x representan los resultados de las comparaciones múltiples de Tukey. Éstas unen las colonias que no fueron significativamente ( $P > 0.05$ ) distintas entre sí. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

**Figura 17.** Centroides de ocho colonias estudiadas en 1996 en dos componentes principales que resumen el porcentaje de variancia señalado entre paréntesis. Los cuatro estados son las variables que se utilizaron en el análisis y sus correlaciones con cada componente se indican con las líneas que se intersectan en 0,0. Estado 1: factor de condición de Fulton (FCF) e índice de contenido de grasa (ICG, basado en grosor de grasa) mayores que el promedio; estado 2:  $FCF \geq$  e  $ICG <$  promedio; estado 3:  $FCF <$  e  $ICG \geq$  promedio y estado 4:  $FCF$  e  $ICG <$  promedio. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

**Figura 18.** Factor de condición de Fulton (FCF) e índice de contenido de grasa subcutánea (ICG) calculado con los residuos de la regresión de volumen (modelo cuatro partes) (b) o grosor de grasa subcutánea (c) sobre largo estándar en once colonias de lobo marino en el Golfo de California estudiadas en 1997. Las barras representan la media; las líneas el error estándar. Las líneas punteadas representan cero en el eje de las abscisas; los números encima o debajo de las barras, el tamaño de muestra. Las líneas debajo del eje x representan los resultados de las comparaciones múltiples de Tukey. Éstas unen las colonias que no fueron significativamente ( $P > 0.05$ ) distintas entre sí. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

**Figura 19.** Centroides de 11 colonias estudiadas en 1997 en dos componentes principales que resumen el porcentaje de variancia señalado entre paréntesis. Los cuatro estados son las variables que se utilizaron en el análisis y sus correlaciones con cada componente se indican con las líneas que se intersectan en 0,0. Estado 1: factor de condición de Fulton (FCF) e índice de contenido de grasa (ICG, basado en grosor de grasa) mayores que el promedio; estado 2:  $FCF \geq$  e  $ICG <$  promedio; estado 3:  $FCF <$  e  $ICG \geq$  promedio y estado 4:  $FCF$  e  $ICG <$  promedio. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

52

**Figura 20.** Factor de condición de Fulton (FCF) e índice de contenido de grasa subcutánea (ICG) calculado con los residuos de la regresión de grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar (b) en seis colonias de lobo marino en el Golfo de California estudiadas en 1998. Las barras representan la media; las líneas el error estándar. Las líneas punteadas representan cero en el eje de las abscisas; los números encima o debajo de las barras, el tamaño de muestra. Las líneas debajo del eje x representan los resultados de las comparaciones múltiples de Tukey. Éstas unen las colonias que no fueron significativamente distintas entre sí. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

53

**Figura 21.** Centroides de seis colonias estudiadas en 1998 en dos componentes principales que resumen el porcentaje de variancia señalado entre paréntesis. Los cuatro estados son las variables que se utilizaron en el análisis y sus correlaciones con cada componente se indican con las líneas que se intersectan en 0,0. Estado 1: factor de condición de Fulton (FCF) e índice de contenido de grasa (ICG, basado en grosor de grasa) mayores que el promedio; estado 2:  $FCF \geq$  e  $ICG <$  promedio; estado 3:  $FCF <$  e  $ICG \geq$  promedio y estado 4:  $FCF$  e  $ICG <$  promedio. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

54

**Figura 22.** Cambios interanuales en factor de condición de Fulton e índice de contenido de grasa subcutánea de crías de lobo marino en cuatro colonias del Golfo de California en Junio-Julio.

55

**Figura 23.** Crecimiento en peso (a), largo estándar (b), perímetro axilar (c) y grosor de grasa subcutánea (d) de crías de lobo marino recapturadas y medidas en distintas ocasiones durante la temporada reproductiva. No hubo diferencias significativas entre años en las tasas de crecimiento respecto a cualquier variable. Tampoco hubo diferencias entre sexos en estas tasas, excepto en (c), donde los machos (círculos negros) tuvieron tasas más altas que las hembras (círculos blancos).

56

**Figura 24.** Fluctuaciones en factor de condición de Fulton (FCF, a), proporción perímetro axilar - largo estándar (PAL, b) y residuo de la regresión grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar (c) de crías de lobo marino capturadas repetidamente en la colonia de Los Islotes durante 1997 (círculos negros) y 1998 (círculos blancos). Las líneas unen los datos de cada individuo.

57

**Figura 25.** Cambios en la producción de crías y número de hembras adultas en tierra (a), factor de condición de Fulton (b), tasa de consumo de la población (c) y temperatura superficial del mar (d) durante los últimos 19 años, en la colonia Los Islotes, Bahía de La Paz.

59

**Figura 26.** Cambios en la producción de crías y número de hembras adultas en tierra (a), factor de condición de Fulton (b), tasa de consumo de la población (c) y temperatura superficial del mar (d) durante los últimos 18 años, en la colonia Cantiles, Ángel de la Guarda.

61

**Figura 27.** Peso (a) y largo estándar (b) de crías de lobo marino capturadas en distintas fechas durante las temporadas reproductivas 1980-81, 1984, 1989, 1992-98 en la mayoría de colonias del Golfo de California. El sombreado indica el período en el cual se obtuvieron las muestras para el presente estudio.

64

**Figura 28.** Relación entre peso y largo estándar en crías, juveniles y adultos de lobo marino (*Zalophus californianus*, Z.c.) (Laboratorio de Mamíferos Marinos, CICIMAR-IPN), juveniles y adultos de lobo fino de la Antártida (*Arctocephalus gazella*, A.g.) (Arnould *et al.* 1996b), lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*, A.t.) (Gallo-Reynoso y Figueroa-Carranza 1996) y lobo marino de Sudamérica (*Otaria byronia*, O.b.) (Vaz-Ferreira 1981). La línea representa la función que relaciona a las dos variables en crías de lobo marino en el Golfo de California. M=machos y H=hembra.

71

## Lista de tablas

- Tabla 1.** Ubicación de las colonias reproductivas, fecha (día/año) y número de crías (total, m=machos, h=hembras) capturadas en cada una de ellas durante las temporadas reproductivas de 1996-1998 en el Golfo de California. 24
- Tabla 2.** Peso, largo estándar y perímetro axilar (media  $\pm$  EE) de crías de lobo marino de Machos, Cantiles, Granito y Rasito durante las temporadas reproductivas 1996-1998. 24
- Tabla 3.** Peso (kg), largo estándar y perímetro (cm); media  $\pm$  EE (coef. var) de crías de cada sexo durante el período de estudio en Cantiles, Granito, Machos y Rasito.  $n$  (machos) =  $n$  (hembras) = 30 (1996), 40 (1997) y 39 (1998). 27
- Tabla 4.** Grosor de piel y grasa subcutánea dorsal (GD), lateral (GL) y ventral (GV) (media  $\pm$  EE) (coef. var.) de crías de cada sexo durante el período de estudio en Cantiles, Granito, Machos y Rasito. 28
- Tabla 5.** Probabilidad de que las crías de ocho colonias del Golfo de California, estudiadas tanto en 1996 como en 1997, sean de tamaño similar (de manera multivariada, en base al estadístico  $D^2$ ). 31
- Tabla 6.** Probabilidad de que las crías de 11 colonias del Golfo de California, estudiadas en 1997, sean de tamaño similar (de manera multivariada, en base al estadístico  $D^2$ ). 36
- Tabla 7.** Resultados de la regresión de peso (kg) sobre largo estándar (cm) (en base a la regresión logarítmica completa) para cada año de estudio y sexo. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm$  EE), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero. 39
- Tabla 8.** Resultados de la regresión lineal de perímetro axilar (cm) sobre largo estándar (cm) para cada año de estudio. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm$  EE), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero. 42

## Lista de tablas

- Tabla 1.** Ubicación de las colonias reproductivas, fecha (día/año) y número de crías (total, m=machos, h=hembras) capturadas en cada una de ellas durante las temporadas reproductivas de 1996-1998 en el Golfo de California. 24
- Tabla 2.** Peso, largo estándar y perímetro axilar (media  $\pm$  *EE*) de crías de lobo marino de Machos, Cantiles, Granito y Rasito durante las temporadas reproductivas 1996-1998. 24
- Tabla 3.** Peso (kg), largo estándar y perímetro (cm); media  $\pm$  *EE* (coef. var) de crías de cada sexo durante el período de estudio en Cantiles, Granito, Machos y Rasito.  $n$  (machos)=  $n$  (hembras) = 30 (1996), 40 (1997) y 39 (1998). 27
- Tabla 4.** Grosor de piel y grasa subcutánea dorsal (GD), lateral (GL) y ventral (GV) (media  $\pm$  *EE*) (coef. var.) de crías de cada sexo durante el período de estudio en Cantiles, Granito, Machos y Rasito. 28
- Tabla 5.** Probabilidad de que las crías de ocho colonias del Golfo de California, estudiadas tanto en 1996 como en 1997, sean de tamaño similar (de manera multivariada, en base al estadístico  $D^2$ ). 31
- Tabla 6.** Probabilidad de que las crías de 11 colonias del Golfo de California, estudiadas en 1997, sean de tamaño similar (de manera multivariada, en base al estadístico  $D^2$ ). 36
- Tabla 7.** Resultados de la regresión de peso (kg) sobre largo estándar (cm) (en base a la regresión logarítmica completa) para cada año de estudio y sexo. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm$  *EE*), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero. 39
- Tabla 8.** Resultados de la regresión lineal de perímetro axilar (cm) sobre largo estándar (cm) para cada año de estudio. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm$  *EE*), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero. 42

**Tabla 9.** Resultados de la regresión lineal de grosor de piel y grasa subcutánea (mm) en la posición ventral 3 (figura 2) sobre largo estándar (cm) para cada año de estudio y sexo. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm EE$ ), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero.

42

**Tabla 10.** Resultados de la regresión de volumen corporal (l) y de piel y grasa subcutánea (l) sobre largo estándar (cm) (basados en las regresiones lineales logarítmica completas) en 1996 y 1997. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm EE$ ), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero.

43

**Tabla 11.** Resultados de la regresión lineal de peso (kg) sobre volumen corporal (l) en 1996 y 1997 en función del sexo y modelo geométrico utilizado para el cálculo de volumen. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm EE$ ), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero.

46

**Tabla 12.** Ecuaciones de regresión de volumen de piel y grasa subcutánea ajustado por diferencias en largo estándar sobre otros índices de condición corporal. Se presentan el coeficiente de determinación, tamaño de muestra, probabilidad ( $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $b$  sea igual a cero y el error estándar de la estimación ( $EEE$ ).

47

**Tabla 13.** Índices de condición corporal (media  $\pm EE$ ) por sexo de crías de lobo marino durante las temporadas reproductivas de 1996-98.

48

**Tabla 14.** Promedio de un índice de importancia relativa (%) de especies presa del lobo marino en Junio y Septiembre de 1995 (datos de García-Rodríguez 1999) y porcentaje de grasa en algunas de ellas (según la literatura en otras zonas del Océano Pacífico) en siete colonias de la región de las grandes islas del Golfo de California. Los datos de porcentaje de grasa son de Bykov (1983), excepto donde se indica.

81

# 1 INTRODUCCIÓN

## 1.1 Relación entre la variabilidad ambiental y el bienestar poblacional

La comprensión de las interacciones organismo - medio ambiente es un paso crítico en la elaboración de planes de manejo de recursos naturales. Con la actual necesidad de manejar sustentablemente tales recursos, ha sido necesario desarrollar mecanismos para evaluar el bienestar de las poblaciones, comunidades y eventualmente ecosistemas (Furness 1982; Sydeman y Allen 1999). Al estar en niveles altos de la red trófica, algunas poblaciones de vertebrados son sensibles a variaciones en la calidad de su ambiente (*e.g.* McNab 1980; Litvaitis *et al.* 1986; Fairbanks 1993; Baker *et al.* 1994; Ashley *et al.* 1998) y por lo tanto son indicadores potenciales de cambios en los ecosistemas que habitan. Estos cambios se pueden manifestar como variaciones en la cantidad y composición del alimento, en el clima y otras características físicas de su hábitat. Los animales responden a estos cambios con modificaciones en su estado fisiológico, comportamiento y, dependiendo de su magnitud y duración, pueden llegar a afectar la dinámica y las relaciones intra e interespecificas de las poblaciones.

Una manera de medir el efecto o el resultado de las interacciones entre una población de animales y su medio ambiente es a través de su "condición". Este es un concepto que aún se está desarrollando, pero generalmente es interpretado como una medida del bienestar general de una población. Presuntamente, los animales de una población en buena condición están en buen estado nutricional y tienen tasas de mortalidad relativamente menores que aquellos de una población en mala condición. Hanks (1981) sugiere que para evaluar con precisión el bienestar poblacional de mamíferos grandes es necesario tomar en cuenta simultáneamente dos aspectos: el "vigor" demográfico, como el propuesto por Caughley (1977), que utiliza la tasa de crecimiento de la población basada en el balance fecundidad - mortalidad; y el fisiológico, generalmente considerado como el nivel individual de reservas energéticas. Esto se debe a que la relación entre la condición fisiológica y el bienestar demográfico de una población no es necesariamente lineal (Hanks 1981), por lo que algunos efectos de la variación ambiental sobre las poblaciones no serían detectados a través del estudio de uno de estos aspectos independientemente. Por ejemplo, un cambio en la abundancia de alimento en un momento dado afectaría el estado fisiológico individual, pero tendría que ser de una duración e intensidad mayores a cierto umbral para afectar la supervivencia y la fecundidad al nivel poblacional.

Los depredadores tope, tales como algunos mamíferos marinos son sensibles a cambios en la abundancia y composición de alimento en estos dos aspectos de condición poblacional (Lockyer 1986; Costa *et al.* 1991; DeLong y Antonelis 1991; DeLong *et al.* 1991; Baker y Fowler

1992). Los pinnípedos particularmente ofrecen un modelo atractivo para el estudio de la relación entre la variación ambiental y la condición poblacional porque las actividades de reproducción y amamantamiento están separadas espacial y temporalmente de las de alimentación. La reproducción y transferencia de energía a la progenie se dan exclusivamente en tierra (excepto en la morsa), donde pueden ser manipulados, mientras que la búsqueda y obtención de alimento sólo se da en el mar. Estas características han resultado en una mejor comprensión del efecto de los cambios en el medio ambiente sobre poblaciones de este grupo de mamíferos marinos que en otros (Worthy 1987; Costa *et al.* 1989; Boyd 1991; Trillmich y Ono 1991; Renouf *et al.* 1993; Stewart y DeLong 1993; Trillmich 1993).

Los lobos marinos y lobos “finos” juntos forman la familia de pinnípedos llamada Otariidae que tienen una historia de vida semejante y bastante homogénea (Bonner 1984; Trillmich 1990). Se encuentran desde áreas subpolares hasta tropicales del Océano Pacífico, aunque en el Atlántico e Índico sólo se encuentran en el hemisferio sur y no llegan a latitudes tan bajas (King 1983). Su sistema de apareamiento es poligínico, que como en otras especies, está asociado a un marcado dimorfismo sexual (Boness 1991). Las hembras son más pequeñas que los machos desde el nacimiento y generalmente se mueven libremente entre los territorios que ellos defienden en la adultez. Pocos días después de arribar a la colonia en la época reproductiva, las hembras gestantes dan a luz a una cría anual. Durante la lactancia, las madres realizan viajes periódicos al mar para alimentarse, interrumpiéndolos para regresar a tierra y amamantar (Bowen 1991; Costa 1991; Trillmich 1990). Este régimen es mantenido durante un período de cuatro meses (*e.g. Arctocephalus gazella, Callorhinus ursinus*) a tres años (*e.g. A. galapagoensis*) dependiendo de la especie y, por lo menos interespecíficamente, de la estacionalidad y predictibilidad del medio ambiente (Gentry *et al.* 1986) o de la distribución de las especies presa (Francis y Boness 1998). Las crías no pueden alimentarse por sí solas durante los primeros meses de vida y toda la energía que utilizan en este tiempo proviene exclusivamente de la leche de sus madres (Bowen 1991). Entre el tercer y octavo mes de vida, una vez que han alcanzado un tamaño apropiado y han aprendido a nadar y bucear (Horning y Trillmich 1997), las crías empiezan a ingerir alimento sólido por ellas mismas, pero pueden seguir mamando durante un tiempo más (Costa 1991; Kovacs y Lavigne 1992).

Una de las tareas más difíciles para comprender la relación entre la variabilidad ambiental y las poblaciones de mamíferos marinos ha sido la elección de las variables que mejor reflejen esos cambios. Durante el evento El Niño (EN) de 1982-83, varios investigadores tuvieron la oportunidad de estudiar y documentar el efecto de una gran perturbación en el medio ambiente sobre distintas poblaciones de pinnípedos (Trillmich y Ono 1991). Se concluyó que ante una reducción drástica del alimento disponible, las poblaciones experimentaron incrementos considerables en las tasas de mortalidad de todas las clases de edad y sexo, cambios en la distribución, comportamiento y fisiología relacionados con la alimentación, reproducción e inversión materna (Trillmich *et al.* 1991). Estos efectos tuvieron un gradiente latitudinal, siendo más intensos en latitudes bajas, y las crías fueron la categoría de edad más afectada. Otros trabajos han documentado variaciones en el peso de las crías, crecimiento de las mismas, inversión en los viajes de alimentación de sus madres y reproducción, asociados a cambios menos

drásticos en la abundancia de alimento (Boyd 1984; Costa y Gentry 1986; Worthy 1987; Costa *et al.* 1989; Boyd *et al.* 1991; Lunn y Boyd 1993b; Bowen *et al.* 1994; Trites y Antonelis 1994; Arnould y Boyd 1996; Boyd 1996a). Por lo tanto, esta categoría de edad es un indicador sensible a las condiciones ambientales. Recientemente, se han generado varios trabajos para explicar la reducción de la población del lobo marino de Steller en el oeste de Alaska desde hace 20 años. Una de las hipótesis más plausibles es la de un estrés alimentario en la población diezmada, en comparación a la que ha permanecido estable o creciendo (Higgins *et al.* 1988; Merrick *et al.* 1995; Davis *et al.* 1996; Calkins *et al.* 1998). A pesar de que en estos trabajos no se ha podido establecer la causa de la reducción poblacional, la reducción en el tamaño de las hembras adultas en la población diezmada sugiere una asociación entre la disponibilidad de alimento y la condición corporal. El uso de la condición corporal como indicador de cambios en las condiciones ambientales es de gran interés en el manejo de recursos naturales (Laws 1978; Lockyer 1987; Reilly y Fedak 1990; Ryg *et al.* 1990; Beck *et al.* 1993; Renouf *et al.* 1993; Gales *et al.* 1994; Arnould 1995; Hammill *et al.* 1995).

## 1.2 Ecología general del lobo marino de California

Uno de los mamíferos marinos que puede ser utilizado de esta manera es el lobo marino de California, *Zalophus californianus*, cuya subespecie más abundante, *Z. c. californianus* (Lesson, 1868) (lobo marino de aquí en adelante), se encuentra en un área relativamente extensa del Océano Pacífico Oriental, desde Columbia Británica (50° N) en Canadá hasta las islas Marias en México (20° N). En 1983, su población total fue estimada en 145,000 individuos. Existen otras dos subespecies con poblaciones más pequeñas: *Z. c. wollebaecki* (Sivertsen, 1953) con 40,000 individuos y *Z. c. japonicus* (Peters 1866), que se encuentran en el archipiélago de Galápagos y en el mar de Japón y de Okhotsk, respectivamente. La subespecie de Japón (*Z. c. japonicus*) está considerada extinta. La mayor parte de la población de lobo marino se encuentra sobre la plataforma continental en aguas subtropicales y templadas del sur del estado de California en Estados Unidos y principalmente en ambas costas de la península de Baja California en México. En esta última región existen aproximadamente 100,000 individuos (Le Boeuf *et al.* 1983; Aurióles-Gamboá y Zavala-González 1994). De éstos, alrededor de 23,000 se reproducen en el Golfo de California (Aurióles-Gamboá y Zavala-González 1994), aproximadamente desde el paralelo 24° en el sur, hasta el paralelo 31° en el norte (Le Boeuf *et al.* 1983), donde ocupan principalmente islas y pequeños islotes (figura 1). Específicamente, el 80% de la población en esta región se encuentra al norte del paralelo 28°, en la región de las grandes islas. Esta distribución está asociada a los altos niveles de productividad primaria y secundaria, como lo indican los índices de concentración de pigmentos y los registros de capturas comerciales de peces, varios de los cuales son presas conocidas del lobo marino.

La temporada reproductiva del lobo marino en el golfo empieza en mayo con la llegada de machos adultos y el establecimiento de sus territorios (Aurióles-Gamboá 1988). La mayoría

de las hembras adultas, que hasta entonces pasaban una gran parte de su tiempo en el mar, empiezan a encontrarse con mayor frecuencia en las colonias. Pocos días después, las hembras que han logrado tener un embarazo exitoso dan a luz a una cría y permanecen junto a ella durante aproximadamente cuatro días; el período perinatal. En las colonias Los Islotes, Rasito y Cantiles, los nacimientos ocurren con mayor frecuencia en junio. En este tiempo las crías maman de su madre y se reconocen mutuamente. Los posteriores viajes periódicos de alimentación y permanencia en tierra de las madres tienen ambos una duración de uno a tres días (Heath 1989; García-Aguilar y Auriolles-Gamboa 1997). El ciclo de alimentación y amamantamiento se repite varias veces hasta que las crías son destetadas, aproximadamente al primer año de edad; el período de cuidado materno. A medida que las crías crecen, el cuidado materno se modifica; ocurren cambios en la duración de los viajes de alimentación o permanencia en tierra (Heath *et al.* 1991). El estro se presenta en las hembras aproximadamente 27 días después del parto y la cópula se realiza generalmente en el agua (Heath 1989). Después de la fecundación, el embrión no se adhiere inmediatamente a las paredes del útero, sino que permanece suspendido en él durante aproximadamente tres meses. Este fenómeno de implantación retardada ha sido reportado en otros mamíferos y parece ocurrir en todos los pinnípedos (Boyd 1991).

A diferencia de las hembras adultas y las crías, los machos adultos y sexualmente activos ayunan durante la temporada reproductiva mientras defienden sus territorios de otros machos, generalmente en el agua. La mayoría de ellos abandonan las colonias después de la temporada reproductiva a fines de agosto. El patrón migratorio de estos individuos está bastante bien documentado en las costas de California y Columbia Británica, donde los animales parecen desplazarse al norte en el invierno (Fry 1939; Peterson y Bartholomew 1967). Algunas evidencias señalan movimientos de animales entre el sur de California y Baja California (Bartholomew y Boolootian 1960) y entre la costa del Océano Pacífico de Baja California y el Golfo de California (Auriolles *et al.* 1983). Los machos subadultos son más abundantes en las colonias durante el invierno y más raros en la temporada reproductiva, cuando están segregados del resto de animales en ciertas playas (Auriolles 1988). Este patrón hace a las hembras lactantes y sus crías, la fracción de la población de más interés como indicadores de las condiciones ambientales locales, porque obtienen su alimento en una zona restringida todo el año.

El hábitat acuático del lobo marino en el golfo está sujeto a cierto grado de variabilidad espacial y temporal, como lo revelan varios estudios oceanográficos. Una de las principales fuentes de tal variabilidad, por su influencia en la circulación de agua, es la topografía del golfo (Maluf 1983). El extremo norte del golfo es somero (50-200), a excepción de la pequeña cuenca de Wagner, al sureste de Rocas Consag. Este perfil es interrumpido por la cuenca Delfin, al norte de la isla Ángel de la Guarda, con profundidades de más de 900 m. Al sur de esta cuenca, entre la isla Ángel de la Guarda y la península de Baja California, se encuentra la angosta y profunda cuenca Salsipuedes o Canal de Ballenas, que alcanza profundidades de 1,400 m. Al sur de la isla Ángel de la Guarda, se encuentran tres cuencas de profundidad similar a la del Delfin: San Esteban, Tiburón y San Pedro Mártir, adyacentes a las islas del mismo nombre. Las depresiones más profundas del golfo, sin embargo, se encuentran al sur de las grandes islas, siendo la cuenca Guaymas la más grande, con casi 2,000 m de profundidad y ubicada al oeste de la ciudad del

mismo nombre. Las cuencas Carmen, Farallón y Pescadero, al sur de la de Guaymas, son progresivamente más profundas (2,700, 3,150 y 3,700 m, respectivamente).

La circulación superficial de agua en el golfo es relativamente independiente de la del Océano Pacífico debido a su orientación geográfica (Maluf 1983). Al sur de las grandes islas, la circulación superficial está dada principalmente por el régimen de vientos. En el verano y otoño, predominan los vientos del sureste, que empujan el agua superficial Tropical del Pacífico Oriental hasta el sur de isla Ángel de la Guarda, generando surgencias en la costa este del golfo. Durante el invierno y parte de la primavera, los vientos provienen principalmente del noroeste, generando surgencias en la costa de la península de Baja California. En esta época, el flujo neto de agua superficial es hacia el sur, de tal manera que el agua Tropical del Pacífico Oriental sólo llega a la boca del golfo. En la región de las grandes islas, la circulación de agua es un reflejo del flujo de las mareas y las corrientes superficiales pueden ser veinte veces más fuertes que al sur de esta región (Maluf 1983). La mezcla vertical de agua generada por las corrientes de marea en esta región es la más fuerte de todo el golfo.

La combinación de las características topográficas y la circulación de agua da origen a algunas diferencias espaciales en la distribución de nutrientes, oxígeno y carbono inorgánico disueltos. La concentración de oxígeno disminuye con la profundidad, hasta alcanzar un mínimo a profundidades intermedias (500-1,100 m) (Alvarez-Borrego 1983). Dicho mínimo es muy marcado cerca de la boca del golfo y progresivamente más tenue hacia el norte. El rango de profundidad en el que se encuentra este mínimo sigue el mismo perfil geográfico. Al norte de las grandes islas, el mínimo de oxígeno es casi indetectable (Alvarez-Borrego y Lara Lara 1991). La concentración de carbono inorgánico disuelto tiene un máximo a profundidades intermedias al sur de las grandes islas, pero no al norte. El Canal de Ballenas tiene características peculiares respecto a estas variables debido a la fuerte mezcla de agua por mareas y vientos que allí existe. La concentración de oxígeno es relativamente alta a cualquier profundidad, el pH superficial es más bajo y la concentración de nutrientes es más alta en esa región del golfo que en cualquier otra. Badan-Dangon *et al.* (1985) encontraron las temperaturas superficiales del mar más bajas del golfo durante todo el año en el Canal de Ballenas. Se piensa que estas características ejercen una influencia importante sobre la distribución de organismos bentónicos y pelágicos de la región (Alvarez-Borrego 1983).

La concentración superficial de fitoplancton es mínima al sur del paralelo 25° N y máxima al norte de las grandes islas. Sin embargo, Alvarez-Borrego y Lara Lara (1991) aclararon que la productividad primaria integrada sobre toda la zona eufótica podría ser similar en ambas regiones, ya que la intensa mezcla de agua en el norte resulta en una zona eufótica más reducida en comparación a la región sur. A pesar de que no existen datos disponibles para describir con detalle la variación espacio-temporal de la productividad primaria en el golfo, Santamaría-del Ángel *et al.* (1994) usaron imágenes satelitales del color de la superficie marina para estimar la concentración de fitopigmentos y sus diferencias entre distintas regiones y a lo largo de ocho años. Ellos definieron 14 regiones geográficas con características distintas. En su análisis, el Canal de Ballenas y la cabecera del golfo, aparecieron como regiones donde la concentración de

pigmentos fue relativamente alta y con poca variación durante el año. En contraste, el resto de la zona norte del golfo presentó marcadas diferencias estacionales en esta variable.

El patrón geográfico descrito anteriormente sugiere la existencia de diferencias en la calidad del hábitat del lobo marino en el Golfo de California. Un estudio concurrente de la estructura trófica de esta especie en siete colonias de las grandes islas apoya tal idea (García-Rodríguez 1999). En ese trabajo se encontró cuatro grupos de colonias, representando zonas de alimentación distintas, que en algunos casos, fue independiente de la distancia entre colonias. En un grupo, formado por las colonias de San Pedro Mártir, San Esteban y Rasito, que están cerca entre sí (menos de 40 km) y en el límite sur de la región de las grandes islas, los animales consumieron principalmente mictófidios (Myctophidae) y sardina (*sardinops caeruleus*). Por otro lado, las presas consumidas y su importancia fueron diferentes entre tres colonias de la isla Ángel de la Guarda (Machos, Cantiles, Granito) y otra justo al norte de ellas (Lobos), a pesar de estar similarmente cerca entre sí. Aunque Cantiles y Lobos formaron otro grupo, donde el pez sable (*Trichiurus lepturus*) y el pez sapo (*Porichthys sp.*) fueron presas importantes, sólo en Lobos se encontró a la anchoveta bocona (*Cetengraulis mysticetus*) como parte de la dieta. En otro grupo, formado sólo por Granito, el pez sable y la anchoveta fueron las presas más importantes. En una cuarta zona de alimentación, representada por la única colonia ubicada en el Canal de Ballenas, *i.e.* Machos, el lobo marino se alimentó principalmente de la sardina y de la macarela (*Scomber japonicus*). En Granito y, particularmente, en Machos, la diversidad de presas consumidas fue considerablemente más baja que en las demás colonias (García-Rodríguez 1999). En Los Islotes, Bahía de La Paz, aproximadamente 400 km al sur de las grandes islas, Aurióles *et al.* (1984) encontró que *Aulopus bajacali* y *Pronotogrammus eos* están entre las presas más comunes, con aparente poca variación interanual (García-Rodríguez 1995). Claramente, ésta es otra zona de alimentación. Aún no hay datos disponibles de las demás colonias.

Las diferencias en la alimentación del lobo marino deben jugar un papel importante en la condición corporal de cada individuo, ya que el tamaño de cada presa y su contenido energético pueden ser distintos. Otros factores, tales como el esfuerzo (tiempo y gasto metabólico) invertido en la búsqueda, manipulación y asimilación de la energía consumida también pueden variar entre las presas (Stephens y Krebs 1986) y afectar el balance energético de cada individuo. El resultado de este balance, en el caso de las hembras lactantes, es el crecimiento y condición corporal de sus crías (Gentry 1998), porque éste afecta la tasa de transferencia de energía madre-cría. Es probable que el hábitat del lobo marino en el Golfo de California varíe respecto a algunos de los factores mencionados anteriormente.

Las colonias reproductivas del lobo marino en el golfo también muestran diferencias en el hábitat terrestre, ya que se ubican en playas de canto rodado, arena, bloques de piedra o en terrazas al pie de acantilados. Debido a estas características y a la orientación de cada colonia, varían el grado de exposición al sol y a los vientos predominantes. Por ejemplo, la temperatura del aire disminuye hacia el norte durante el invierno y aumenta en esa dirección durante el verano (Alvarez-Borrego 1983). El rango de temperatura promedio del aire aumenta de 6° C en el sur, a 18° C en el extremo norte. Limberger *et al.* (1986) demostraron que estos factores influyen

sobre el comportamiento y los gastos energéticos asociados a la termorregulación.

La variabilidad del tamaño y condición corporal de los animales de la misma edad puede estar asociada a la diversidad de condiciones oceanográficas circundantes, así como de hábitats terrestres para la reproducción. El tamaño de las crías recién nacidas fue usado como índice del esfuerzo materno durante la gestación en la foca gris de Escocia (Kovacs y Lavigne 1986) y en los lobos finos de Galápagos (Trillmich 1986) y de la Antártida (Boyd y McCann 1989). Dicha variable puede ser afectada por cambios en la disponibilidad de alimento (Costa *et al.* 1989; Boness *et al.* 1991; Lunn y Boyd 1993b) o en la densidad poblacional (Fowler 1987).

La condición corporal es una medida relativa del estado nutricional o del nivel de reservas energéticas en el cuerpo de un animal y, por lo tanto, es el resultado de su balance energético. La mejor medida de este balance se obtiene a través de la composición corporal. Sin embargo, las técnicas utilizadas para su determinación son muy costosas en tiempo y dinero, dificultando la obtención de muestras grandes de poblaciones pequeñas. Se ha desarrollado otros índices, algunos de ellos basados en la morfometría animal, asumiendo que están correlacionados con la composición corporal en la misma u otras especies afines (Pitcher 1986; Arnould 1995). En mamíferos marinos, las variables utilizadas con este fin son: el peso (Boyd 1984; Castellini y Calkins 1993; Hammill *et al.* 1995), la proporción perímetro axilar-largo (American Society of Mammalogists 1967; Castellini y Kooyman 1990) y el peso de la capa de grasa subcutánea o su profundidad (Lockyer *et al.* 1985; Pitcher 1986; Read 1990; Ryg *et al.* 1990; Beck *et al.* 1993), ya que la mayor parte de la grasa total del cuerpo se encuentra en esta capa. Los métodos utilizados para ajustar estas variables por diferencias en el tamaño individual, sin embargo, son muy diversos, por lo que es necesario evaluar la relación entre estos índices para hacer comparables los resultados.

La condición corporal puede variar entre sexos, y esto debe tomarse en cuenta al hacer comparaciones geográficas o temporales. Las crías macho representan una inversión mayor que las crías hembra para las madres, ya que éstas son más grandes al nacer (Boyd y McCann 1989). Cierta evidencia indica que en el lobo marino de California, los machos también tienen tasas de consumo de leche mayores que las hembras, aunque esto puede deberse a su mayor tamaño (Ofstedal *et al.* 1987). Por lo menos en un otárido, la distribución de la energía consumida en los componentes del cuerpo es distinta entre sexos (Arnould *et al.* 1996a). Aún no se ha estudiado si los índices de condición corporal son sensibles a estas diferencias y cuáles serían las implicaciones.

### 1.3 Objetivo

El objetivo de este estudio fue el de comparar la condición corporal de crías de lobo marino en once colonias reproductivas del Golfo de California en 1996, 1997 y 1998, en términos del peso y contenido de grasa subcutánea relativos. La hipótesis que dirigió este trabajo fue que dada la heterogeneidad en las características del hábitat del lobo marino en el golfo, la condición nutricional de las crías depende de la colonia de nacimiento. Para probar esta hipótesis se investigó: (i) las diferencias en el tamaño e índices de condición corporal entre sexos y colonias, (ii) la influencia de la edad sobre estas variables, (iii) las relaciones entre distintos índices de condición corporal y (iv) se exploró la relación entre la producción de crías, su condición corporal, la tasa de consumo de alimento y la temperatura superficial del mar en dos colonias; una en el norte y otra en el sur del golfo entre 1980 y 1999. Dadas las condiciones oceanográficas particularmente favorables al crecimiento y abundancia de especies presa en el Canal de Ballenas, se esperó que las crías nacidas en la colonia de Machos estuvieran entre las de mejor condición corporal.

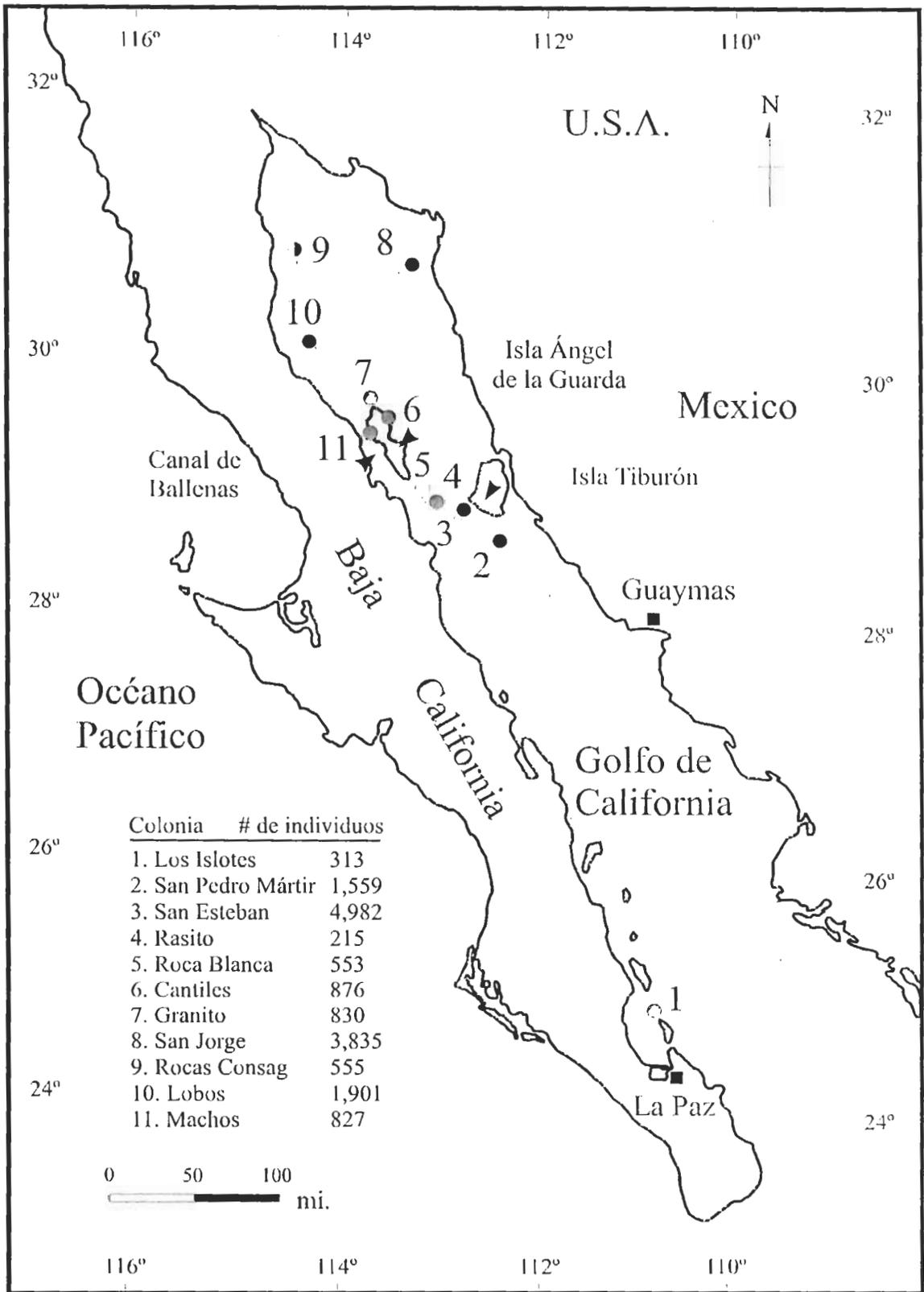
# 2 MÉTODOS

## 2.1 Colonias reproductivas del Golfo de California

Este trabajo formó parte de una serie de estudios destinados a evaluar el estado de salud del lobo marino en el Golfo de California. Comprendió las temporadas reproductivas de 1996, 1997 y 1998 y se estudiaron nueve, once y seis colonias en cada año (Figura 1), respectivamente. Cinco de las colonias estudiadas en 1998 (Los Islotes, Rasito, Machos, Granito y Cantiles) fueron visitadas por lo menos en uno de los años anteriores. Roca Blanca fue estudiada en 1997 y 1998, mientras que Rocas Consag sólo en 1997. El resto de las colonias fueron estudiadas en 1996 y 1997 (San Pedro Mártir, San Esteban, Lobos y San Jorge) solamente. La mayoría de las colonias estudiadas están ubicadas en la zona norte del golfo, en la región de las grandes islas (ver ubicación precisa de todas las colonias en la tabla 1): San Pedro Mártir, San Esteban, Rasito, Roca Blanca, Cantiles, Machos, Granito y Lobos; San Jorge y Rocas Consag en la región norte, cerca de la cabecera del golfo; y Los Islotes en la Bahía de La Paz, al sur (Figura 1).

La recolección de muestras se realizó aproximadamente en el mismo período en 1996 y 1998, pero en 1997 ésta se hizo más temprano en la temporada reproductiva (tabla 1). Esta diferencia impidió hacer comparaciones interanuales en varios de los aspectos que se estudiaron y los análisis presentados fueron hechos para cada año independientemente, excepto en los casos que se indican más adelante. Las visitas a las colonias se hicieron después de que la mayoría de crías hubieron nacido, basándose en información disponible acerca de la distribución de nacimientos en esta región. En las colonias de Los Islotes (Bahía de La Paz) (Auriolos y Sinsel 1988), Cantiles (isla Ángel de La Guarda) (Morales-Vela 1990; Morales-Vela y Aguayo-Lobo 1992) y Rasito (Morales-Vela 1985), aproximadamente el 90% de los nacimientos se acumulan desde el inicio de la temporada hasta la segunda semana de junio. Esto sugiere que la reproducción ocurre simultáneamente en todas las colonias y por lo tanto las visitas se realizaron entre fines de junio y julio.

Para investigar la relación entre índices de abundancia de alimento en el largo plazo, se utilizó información adicional obtenida durante varios años en las colonias Cantiles y Los Islotes. Los datos no publicados de peso y longitud de crías en la colonia Cantiles durante 1988-89 y 1992-95, fueron amablemente proporcionados por la biól. García-Rivas. Este tipo de datos correspondientes a Los Islotes, además de la abundancia poblacional en estas dos colonias desde 1980 fueron obtenidos por el Dr. Auriolos-Gamboa y la M. en C. García-Aguilar (Laboratorio de Mamíferos Marinos, CICIMAR-IPN), mismos que fueron utilizados parcialmente en varias publicaciones (Auriolos *et al.* 1983; Auriolos 1988; Auriolos y Sinsel 1988; Auriolos-Gamboa y Zavala-González 1994). Se utilizó esta base de datos para generar una serie de tiempo que



**Figura 1.** Ubicación y número de animales (en 1997) en las colonias reproductivas de lobo marino del Golfo de California. Los círculos gris, blanco, negro y mitad negro representan las colonias visitadas en las temporadas reproductivas 1996-98, 1997-98 y 1997, respectivamente.

incluyó: producción y condición corporal de crías, tasa de consumo de alimento de la población y temperatura superficial del mar durante la temporada reproductiva, en cada una de estas colonias.

## 2.2 Relación entre indicadores biológicos y ambientales de abundancia de alimento

Ya que la condición corporal de los animales en cada colonia depende en gran medida de la distribución (temporal y espacial) y abundancia de alimento, se analizaron los cambios en tres índices, que en conjunto podrían indicar cuáles fueron los cambios interanuales en esta variable: la temperatura superficial del mar (TSM), debido a su efecto sobre la distribución y reproducción de organismos pelágicos (Arntz *et al.* 1991; York 1991; Roemmich y McGowan 1995); las fluctuaciones en el número de hembras adultas y producción de crías, porque la disponibilidad de alimento determina parcialmente la posibilidad de una gestación exitosa (Trillmich y Ono 1991); y la tasa de consumo de alimento de toda la colonia en Los Islotes y Cantiles durante la temporada reproductiva, porque podría indicar la preferencia de los animales por quedarse o inmigrar de otras regiones a alimentarse alrededor de la colonia. Se eligieron estas dos colonias porque son las que han sido estudiadas más extensamente de 1980 al presente.

Los datos de TSM en el Golfo de California fueron obtenidos a través de varios satélites de NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) equipados con el instrumento AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) y distribuidos por Earth Observing System Data and Information System Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PO.DAAC) en Jet Propulsion Laboratory (JPL 1998). La resolución espacial del instrumento es de 9 km y los datos obtenidos corresponden a promedios mensuales basados en mediciones diarias (tomadas durante la noche) en los meses de mayo, junio y julio. La información para cada colonia fue aislada basándose en los resultados del trabajo de Durán Lizarraga (1997) en la colonia Los Islotes, donde encontró que las hembras lactantes se alimentan dentro de un radio no mayor de 20 km alrededor de la colonia. Ya que este radio podría ser mayor en el norte del golfo, se escogió un cuadrado de 40 km de lado, teniendo como centro la colonia, dentro del cual se combinaron los datos para obtener la temperatura promedio de la superficie del mar para cada mes. La posición relativa de la colonia dentro del cuadrado fue desplazada para excluir porciones de masa continental en los casos donde ésta se encontraba a menos de 20 km de esta.

Las colonias fueron censadas por categorías de edad y sexo, desde una embarcación pequeña a 20 ó 30 m de la línea de playa, a una velocidad aproximada de 10 km · hora<sup>-1</sup>. El método utilizado para categorizar los animales ha sido descrito detalladamente por Aurióles *et al.* (1983), Le Boeuf *et al.* (1983), Aurióles-Gamboa (1988). Brevemente, se contaron todos los animales que se pudieron ver con la ayuda de binoculares, cuando era necesario, clasificándolos en una de seis categorías: machos adultos, machos subadultos, hembras adultas, juveniles o crías. Los machos adultos se distinguen por su gran tamaño, la gran voluminosidad de su cuello y por la cresta sagital en la parte superior de su cabeza, que a esta edad está casi o totalmente

desarrollada. Los machos subadultos son más pequeños, pero más grandes que los animales de otra categoría, su cuello y cresta sagital no están completamente desarrollados. Las hembras adultas se reconocen por ser más grandes que las crías y juveniles, más pequeñas y esbeltas que los machos adultos y subadultos, por el color beige o gris de su pelo, la ausencia de cresta sagital y, ocasionalmente, porque están amamantando a sus crías. Los juveniles son más grandes que las crías, no tienen cresta sagital y, al igual que las hembras adultas, su pelo es color beige o gris. Las crías son los animales nacidos en la temporada reproductiva, su pelo es de color negro y no se alejan de la costa. Los animales que no pudieron ser clasificados en una de estas categorías por alguna razón, se agruparon en una sexta categoría.

Los censos realizados en Los Islotes corresponden a 1990, 1992 y 1994-99 y en Cantiles a 1981, 1984-91, 1993-98. Estos datos fueron utilizados para obtener información de cambios en dos aspectos de la población a través del tiempo: i) número de hembras adultas y producción de crías y ii) tasa de consumo de alimento de la colonia durante la temporada reproductiva. A pesar de que el número de hembras adultas contabilizadas de esta manera representa sólo la fracción de animales en tierra cuando los censos fueron realizados, no se utilizó ningún tipo de ajuste debido a las dificultades inherentes a su cálculo. Estas dificultades incluyen diferencias interanuales en tasas de fecundidad y patrones de cuidado materno, que pueden afectar el número de animales en tierra en determinado momento. Se ha estimado que aproximadamente el 10% de las hembras adultas se encuentran en el mar en un momento dado de la temporada reproductiva (Bonnell *et al.* 1978), pero probablemente hay cambios circadianos, estacionales e interanuales que afectan este porcentaje. Para los fines de este estudio se asume que el error en la estimación del número de animales fue constante de una temporada reproductiva a la otra.

Los censos de crías realizados con este método son los más confiables, ya que en la temporada reproductiva éstas permanecen en la playa o nadando cerca de la orilla (Bowen 1991). Sin embargo, en algunas islas como Los Islotes, donde hay secciones con bloques de piedra grandes que dejan espacios entre ellos o la roca subyacente, el número de crías censadas es subestimado porque algunas descansan en estos lugares y no pueden ser vistas desde la embarcación. En ciertas colonias, la subestimación puede llegar a ser del 50% (Le Boeuf *et al.* 1983; Auriolles-Gamboa 1988). No se aplicó esta corrección porque se analizó cada colonia independientemente a través del tiempo.

La tasa de consumo de alimento diaria ( $\text{kg} \cdot \text{día}^{-1}$ ) para todos los animales de la colonia fue calculada para cada año en las dos colonias asumiendo que los machos adultos ayunan durante la temporada reproductiva y que los animales en cada una de las otras categorías de edad y sexo tienen el mismo peso (Auriolles-Gamboa *et al.* 1997). A los juveniles y hembras no lactantes se les asignó un consumo diario equivalente al 14% de su peso; a los machos subadultos el 8% y a las hembras lactantes el 10%. El peso de los animales juveniles se estimó en 40 kg, el de hembras adultas en 80 kg y el de machos subadultos en 175 kg. El consumo diario de cada animal fue multiplicado por el número total de individuos contados en su categoría de edad y sexo. Para obtener el consumo diario total de la colonia, se sumó la cifra así calculada para todas las categorías.

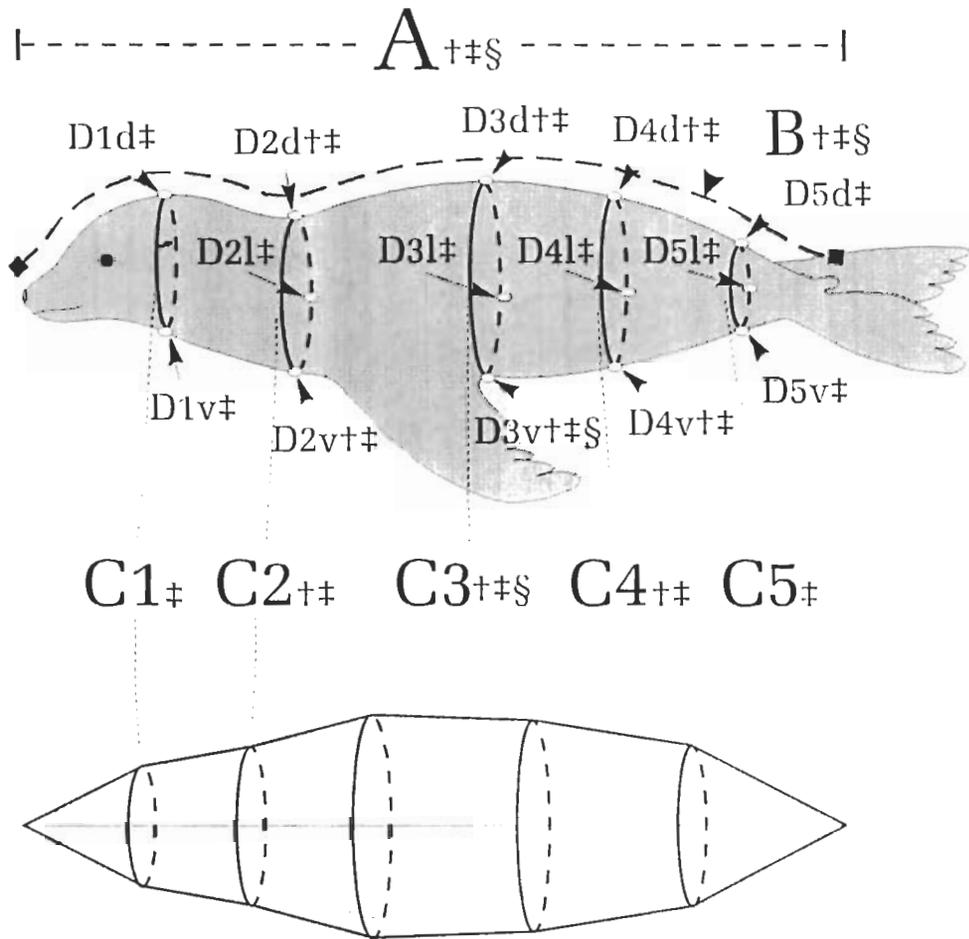
Los datos de peso y longitud estándar de las crías sirvieron para tener una estimación de su condición corporal (peso/largo estándar<sup>3</sup>, ver más adelante). La posible asociación de estas cuatro variables como indicadores de la abundancia de alimento fue estudiada en las dos colonias independientemente.

### 2.3 Captura y manipulación de crías

Luego de realizar el censo de la colonia y del área de captura de crías, se desembarcó y estableció un pequeño campamento en un lugar apropiado de la playa. El campamento consistió de una mesa, dos bancos, un toldo, una alberca-corral, una pesa de resorte y trípode, equipo de anestesia y un tanque de medición de volumen. Una vez armada la alberca-corral, dos personas se encargaron de capturar crías manualmente, de tal manera que estuvieran representadas crías que visualmente estuvieran en distinto estado nutricional en el área de trabajo. Las crías visualmente gordas fueron definidas como aquellas a las que no se les puede ver las costillas y caderas debajo de la piel; las flacas se reconocieron porque las costillas y caderas resaltan a través de su piel, misma que tiende a plegarse al sostenerla.

Durante esta época las crías no son muy ágiles y permanecen cerca de la costa, permitiendo el uso de este procedimiento de captura. Las crías fueron colocadas en la alberca-corral con agua y en la sombra para evitar su estrés, en grupos de cuatro o cinco individuos. En 1997, cada cría fue pesada ( $\pm 0.25$  kg), sexada y colocada en la mesa, donde fue anestesiada superficialmente con una mezcla gaseosa de 5% isoflurano y oxígeno; mientras que en 1996 y 1998, las crías fueron inmovilizadas manualmente. Luego de que la anestesia hiciera efecto, se obtuvieron tres muestras de sangre (10 ml) de la vena yugular o de la vena glútea caudal para estudios de biometría y bioquímica sanguínea (reportados aparte). El tiempo necesario para anestésiar las crías dependió principalmente de la efectividad con la que se logró hacer que inhalen la mezcla gaseosa a través de una máscara de plástico, ya que en muchos casos no fue posible aislar totalmente el aire del exterior. Sin embargo, todas las crías fueron anestesiadas en tres minutos, aproximadamente. Después de tomar todas las medidas necesarias, las crías fueron colocadas en una red en la sombra hasta que se hubieron recuperado del efecto de la anestesia. En este lugar, todos los animales vocalizaron y se movieron normalmente después de menos de cinco minutos, cuando fueron liberados. Generalmente los animales regresaron a la orilla del mar y se reunieron con otras crías o con sus madres.

Las variables morfométricas que se midieron se muestran en la figura 2. Largo estándar, largo curvilíneo y perímetros se midieron con una cinta métrica convencional ( $\pm 0.5$  cm) y para medir el grosor de piel y grasa subcutánea (llamados colectivamente grasa subcutánea de aquí en adelante) se utilizó un adipómetro (Ross Laboratories, Inc.,  $\pm 2$  mm, en 1996; Lange Skinfold Caliper, Beta Technology Inc.,  $\pm 1$  mm, en 1997 y 1998). En 1996 sólo se midió grosor de grasa subcutánea en tres posiciones dorsales y tres ventrales, en 1997, en cinco dorsales, cuatro laterales (izquierdo) y cinco ventrales y, por último, en 1998 se utilizó el promedio de tres mediciones



**Figura 2.** Variables morfológicas medidas en crías de lobo marino. A: largo estándar (cm), B: largo curvilíneo (cm), C: perímetro (cm), D: grosor de piel y grasa subcutánea (mm) en las posiciones dorsal (d), lateral (l) y ventral (v). Los símbolos: ‡, ‡, § indican las variables medidas en 1996, 1997 y 1998, respectivamente. Se muestra también el modelo geométrico utilizado para calcular volumen corporal y de piel y grasa subcutánea.

repetidas en una sola posición ventral (figura 2). Luego de tomar estas medidas, se retiró la anestesia y mientras se recuperaban de sus efectos se les recortó aproximadamente un gramo de pelo de la región dorsal para el estudio de concentración de contaminantes (reportados aparte), que a su vez fue útil para dejar una marca en la cría y evitar su recaptura. Por último, en 1997 se colocó a cada individuo en una malla de nylon y se lo sumergió en un tanque metálico, donde se midió el volumen de agua desplazado ( $\pm 0.25$  l), para tener una medida independiente del volumen total de cada cría. Esta medida sirvió para validar las estimaciones de volumen corporal realizadas a través de un modelo geométrico de la cría.

Se calculó el volumen corporal y de grasa subcutánea de cada cría a través de un modelo geométrico que representa a la cría como una serie de conos y conos truncados, como se indica en la figura 2. En 1996 no se midió el perímetro y grosor de grasa subcutánea en las posiciones 1 y 5, ni el grosor de grasa subcutánea en las posiciones laterales. En dicho año, la distancia entre

los perímetros se extrapoló de las proporciones promedio en relación al largo estándar que se obtuvieron en 1997. En 1998 sólo se midió el peso, el largo estándar y curvilíneo, el perímetro axilar y el grosor de grasa subcutánea en la posición ventral 3 (figura 2). Por lo tanto, los volúmenes corporal y de grasa subcutánea sólo se estimaron en las crías capturadas en 1996 y 1997.

Las mediciones de grosor de grasa subcutánea fueron divididas por dos para corregir el valor obtenido por la doble capa que se mide con pliegues a través de esta técnica. El volumen corporal total de cada cría se estimó sumando los volúmenes de los conos y conos truncados que se indican en el modelo de la figura 2. El volumen de un cono es igual a:

$$V_c = \frac{1}{3} (\pi \cdot r^2 \cdot h)$$

donde  $V_c$  = volumen del cono,  $r$  = radio y  $h$  = altura. De esta manera se estimó el volumen de los conos en los extremos del modelo geométrico de cada cría. El volumen de los conos truncados entre estos conos se calculó utilizando la siguiente expresión:

$$V_c = \frac{1}{3} \pi h (r_1^2 + r_2^2 + r_1 r_2)$$

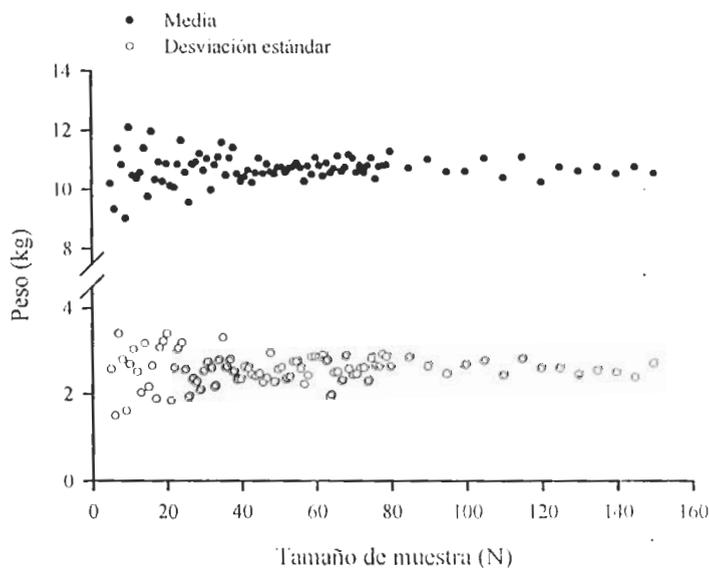
donde  $r_1$  y  $r_2$  son los radios grande y pequeño del cono truncado.

El volumen de grasa subcutánea se estimó restando el volumen de una serie de conos truncados internos, que representan el tejido magro de la cría, del volumen corporal externo. Para este cálculo no se consideraron los conos extremos del modelo, ya que no se hicieron mediciones de grosor de grasa subcutánea ni de perímetro en los extremos del animal, además de que en esta zona el grosor de la capa de tejido adiposo es mínimo. A cada perímetro se le restó el valor promedio de las mediciones de grosor de grasa alrededor de éste y se estimó el volumen total de los conos truncados internos. La diferencia entre el volumen externo e interno de los conos truncados representa un índice del volumen de grasa subcutánea. Un modelo similar se usó con este propósito en elefantes marinos y focas de puerto (Gales y Burton, 1987; Rosen y Renouf, 1997, respectivamente).

Las estimaciones de volumen en 1997 se realizaron de dos formas: en base al mismo modelo de cuatro partes utilizado en 1996 y con el modelo de seis partes (ver figura 2). Esto permitió hacer comparables las estimaciones de 1996 y 1997, sin perder la información más detallada obtenida en 1997. La diferencia entre los dos modelos fue determinada por medio de una prueba *t* de *Student* para muestras dependientes. La relación entre los valores obtenidos a través de ambos modelos y el volumen observado por desplazamiento de agua se investigó por medio de regresión lineal simple.

El número de crías que fue necesario capturar en cada colonia se determinó a través de pruebas de remuestreo, usando datos de peso de crías ( $n=1,478$ ) capturadas y medidas en varias colonias del Golfo de California desde 1980 hasta el presente. De la muestra total, se tomaron

muestras aleatorias de tamaño mayor cada vez. Con este método, la media y desviación estándar reducen su variación al aumentar  $n$  hasta que se estabilizan alrededor de un valor determinado. Al alcanzar  $n$  mínimo para lograr tal estabilización, la variancia más grande que es posible obtener en una colonia es razonablemente cubierta. En el golfo,  $n=40$  fue suficiente para alcanzar la estabilización de la media y desviación estándar (figura 3). Esta cifra probablemente sobreestimó el tamaño de muestra necesario, ya que se incluyeron todas las colonias y las posibles variaciones interanuales en esta variable.



**Figura 3.** Resultados de las pruebas de remuestreo realizadas con el peso de 1,478 crías medidas durante las temporadas reproductivas de 1981, 1984 y 1992-98 en la mayoría de colonias de lobo marino en el Golfo de California.

Aunque no fue posible determinar la edad precisa de los animales capturados, una proporción de ellos tenían vestigios de su cordón umbilical en distinto grado de cicatrización. En otros estudios se ha determinado que estos vestigios desaparecen aproximadamente a los cinco días de edad. Este criterio se usó para tener una estimación gruesa de la edad de las crías que en 1997 y 1998, de la siguiente manera:

i)  $< 5$  días de edad: Presencia de una sección (3-5 cm) de cordón umbilical fresco (color rojo o marrón oscuro) o el tejido conjuntivo restante todavía es visible alrededor de la cicatriz del cordón.

ii)  $> 5$  días de edad: No se observan restos de tejido conjuntivo y sólo queda la cicatriz sin pelo, donde el cordón umbilical se unía al cuerpo del animal.

En Los Islotes se obtuvieron las medidas morfométricas de cadáveres de cuatro crías que murieron por causas naturales para comparar la estimación de volumen de grasa subcutánea con el peso de esta capa. Para separar esta capa del resto del cuerpo se hizo un corte en la parte ventral, desde el cuello hasta cerca del ano y se cortó lateralmente encima del músculo, rodeando las aletas, hasta llegar a la parte dorsal.

## 2.4 Estimación de las diferencias de tamaño

### *Variación interanual*

Tres variables que fueron medidas idénticamente todos los años de estudio (peso, largo estándar y perímetro axilar) fueron utilizadas para comparar el tamaño de las crías en 1996-1998 y discutir las en función de la fecha promedio de muestreo. Esto se hizo a través de un análisis de variancia de dos vías (colonia y año) sobre la muestra combinada de las colonias Machos, Granito, Cantiles y Rasito, ya que sólo estas colonias fueron estudiadas los tres años, en fechas cercanas en cada uno de ellos. Se excluyó Los Islotes porque no se obtuvieron estos datos en 1996 y porque las fechas de captura antecedieron por más de 10 días a las demás colonias. El número de crías de cada sexo fue igualado aleatoriamente en cada colonia para que las crías macho y hembra estuvieran representadas similarmente.

### *Variación intersexual*

Las diferencias de tamaño entre sexos también se analizaron sobre la muestra combinada de Machos, Granito, Cantiles y Rasito. Análisis de variancia de una vía sirvieron para determinar la significación de estas diferencias en todas las variables, para cada año de estudio independientemente. La variabilidad de cada una de estas medidas fue comparada entre sexos a través del coeficiente de variación (Zar 1996).

### *Variación intercolonial*

Se consideró el tamaño de forma multivariada para determinar las diferencias entre colonias en 1996 y 1997, a través de análisis de funciones discriminantes. Las variables utilizadas en este análisis fueron: peso, largo estándar, perímetro y grosor de grasa subcutánea. Aquí también, el número de crías de cada sexo se igualó aleatoriamente en cada colonia para que las crías macho y hembra estuvieran representadas similarmente. Se excluyeron datos extremos según Tabachnick y Fidell (1996). De esta manera, un macho y tres hembras en 1996, cuatro hembras y dos machos en 1997, fueron excluidos del análisis. Los supuestos de homogeneidad de variancias y normalidad fueron evaluados a través de la prueba de Levene y el estadístico de Shapiro Wilks respectivamente. Posteriormente, las variables fueron introducidas simultáneamente en el análisis discriminante de dos maneras distintas, ya que las muestras de los dos años no fueron totalmente comparables. A pesar de que las muestras de los dos años no fueron tomadas en las mismas fechas, este segundo análisis permitió hacer los resultados de los dos años lo más comparables posible. Primero, todas las colonias estudiadas cada año fueron analizadas independientemente, y segundo, se restringió la muestra de 1997 a aquellas colonias que fueron también estudiadas el año anterior. En el primer caso, se utilizaron todas las mediciones de perímetro que se obtuvieron cada año y en el segundo, sólo las de las posiciones

2, 3 y 4 (figura 2). Las mismas restricciones se aplicaron al grosor de grasa subcutánea en este análisis. Sin embargo, para evitar introducir demasiadas medidas correlacionadas entre sí, se utilizó la suma de todas las mediciones de grosor de grasa subcutánea en cada posición. De esta manera, también se disminuyó el efecto negativo en la homogeneidad de variancias debido a diferencias en la variabilidad del grosor de esta capa entre posiciones.

Sólo se consideraron las funciones discriminantes que contribuyeron significativamente a la separación de las colonias. La significación de las funciones discriminantes se determinó a través de pruebas  $\chi^2$ , retirando funciones sucesivamente. Las variables más importantes en la separación de colonias se identificaron a través del valor absoluto de sus coeficientes estandarizados (coef. est.) en cada función (Campbell y Atchley 1981).

Para determinar la naturaleza de las diferencias entre colonias, se realizaron análisis de variancia de una vía, sobre las variables más importantes extraídas del análisis discriminante. Finalmente, las similitudes entre colonias fueron resumidas en un dendrograma producido por análisis de grupos, utilizando la matriz de los cuadrados de las distancias Mahalanobis ( $D^2$ ) entre todos los pares de centroides de colonias. La técnica de unión utilizada en el análisis de grupos fue la de la media no ponderada (UPGMA).

## 2.5 Cálculo de índices de condición corporal y su variación

### *Variación intersexual*

Se consideraron las siguientes variables que han sido usadas en otros estudios como indicadores del estado nutricional de mamíferos (Young 1976; Pitcher 1986; Castellini y Kooyman 1990; Read 1990; Castellini *et al.* 1993; Krebs y Singleton 1993; Lunn y Boyd 1993a; Renouf *et al.* 1993; Sweitzer y Berger 1993; Arnould 1995; Hammill *et al.* 1995): peso, volumen, perímetro axilar, volumen y grosor de la capa de grasa subcutánea. Como estas variables son dependientes del tamaño, se han diseñado varios métodos para poder eliminar su influencia. Uno de ellos se basa en el análisis de la relación entre estas variables y alguna medida del tamaño a través de regresiones y análisis de covariancia. Otros simplemente dividen la variable de interés por alguna medida de tamaño, generalmente el largo estándar, asumiendo que la relación entre ellas tiene un solo exponente común para todos los individuos de la población de interés. En este estudio se calcularon los siguientes índices de condición corporal:

1.  $FCF = (P \cdot 10^5) / LS^3$
2.  $PAL = (PA \cdot 100) / LS$

donde  $FCF$  = factor de condición de Fulton,  $P$  = peso (kg),  $LS$  = largo estándar (cm),  $PAL$  = proporción perímetro axilar-largo estándar,  $PA$  = perímetro axilar (cm). Estos índices asumen que las pendientes de las relaciones son tres y uno, respectivamente, como se esperaría si el

escalamiento del peso y perímetro axilar con el largo estándar fuera isométrico (Peters 1983). Para verificar estos supuestos y estimar otros índices de condición corporal comúnmente usados se estudiaron las siguientes regresiones:

3.  $P$  sobre  $LS$
4.  $PA$  sobre  $LS$
5.  $G$  sobre  $LS$
6.  $VC$  sobre  $LS$
7.  $VG$  sobre  $LS$
8.  $P$  sobre  $VC$

donde  $G$  = grosor de grasa subcutánea (mm) en la posición más variable, siguiendo el criterio propuesto por Lockyer *et al.* (1985) y usado como indicador de la condición corporal en otros pinnípedos (Ryg *et al.* 1990; Beck *et al.* 1993),  $VC$  = volumen corporal (l),  $VG$  = volumen de grasa subcutánea (l).

Se analizaron posibles diferencias sexuales en las relaciones bivariadas a través de análisis de covarianza de una vía (Zar 1996), para verificar la homogeneidad de coeficientes de regresión y elevación de la línea de regresión. Las variables fueron transformadas a logaritmos en aquellos casos en que las relaciones incluían variables de distinta dimensión para linealizar el modelo. En los casos en que no se encontraron diferencias significativas, se presentaron los resultados de la regresión combinada de ambos sexos. Los residuos de estas regresiones fueron utilizados como índices de condición corporal y se determinaron diferencias sexuales en los mismos por medio de análisis de variancia. Las regresiones se realizaron con el método de mínimos cuadrados, excluyendo observaciones con una desviación estándar de la línea de regresión mayor a tres, aunque luego estas observaciones fueron incluidas en el cálculo de los residuos respectivos. Se investigaron diferencias interanuales en todas las relaciones, ya que éstas pueden influir en la interpretación de los índices de condición corporal derivados de ellas. Debido a que algunas variables se midieron de distinta forma entre años, las comparaciones interanuales estuvieron limitadas a 1996-97 para las regresiones de  $VC$  sobre  $LS$  (6),  $VG$  sobre  $LS$  (7),  $P$  sobre  $VC$  (8) y 1997-98 para  $G$  sobre  $LS$  (5). Las diferencias entre los tres años (1996-98) fueron probadas en las regresiones de  $P$  sobre  $LS$  (3) y  $PA$  sobre  $LS$  (4). El nivel de significación ( $\alpha$ ) para rechazar las hipótesis nulas en todos las pruebas fue 0.05.

La relación entre los índices de condición corporal basados en el crecimiento total del cuerpo y uno basado en la acumulación de grasa subcutánea, se determinó a través de regresiones lineales del volumen de grasa subcutánea ajustado por largo estándar sobre los otros índices mencionados anteriormente.

### *Variación intercolonial*

La condición corporal de las crías fue comparada entre las colonias en base al factor de condición de Fulton (FCF) y a los residuos de la regresión de grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar (índice de contenido de grasa, ICG, de aquí en adelante). Adicionalmente, en 1996 y 1997, se compararon las colonias en base a los residuos de la regresión de volumen de grasa subcutánea calculados con los modelos geométricos de cuatro (1996 y 1997) y seis partes (1997). Primero se comparó cada índice independientemente entre colonias a través de análisis de variancia de una vía y las diferencias entre pares específicos de colonias se identificaron con pruebas de Tukey para muestras desiguales (Zar 1996). Posteriormente, con el objetivo de hacer una comparación entre colonias basado en la combinación de ambos índices simultáneamente, se clasificó a cada cría en uno de cuatro estados, como se indica a continuación:

Estado 1: FCF ▲ e ICG ▲

Estado 2: FCF ▲ e ICG ▼

Estado 3: FCF ▼ e ICG ▲

Estado 4: FCF ▼ e ICG ▼

donde ▲ significa igual o mayor que la media de todas las colonias en cada año y ▼ menor que la media de todas las colonias en cada año. El porcentaje de crías en cada uno de estos estados fue comparado entre colonias a través de análisis de componentes principales (Tabachnick y Fidell 1996).

## **2.6 Crecimiento y cambios de la condición corporal con la edad**

En la colonia de Los Islotes se capturó, midió y marcó crías al inicio de la temporada reproductiva en los tres años de estudio y en 1994 (Aurioles-Gamboa, datos no publicados), con el objetivo de determinar diferencias entre sexos y años en las tasas de crecimiento y cambios en los índices de condición corporal. Las crías fueron capturadas en repetidas ocasiones durante la temporada reproductiva y se las pesó, se les midió el largo estándar, el perímetro axilar y el grosor de grasa subcutánea; a excepción de 1994 y 1996, cuando sólo se midió el peso y el largo estándar. Los animales fueron marcados haciéndoles un corte de pelo único; generalmente combinaciones de líneas rectas, para su posterior identificación. Estas marcas son fácilmente reconocibles y permanecen en las crías durante por lo menos tres meses (obs. pers.).

La relación entre las medidas de tamaño, los índices de condición corporal y la edad relativa de las crías se determinó por medio del coeficiente de correlación de Pearson ( $r$ ) y en caso de ser significativo, se determinaron las tasas de cambio correspondientes a través de regresión lineal simple de la variable respectiva sobre la edad relativa.

Se calcularon los índices de condición corporal:  $FCF$ ,  $PAL$  y  $RG$  (residuo de la regresión

de grosor de grasa subcutánea) para cada cría en cada captura. Debido al tamaño de la muestra y su efecto en la distribución de las variables, no se pudo cumplir con los supuestos de igualdad de variancias y de distribución normal de los datos, por lo que se recurrió a pruebas no paramétricas para hacer las comparaciones necesarias. Para comparar las tasas de crecimiento y de cambio en los índices de condición corporal entre sexos se utilizó la prueba de Mann-Whitney. Las diferencias entre años en estas variables fueron determinadas por pruebas de Krukal-Wallis (Zar 1996).

Los detalles de los resultados de todas las pruebas estadísticas se presentan al final del manuscrito, en la sección de notas, para facilitar la lectura de los resultados. Para consultar estos detalles, refiérase al número correspondiente (en superíndice) señalado en el texto.

# 3 RESULTADOS

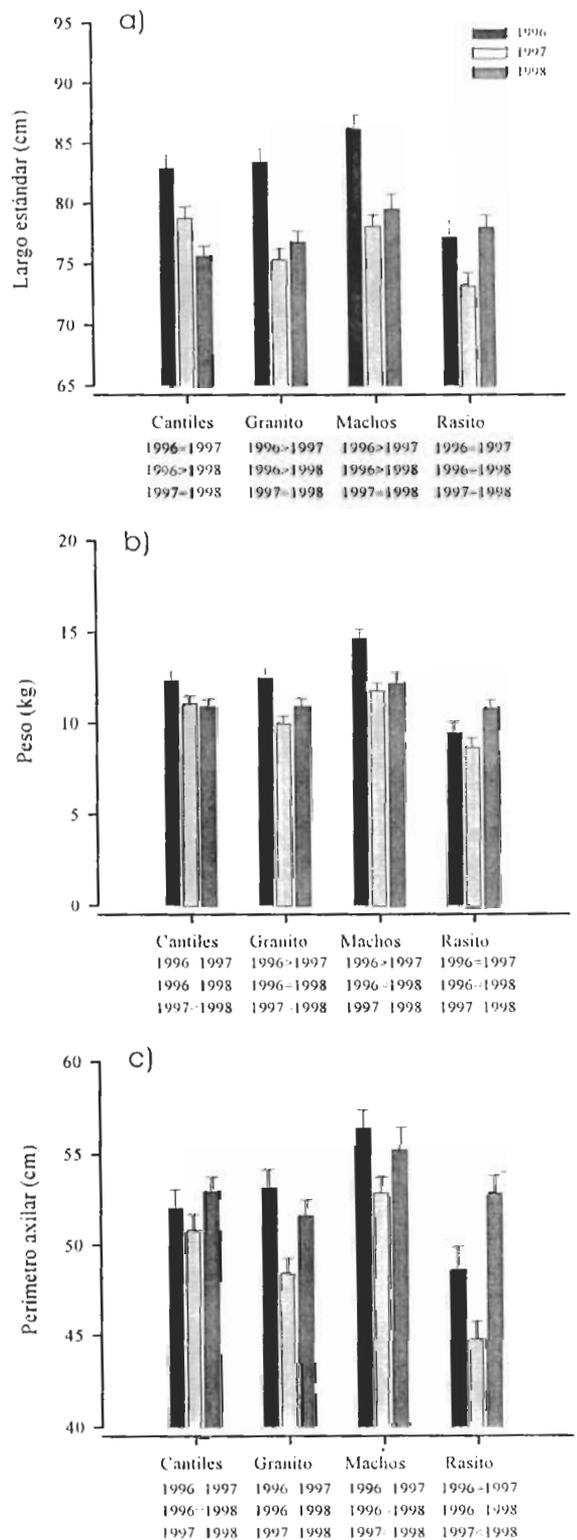
## 3.1 Descripción morfométrica

Se capturó un total de 625 crías entre 1996 y 1998. La tabla 1 muestra el número de crías por localidad y total de las que se obtuvo información morfométrica para este estudio. Considerando sólo aquellas colonias que fueron estudiadas los tres años de estudio, *i.e.* Machos, Cantiles, Granito y Rasito (tabla 1), el peso de las crías cada año fue distinto a cualquier otro (tabla 2), de tal manera que los animales fueron más pesados en 1996 y más livianos en 1997. En las cuatro muestras combinadas, las crías fueron más largas en 1996 que en 1997 o 1998, entre los cuales el largo no varió. Similarmente, no hubo diferencias interanuales significativas en el perímetro axilar de las crías capturadas en 1996 y 1998, pero ambas medidas fueron más grandes que las de 1997. La variación del tamaño de los animales de 1996 a 1998 coincidió en gran medida con las diferencias en la fecha promedio de captura en las colonias consideradas en este análisis, que fueron: 19, 5 y 18 de julio en 1996, 1997 y 1998, respectivamente. Sin embargo, la diferencia en el tamaño de las crías entre 1996 y 1998 fue demasiado grande en relación a la diferencia de un día en la fecha promedio de captura.

El largo estándar, peso y perímetro axilar fueron significativamente distintos entre las cuatro colonias<sup>1</sup>, siendo el tamaño de las crías de la colonia Machos mayor que el de Cantiles y Granito, a su vez mayores que el de Rasito. Las diferencias entre colonias y años no fueron mutuamente independientes ya que la interacción entre ambos factores fue significativa sobre las mismas variables<sup>1</sup>. Las crías de todas las colonias tendieron a ser más pequeñas respecto a las tres variables en 1997 que en 1996, pero las diferencias fueron significativas sólo respecto al peso y largo estándar (figura 4). Aunque las crías fueron ligeramente más pequeñas en 1998 que en 1996, esta diferencia fue significativa sólo respecto al largo estándar en tres de las colonias (Cantiles, Granito y Machos). Las tres medidas de tamaño no variaron entre 1997 y 1998 en cualquiera de las cuatro colonias, a excepción del perímetro axilar en Rasito, donde fue mayor en 1998 (figura 4). En general, se observaron tres patrones: i) crías grandes en 1996, pequeñas en 1997 y de tamaño intermedio en 1998 en Machos y Granito; ii) una disminución paulatina del tamaño de las crías de 1996 a 1998 en Cantiles y iii) crías de tamaño intermedio en 1996, pequeñas en 1997 y las más grandes en 1998 en Rasito. Los cambios interanuales observados sobre la muestra combinada de estas colonias fueron, por lo tanto, afectados principalmente por Machos, Granito y Rasito. Lobos, San Esteban, San Jorge y San Pedro Mártir, aunque solo fueron estudiadas en 1996 y 1997, tuvieron crías más pequeñas en 1997. Las dos colonias que fueron estudiadas entre 1997 y 1998, Roca Blanca y Los Islotes, tuvieron crías significativamente más grandes en 1998.

El perímetro tuvo los valores máximos en la posición axilar (posición 3, figura 2) y mínimos alrededor de la cabeza, cuello y cintura (posiciones 1, 2 y 5, respectivamente, figura 2) (tabla 3). La distribución de la grasa subcutánea, como lo reflejaron las mediciones de pliegues de piel, mostró un patrón similar en ambos sexos y en los dos años en los que se la estudió. En la figura 5 se presenta dicha distribución en las crías capturadas en 1997, cuando fue estudiada en mayor detalle. Al combinar los datos de ambos sexos, la capa de grasa fue más gruesa cerca de la mitad del cuerpo de la cría y más delgada alrededor de la cabeza y cintura. Es decir, la capa de grasa subcutánea fue, en general, proporcional al perímetro externo. El lugar de medición que presentó la mayor variabilidad los dos años fue la posición ventral 3.

Se obtuvieron mediciones morfométricas de los cadáveres de cuatro crías en la colonia de Los Islotes, Bahía de La Paz. El peso de la capa de piel y grasa subcutánea medido directamente en estas crías explicó significativamente ( $P < 0.01$ ) el 82% de la variación en el volumen de esta capa estimado a través del modelo geométrico. La piel y grasa subcutánea representaron, en promedio, el 24% del peso total de las crías (rango: 18.2-29.5%) (figura 6).



**Figura 4.** Cambios en largo estándar (a), peso (b) y perímetro axilar (c) de crías de lobo marino en cuatro colonias del Golfo de California durante las temporadas reproductivas 1996-1998. Se presentan los resultados de las comparaciones múltiples de Tukey entre los tres años debajo de la colonia correspondiente.

**Tabla 1.** Ubicación de las colonias reproductivas, fecha (día/año) y número de crías (total, m machos, h=hembras) capturadas en cada una de ellas, durante las temporadas reproductivas 1996-1998 en el Golfo de California.

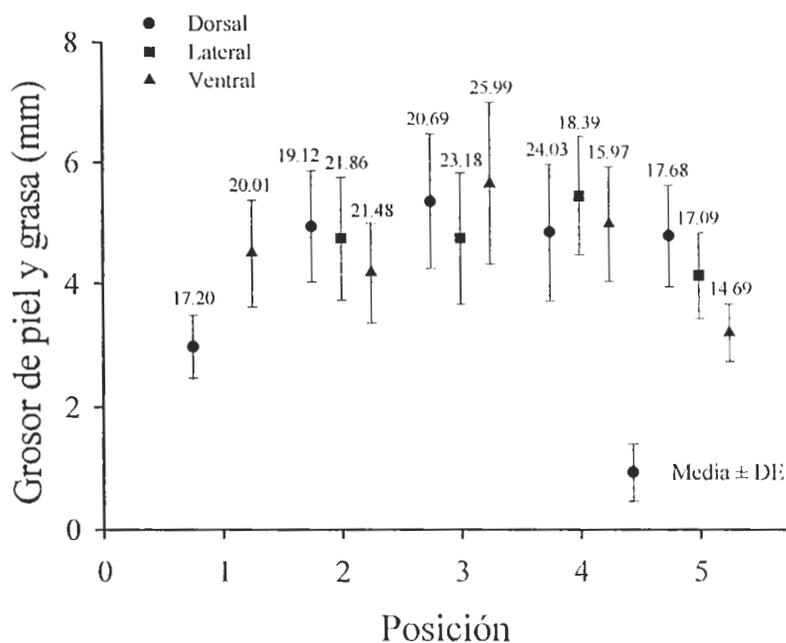
Colonia	n		
	1996 179 (103m, 76h)	1997 277 (134m, 143h)	1998 169 (76m, 93h)
1. Los Islotes (ISL) 24° 35' N, 110° 23' W	24 (13m, 11h) 15/06 y 07/07	20 (12m, 8h) 26/06	29 (21m, 8h) 24/07
2. San Pedro Mártir (SPM) 28° 22.5' N, 112° 21' W	19 (11m, 8h) 24/07	27 (10m, 17h) 29/06	—
3. San Esteban (EST) 28° 40' N, 112° 36' W	25 (13m, 12h) 17/07	27 (11m, 16h) 30/06	—
4. Rasito (RAS) 28° 49.5' N, 113° 0.5' W	11 (5m, 6h) 17/07	25 (8m, 17h) 01/07	23 (9m, 14h) 21/07
5. Roca Blanca (ROC) 28° 54' N, 113° 26' W	—	28 (15m, 13h) 02/07	27 (12m, 15h) 20/07
6. Los Cantiles (CAN) 29° 29' N, 113° 31.5' W	20 (12m, 8h) 18/07	23 (13m, 10h) 05/07	33 (13m, 20h) 17/07
7. Granito (GRA) 29° 34' N, 113° 33' W	19 (11m, 8h) 19/07	26 (11m, 15h) 06/07	30 (11m, 19h) 16/07
8. San Jorge (JOR) 31° 1' N, 113° 15.5' W	30 (21m, 9h) 21/07	16 (9m, 7h) 07/07	—
9. Rocas Consag (CON) 31° 7' N, 114° 29.5' W	—	30 (15m, 15h) 08/07	—
10. Lobos (LOB) 30° 3' N, 114° 29' W	12 (7m, 5h) 22/07	30 (16m, 14h) 09/07	—
11. Machos (MAC) 29° 21.5' N, 113° 31.5' W	19 (10m, 9h) 23/07	25 (14m, 11h) 10/07	27 (10m, 17h) 17/07

**Tabla 2.** Peso, largo estándar y perímetro axilar (media  $\pm$  EE) de crías de lobo marino de Machos, Cantiles, Granito y Rasito durante las temporadas reproductivas 1996-98.

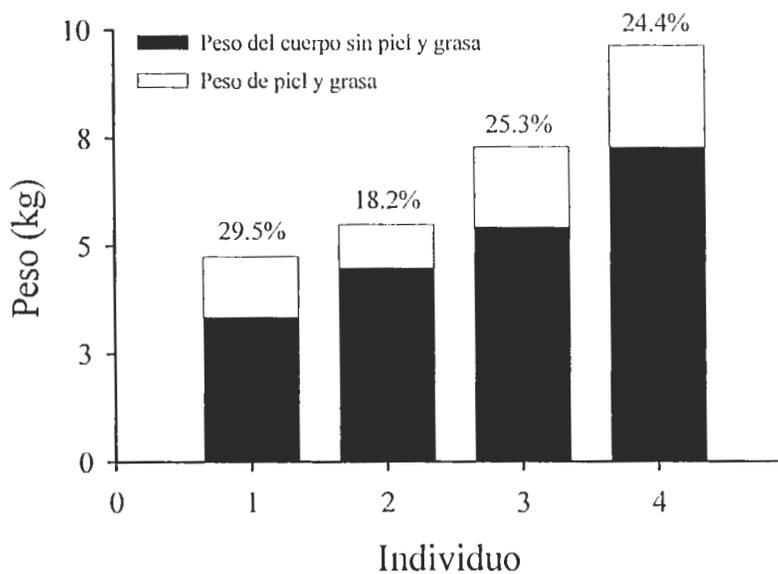
Año	Peso (kg)	Largo estándar (cm)	Perímetro axilar (cm)
1996 (n=60)	12.25 $\pm$ 0.27	82.48 $\pm$ 0.57	52.58 $\pm$ 0.54
1997 (n=80)	10.42 $\pm$ 0.23	76.43 $\pm$ 0.49	49.25 $\pm$ 0.46
1998 (n=78)	11.26 $\pm$ 0.24	77.59 $\pm$ 0.51	53.23 $\pm$ 0.48
ANOVA <sup>†</sup> $F_{2,206}$	13.59*	34.63*	20.72*
Efecto del año	1996 > 1998 > 1997	1996 > 1998 = 1997	1996 = 1998 > 1997

<sup>†</sup> ANOVA - 2 vías: colonia - año, donde hubo diferencias entre colonias ( $F_{1,206}$ =10.77, 19.08, 17.70, largo estándar, peso y perímetro axilar, respectivamente;  $P < 0.01$ ) e interacción colonia - año ( $F_{6,206}$ =4.75, 2.82, 2.92, largo estándar, peso y perímetro axilar, respectivamente;  $P < 0.02$ ).

\* Efecto significativo  $P < 0.001$ .



**Figura 5.** Distribución de la grasa subcutánea en diferentes lugares del cuerpo de crías, medida a través de pliegues de piel y grasa. El valor encima de las barras de error es el coeficiente de variación. Las posiciones de medición corresponden a la figura 2.



**Figura 6.** Peso de la capa de piel y grasa subcutánea en relación al peso del resto del cuerpo en cuatro crías que fueron analizadas después de su muerte por causas naturales en Los Islotes. Se indica el porcentaje del peso correspondiente a la piel y grasa subcutánea encima de la barra de cada individuo.

### 3.2 Diferencias de tamaño corporal entre sexos y colonias

#### *Diferencias entre sexos*

Para comparar el peso, largo estándar y perímetro de las crías entre sexos, también se consideraron únicamente las cuatro colonias estudiadas los tres años. Debido a las diferencias interanuales que se encontraron, los datos de cada año fueron analizados separadamente. Las crías macho fueron significativamente más grandes que las hembras en peso, largo y perímetros todos los años (tabla 3). Los machos fueron en promedio de 1.6 a 2.1 kg (promedio 18%) más pesados y de 2.0 a 4.8 cm (promedio 6%) más grandes en sus medidas lineales (largo y perímetro) que las hembras. Las diferencias sexuales más grandes se observaron en los perímetros 4 y 5 (alrededor del cordón umbilical y cintura, respectivamente), donde los machos fueron 8 y 9% más grandes. Los coeficientes de variación en peso, largo y perímetro fueron similares entre sexos todos los años y fueron más altos en peso que en las medidas lineales.

Las diferencias sexuales fueron menos claras respecto al grosor de grasa subcutánea (tabla 4). En todos los años y todas las posiciones de medición (excepto una), el grosor de esta capa fue más grande en los machos, pero sólo en 1997 estas diferencias fueron significativas en algunas posiciones: todas las dorsales, excepto en la cabeza, y dos laterales, sobre la axila y alrededor del ombligo. Cuando las diferencias fueron significativas, éstas se extendieron de 0.4 a 1.0 mm (promedio 15%). El coeficiente de variación de estas medidas fue similar entre sexos, aunque tendió a ser mayor en las hembras de 1997. En las cuatro colonias combinadas, la medida de grosor de grasa subcutánea con mayor variabilidad en 1996 y 1997 fue la posición dorsal 4 en hembras y la posición ventral 3 en machos (tabla 4). A pesar de esta diferencia sexual en 1997, se utilizó la posición ventral 3 en ambos sexos en 1996 y 1997 para las regresiones que se describen más adelante, porque al analizar esta variabilidad para cada año independientemente, ésta fue la posición que tuvo el mayor coeficiente de variación.

Ya que las diferencias interanuales en el tamaño de las crías estuvieron determinadas en gran medida por la fecha de captura, las estimaciones correspondientes a los animales de 1997 podrían representar mejor el tamaño de las crías recién nacidas en el golfo, que aquellas de los otros dos años. Según la evidencia disponible, las capturas se realizaron en fechas más próximas a las de mayor frecuencia de nacimientos en 1997 que en los otros años.

Las crías macho ( $n=9$ ) recién nacidas (hasta cinco días de edad) que se capturaron en todas las colonias entre 1997 y 1998 pesaron (media  $\pm$  error estándar)  $9.35 \pm 0.35$  kg y midieron  $75.11 \pm 1.018$  cm de largo estándar. Por otro lado, las hembras ( $n=7$ ) de la misma edad pesaron  $7.68 \pm 0.45$  kg y midieron  $71.07 \pm 1.29$  cm. El grosor de la capa de grasa subcutánea sobre el esternón no varió entre sexos y midió  $4.7 \pm 0.28$  mm. Todas estas medidas fueron significativamente menores a las de crías de mayor edad<sup>2</sup>.

**Tabla 3.** Peso (kg), largo estándar y perímetro (cm); media  $\pm$  EE (coef. var) de crías de cada sexo durante el período de estudio en Cantiles, Granito, Machos y Rasito.  $n$  (machos) =  $n$  (hembras) = 30 (1996), 40 (1997) y 39 (1998).

Variable <sup>†</sup> y año	Crías hembra	Crías macho	ANOVA <i>F</i> Efecto de sexo	<i>P</i>
Peso (kg)				
1996	11.55 $\pm$ 0.45 (21.30)	13.67 $\pm$ 0.53 (21.08)	9.38	<0.01*
1997	9.58 $\pm$ 0.28 (18.75)	11.47 $\pm$ 0.34 (18.47)	18.47	<0.01*
1998	10.34 $\pm$ 0.24 (14.58)	11.94 $\pm$ 0.32 (16.71)	15.89	<0.01*
Largo estándar (cm)				
1996	81.32 $\pm$ 0.88 (5.96)	84.97 $\pm$ 1.00 (6.45)	7.48	<0.01*
1997	74.54 $\pm$ 0.71 (6.01)	78.66 $\pm$ 0.70 (5.59)	17.29	<0.01*
1998	75.91 $\pm$ 0.63 (5.18)	78.50 $\pm$ 0.63 (4.98)	8.52	<0.01*
Largo curvilíneo (cm)				
1996	85.23 $\pm$ 0.94 (6.06)	89.68 $\pm$ 1.07 (6.56)	9.69	<0.01*
1997	80.1 $\pm$ 0.69 (5.49)	84.89 $\pm$ 0.77 (5.76)	21.22	<0.01*
1998	80.79 $\pm$ 0.59 (4.59)	83.73 $\pm$ 0.71 (5.31)	10.03	<0.01*
Perímetro 1 (cm)				
1997	32.84 $\pm$ 0.21 (4.13)	34.46 $\pm$ 0.22 (4.10)	27.58	<0.01*
Perímetro 2 (cm)				
1996	36.32 $\pm$ 0.63 (9.54)	39.07 $\pm$ 0.67 (9.45)	8.85	<0.01*
1997	35.93 $\pm$ 0.52 (9.12)	37.95 $\pm$ 0.48 (8.01)	8.22	<0.01*
Perímetro 3 (cm)				
1996	51.62 $\pm$ 0.84 (8.92)	54.60 $\pm$ 1.10 (10.99)	4.67	0.034*
1997	48.21 $\pm$ 0.67 (8.85)	50.88 $\pm$ 0.69 (8.56)	7.64	<0.01*
1998	51.60 $\pm$ 0.57 (6.85)	54.33 $\pm$ 0.62 (7.13)	10.58	<0.01*
Perímetro 4 (cm)				
1996	41.98 $\pm$ 0.91 (11.93)	45.32 $\pm$ 1.15 (13.93)	5.13	0.027*
1997	45.23 $\pm$ 0.72 (10.04)	48.86 $\pm$ 0.91 (11.74)	9.89	<0.01*
Perímetro 5 (cm)				
1997	28.99 $\pm$ 0.39 (8.46)	31.53 $\pm$ 0.39 (7.84)	21.25	<0.01*

<sup>†</sup> Los números en las variables corresponden a los de la figura 2. \* Indica diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

**Tabla 4.** Grosor de piel y grasa subcutánea dorsal (GD), lateral (GL) y ventral (GV) (media + *EE*) (coef. var.) de crías de cada sexo durante el período de estudio en Cantiles, Granito, Machos y Rasito.

Posición de grosor de piel y grasa subcutánea <sup>†</sup> (mm)	Año	Crías hembra	Crías macho	ANOVA <i>F</i> Efecto del sexo	<i>P</i>
GD1	1997	3.06 ± 0.10 (20.73)	3.15 ± 0.10 (19.62)	0.45	>0.05
GD2	1996	4.50 ± 0.16 (19.13)	4.93 ± 0.15 (17.50)	3.79	0.056
	1997	4.93 ± 0.13 (16.03)	5.68 ± 0.14 (15.68)	15.61	<0.01*
GD3	1996	5.67 ± 0.20 (18.98)	6.12 ± 0.24 (21.33)	2.13	>0.05
	1997	5.04 ± 0.16 (20.62)	5.78 ± 0.17 (18.85)	9.61	<0.01*
GD4	1996	4.98 ± 0.22 (24.64)	5.49 ± 0.22 (22.35)	2.57	>0.05
	1997	4.46 ± 0.19 (26.19)	5.48 ± 0.20 (23.08)	14.19	<0.01*
GD5	1997	4.84 ± 0.15 (19.00)	5.26 ± 0.13 (16.10)	4.49	0.037*
GL2	1997	5.08 ± 0.18 (22.57)	5.31 ± 0.17 (20.16)	0.92	>0.05
GL3	1997	4.89 ± 0.16 (20.46)	5.39 ± 0.18 (21.35)	4.29	0.041*
GL4	1997	5.53 ± 0.13 (15.29)	6.19 ± 0.15 (15.20)	11.18	<0.01*
GL5	1997	4.14 ± 0.12 (18.81)	4.34 ± 0.10 (15.08)	1.55	>0.05
GV1	1997	4.54 ± 0.14 (19.89)	4.94 ± 0.15 (18.66)	3.84	0.053
GV2	1996	4.32 ± 0.14 (17.60)	4.45 ± 0.17 (21.20)	0.36	>0.05
	1997	4.29 ± 0.15 (22.02)	4.46 ± 0.15 (20.83)	0.60	>0.05
GV3	1996	5.71 ± 0.25 (24.35)	5.71 ± 0.26 (25.25)	<0.01	>0.05
	1997	6.10 ± 0.23 (23.53)	6.32 ± 0.24 (23.55)	0.45	>0.05
	1998	5.38 ± 0.17 (20.10)	5.58 ± 0.20 (22.77)	0.55	>0.05
GV4	1996	5.66 ± 0.18 (17.69)	5.63 ± 0.20 (19.67)	0.01	>0.05
	1997	4.69 ± 0.10 (13.38)	4.88 ± 0.11 (13.72)	1.78	>0.05
GV5	1997	3.27 ± 0.08 (15.53)	3.29 ± 0.07 (13.41)	0.06	>0.05

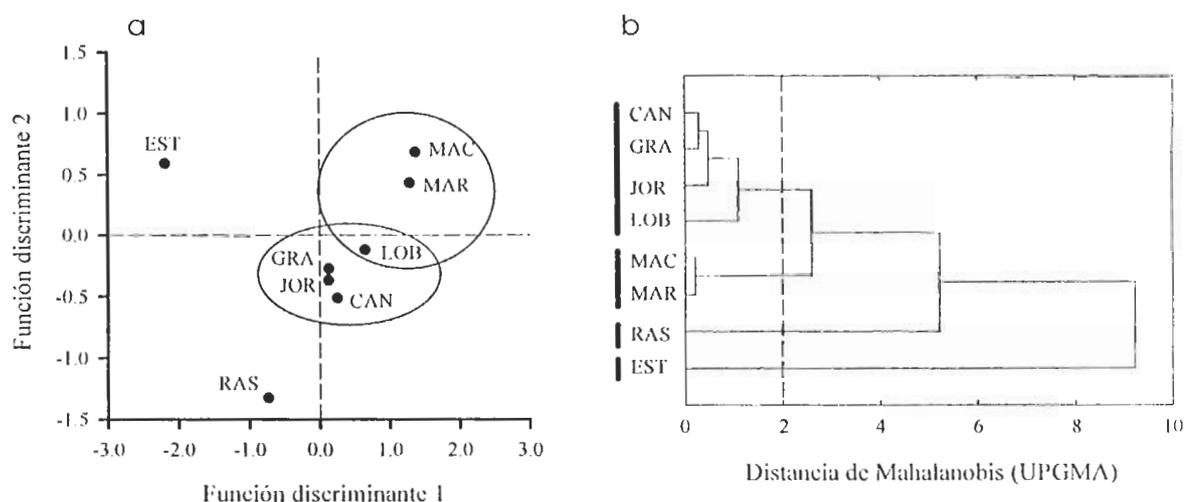
<sup>†</sup> Los números en las variables corresponden a los de la figura 2. \* Indica diferencias significativas ( $P < 0.05$ ). Los tamaños de muestra son los mismos que los de la tabla 3.

*Diferencias entre colonias*

1996. El análisis discriminante resultó en una separación significativa de las colonias utilizando dos funciones<sup>3</sup>. Los valores promedio de las colonias en cada una de estas funciones se presentan en la figura 7a. La probabilidad de que cada par de colonias sea similar (tabla 5), demostró que San Esteban y Rasito estuvieron significativamente aisladas de las demás colonias y entre sí, particularmente en la primera función. Las otras colonias presentaron agrupamientos menos definidos y se interseccionaron considerablemente. Por ejemplo, Machos fue similar a San Pedro Mártir y Lobos, pero esta última colonia, a su vez, no se separó significativamente de Cantiles, Granito y San Jorge. Estas últimas tres colonias formaron un grupo homogéneo y por lo tanto, Lobos representó una colonia intermedia entre el grupo de Machos y San Pedro Mártir y el de Cantiles, Granito y San Jorge. En base a estas comparaciones, se distinguieron dos agrupaciones de colonias y dos colonias aisladas: i) Machos y San Pedro Mártir, ii) Cantiles, Granito y San Jorge, iii) Rasito y iv) San Esteban. Las agrupaciones i y ii tuvieron a Lobos en común, aunque esta colonia tuvo mayores afinidades con el grupo ii, ya que la probabilidad de que ésta y Machos (grupo i) sean similares, fue más cercana al nivel de significación que con las colonias del grupo (ii).

La variable que más contribuyó a la separación entre colonias en la primera función discriminante fue el peso; el resto de variables fueron relativamente menos importantes<sup>4</sup>. La segunda función no tuvo un significado claro porque más de dos variables fueron importantes en su definición. De acuerdo a los coeficientes de las variables en cada función, las crías de Machos y San Pedro Mártir fueron las más pesadas y de mayor perímetro, las de San Esteban las más livianas, pero de gran perímetro y las de Rasito fueron relativamente livianas y las de menor perímetro.

El análisis de grupos dio un resultado similar al obtenido a través del análisis



**Figura 7.** Valores promedio de cada colonia en dos funciones discriminantes significativas extraídas de análisis discriminante (a) y dendrograma (b) mostrando la similitud del tamaño corporal de las crías de ocho colonias estudiadas en 1996. Los óvalos en (a) unen las colonias cuyas crías fueron de tamaño similar ( $P < 0.05$ ) y la línea punteada en (b) indica la distancia de unión consistente con este análisis. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

discriminante (figura 7b). A una distancia de unión igual a 2.0 se encontró la mayor consistencia entre los dos análisis. De esta manera, Cantiles, Granito, San Jorge y Lobos fueron asociadas en un grupo, Machos y San Pedro Mártir en otro y Rasito y San Esteban aisladas entre sí y del resto de colonias. Se pudo haber utilizado una distancia de unión mayor (por ejemplo 4.0) para reflejar el hecho de que Lobos fue estadísticamente similar a las colonias de los primeros dos grupos, pero la distancia escogida fue más consistente con los puntajes de estas colonias en las funciones discriminantes (figura 7a) y con los valores  $P$  presentados en la tabla 5.

La comparación de las colonias respecto a las variables que más influyeron en su diferenciación en el análisis discriminante se presenta en la figura 8. Hubo diferencias significativas entre colonias en todas estas variables; las crías de Machos y San Pedro Mártir fueron las más grandes, y las de Rasito las más pequeñas. Las diferencias entre estos dos grupos de colonias fueron significativas. Sin embargo, las comparaciones múltiples resultaron en diferencias graduales entre las demás colonias. Estas comparaciones mostraron por lo menos dos grupos homogéneos con colonias de características similares; San Jorge, Cantiles, Granito y Lobos tuvieron crías de tamaño intermedio entre Machos y Rasito. El peso de las crías de San Esteban fue bajo y similar al de aquellas de Rasito, pero se distinguieron de éstas en que su perímetro 4 y suma de grosos de grasa subcutánea fueron relativamente altos. De hecho, el perímetro 4 de estos animales fue comparable al de las crías de Machos y San Pedro Mártir. Aunque estas variables no tuvieron mucha importancia en el análisis discriminante, su influencia pudo ser suficiente para que San Esteban haya sido aislada significativamente de las demás colonias.

**Tabla 5.** Probabilidad de que las crías de ocho colonias del Golfo de California, estudiadas tanto en 1996 como en 1997, sean de tamaño similar (de manera multivariada, en base al estadístico  $D^2$ ).

	GRA	LOB	MAC	RAS	EST	JOR	MAR
<b>1996</b>							
CAN	0.92	0.35	<0.01*	0.04*	<0.01*	0.81	<0.01*
GRA		0.34	<0.01*	0.03*	<0.01*	0.64	0.02*
LOB			0.05	<0.01*	<0.01*	0.67	0.18
MAC				<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.96
RAS					<0.01*	<0.01*	<0.01*
EST						<0.01*	<0.01*
JOR							<0.01*
<b>1997</b>							
CAN	0.05	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.23	<0.01*
GRA		<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.12	0.06
LOB			<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.76	<0.01*
MAC				<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*
RAS					0.24	<0.01*	<0.01*
EST						<0.01*	<0.01*
JOR							<0.01*

Nota: Los centroides fueron calculados como los valores medios de las variables peso, largo estándar, 3 perímetros y la suma de grosor de piel y grasa subcutánea en 6 sitios distintos en el cuerpo de crías de lobo marino. Las diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) se indican con el símbolo \*.

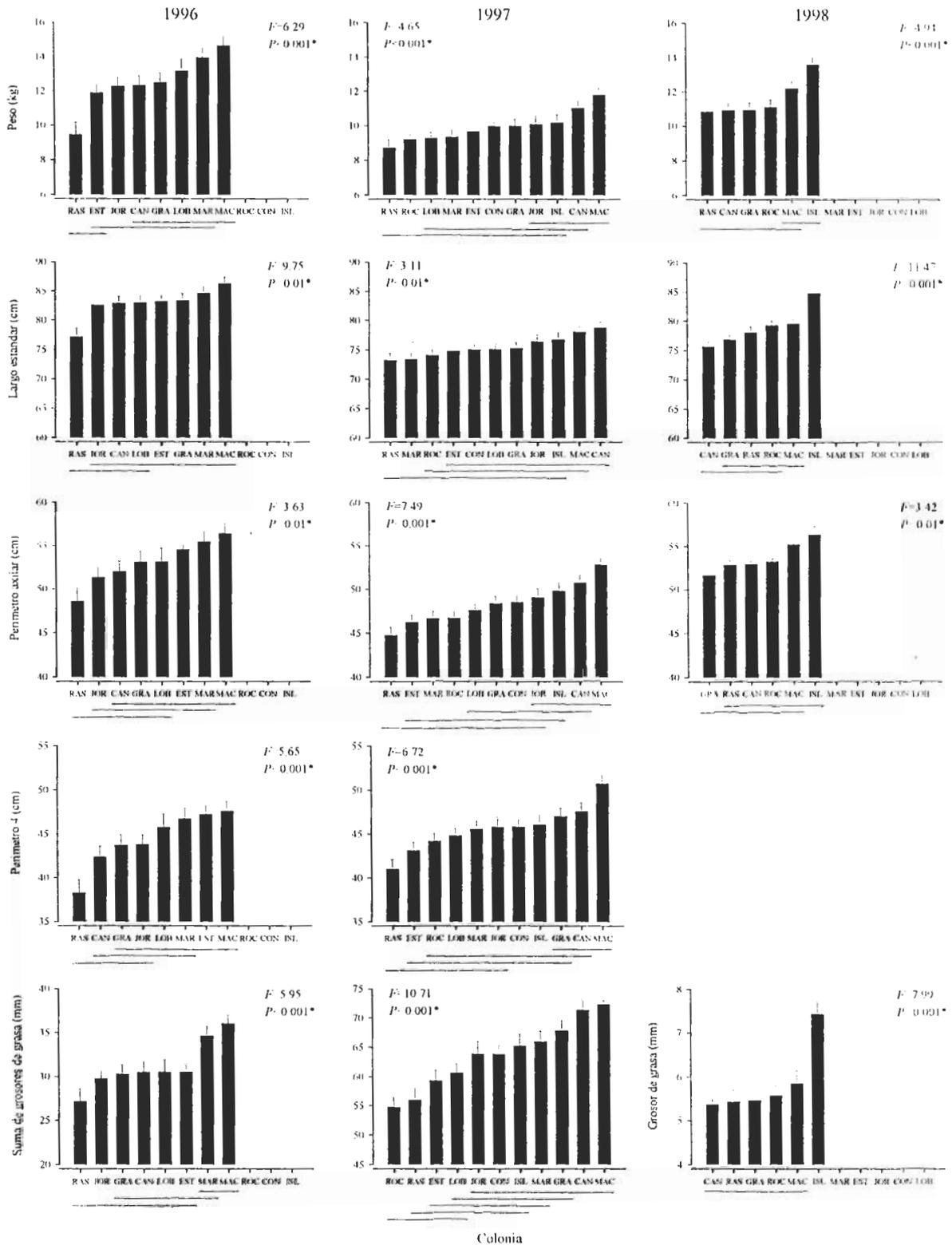
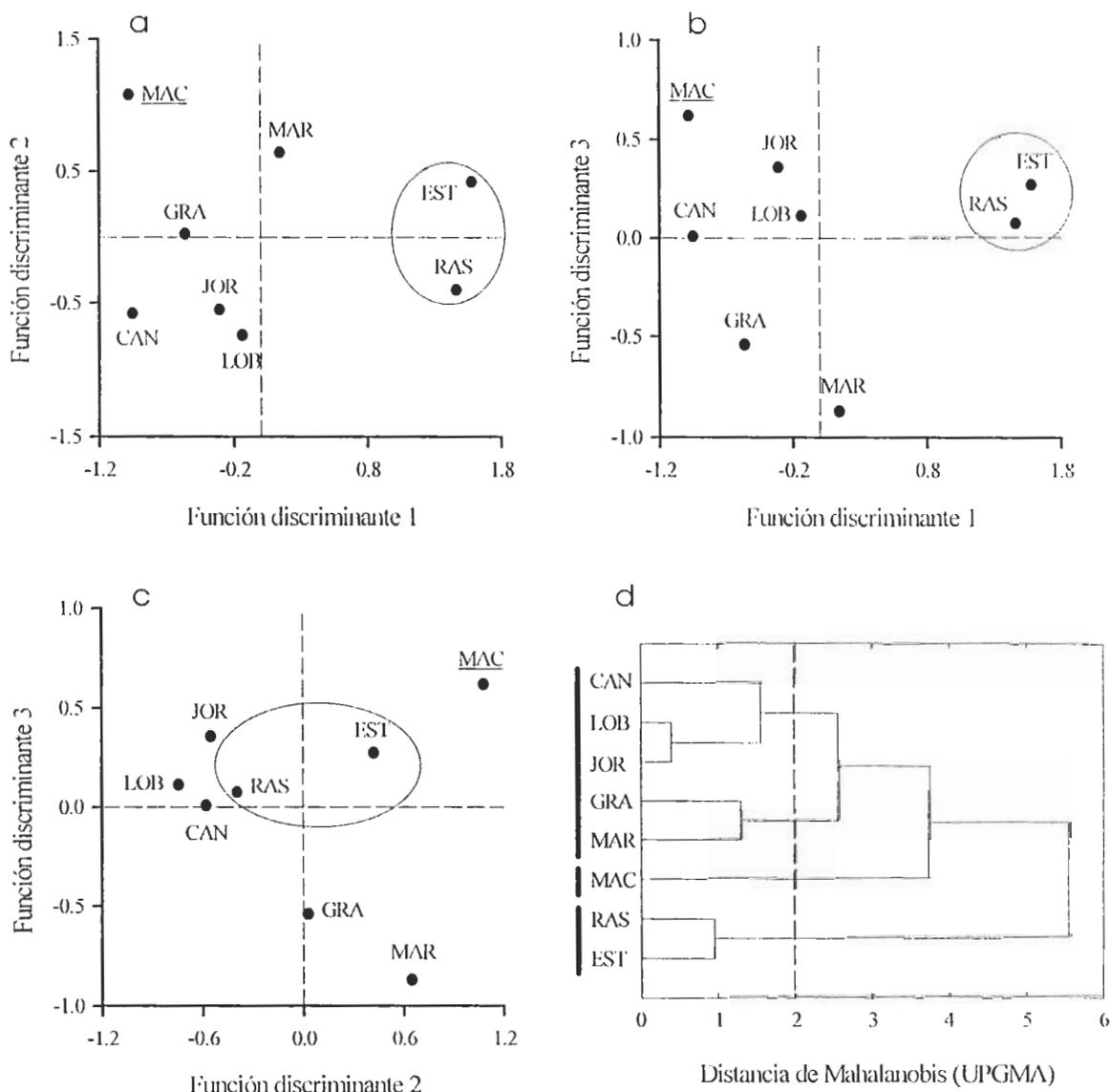


Figura 8. Comparación de las características morfométricas más importantes en la determinación de diferencias de tamaño de las crías de colonias de lobo marino en el Golfo de California durante las temporadas reproductivas 1996 y 1998 y todas las medidas estimadas en 1998. Se presentan el resumen de análisis de variancia (valores *F* y *P*) y el resultado de las pruebas de Tukey correspondientes; las líneas debajo de las abreviaturas de las colonias separan aquellas que fueron significativamente distintas en la variable respectiva ( $P < 0.05$ ) en el análisis de variancia.

1997. Las colonias fueron separadas significativamente con tres funciones este año<sup>5</sup>. Los valores promedio de cada colonia en las tres funciones se muestran en la figura 9(a-c). De acuerdo a las probabilidades presentadas en la tabla 5, sólo Rasito y San Esteban fueron similares entre sí; Machos no presentó similitudes con ninguna otra colonia. Cantiles, Granito, Lobos, San Pedro Mártir y San Jorge fueron similares entre sí, pero dos de ellas (Lobos y San Pedro Mártir) no fueron asociadas directamente y representaron los extremos de la ubicación de estas colonias en el espacio multivariado. Esto indica la existencia de tres grupos de colonias discretos (figura 9a-c): i) Rasito y San Esteban, ii) Machos y iii) Cantiles, Granito,



**Figura 9.** Valores promedio de cada colonia en tres funciones discriminantes significativas extraídas de análisis discriminante (a-c) y dendrograma (d) mostrando la similitud del tamaño corporal de las crías de ocho colonias estudiadas en 1997. Las colonias que tuvieron crías de tamaño similar ( $P > 0.05$ ) fueron encerradas en óvalos, donde fue posible. Con el mismo criterio, las colonias subrayadas tuvieron crías de tamaño distinto al de cualquier otra. La línea punteada en (d) indica la distancia de unión consistente con este análisis. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

Lobos, San Pedro Mártir y San Jorge.

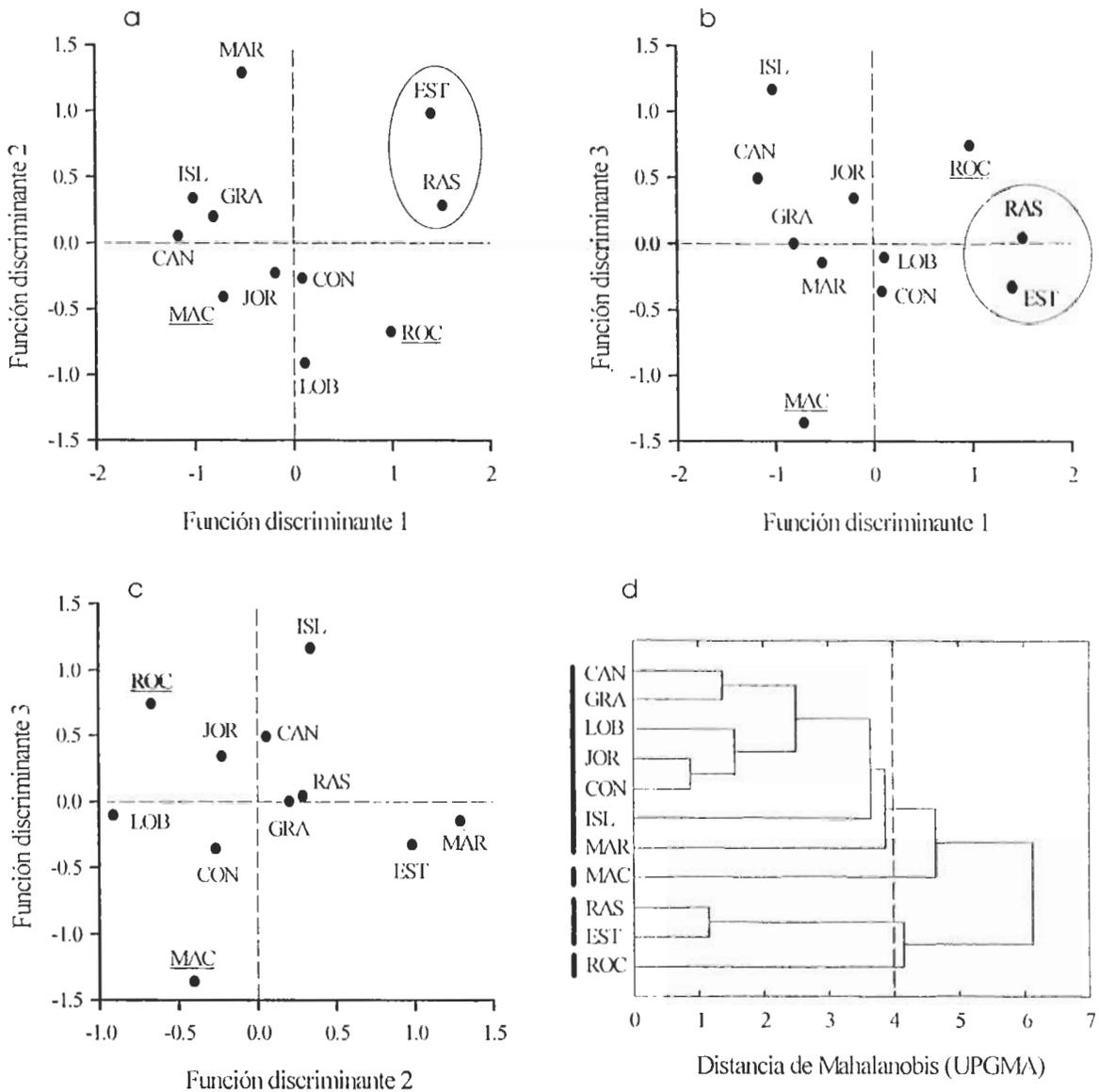
El peso fue la variable que más contribuyó a esta agrupación en las primeras dos funciones discriminantes, y la suma de grosores de grasa subcutánea en la tercera función<sup>6</sup>. Nuevamente, en la tercera función, los valores absolutos de los coeficientes estándar no presentaron un corte claro para poder definir la función y por lo tanto fue interpretada como la combinación de la suma de grosores de grasa subcutánea, perímetro axilar y peso, que fueron las que tuvieron los coeficientes más altos. Basándose en estos coeficientes, las colonias Rasito y San Esteban fueron las que tuvieron las crías más livianas y Machos las más pesadas y con mayor suma de grosores de grasa subcutánea. El dendrograma producido a través del análisis de grupos en este caso mostró una agrupación idéntica a la del análisis discriminante a una distancia de unión de 2.0 (figura 9d).

Cuando se realizó el análisis discriminante con todas las colonias del Golfo de California en este año y añadiendo los perímetros 1 y 5, se encontró una separación significativa de las colonias con cinco funciones, aunque sólo tres fueron útiles para los propósitos del estudio<sup>7</sup>. El promedio de las colonias en estas tres funciones se muestra en la figura 10(a-c). La probabilidad de que no existieran diferencias entre pares de colonias (tabla 6) sugirió que las colonias Machos y Roca Blanca no fueron semejantes a ninguna otra colonia. Rasito y San Esteban fueron indistinguibles entre ellas, pero sí lo fueron del resto de colonias. Cantiles, Granito, Lobos, San Jorge, San Pedro Mártir y Rocas Consagradas fueron similares entre ellas. Cuatro grupos de colonias emergieron de este análisis (figuras 10a-c): i) Machos, ii) Roca Blanca, iii) Rasito y San Esteban y iv) Cantiles, Granito, Lobos, San Jorge, San Pedro Mártir y Rocas Consagradas.

Las variables más importantes en la separación de colonias en la primera función fueron el peso y la suma de grosores de grasa subcutánea; el peso y el perímetro axilar en la segunda función; y el peso y el largo estándar en la tercera función<sup>8</sup>. Como en los casos anteriores, los valores absolutos de los coeficientes de las otras variables, particularmente en la segunda y tercera funciones, variaron en pequeños incrementos. Por lo tanto, la segunda función se interpretó como la combinación de peso, perímetro axilar y perímetro 5; y la tercera función como la combinación de peso, largo estándar y perímetro 2. De acuerdo a este análisis, las colonias Rasito y San Esteban fueron las que tuvieron las crías más livianas y con menor suma de grosores de grasa subcutánea, Machos las más grandes en general y las crías de Roca Blanca compartieron las mismas características de las de Rasito y San Esteban, aunque su perímetro axilar y largo estándar fueron más pequeños.

En el análisis de grupos realizado en este caso, la distancia de unión adecuada para reflejar el patrón de similitudes expuesto anteriormente fue 4.0 (figura 10d).

La comparación entre colonias en las variables más importantes en los dos análisis realizados en este año se presenta en la figura 8. El análisis de variancia señaló diferencias significativas entre colonias en todas las variables. Las diferencias más notables se observaron en el peso y suma de grosores de grasa subcutánea, mientras las menos conspicuas se



**Figura 10.** Valores promedio de cada colonia en tres funciones discriminantes significativas extraídas de análisis discriminante (a-c) y dendrograma (d) mostrando la similitud del tamaño corporal de las crías de las once colonias estudiadas en 1997. Las colonias que tuvieron crías de tamaño similar ( $P > 0.05$ ) fueron encerradas en óvalos, donde fue posible. Con el mismo criterio, las colonias subrayadas tuvieron crías de tamaño distinto al de cualquier otra. La línea punteada en (d) indica la distancia de unión consistente con este análisis. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

observaron en el largo estándar. Las pruebas de Tukey resultaron en por lo menos tres grupos de colonias homogéneas en cualquier variable, indicando que las diferencias entre medias adyacentes fueron muy pequeñas. Machos y Cantiles fueron consistentemente las colonias con los valores más altos en todas las variables y Rasito con los más bajos. Esto representó una diferencia con el año anterior, en el que las crías de San Pedro Mártir junto con las de Machos fueron las más grandes. En 1997, a juzgar por todas las medidas, excepto la suma de grosores de grasa subcutánea, las crías de San Pedro Mártir fueron significativamente más pequeñas que las de Machos.

El tamaño relativo de las crías de Cantiles mejoró este año respecto al anterior, en el que estuvo entre las colonias con crías de tamaño intermedio o pequeño. Las crías de San Esteban fueron pequeñas y aunque fueron ligeramente más grandes que las de Rasito, estas diferencias no fueron significativas y debido a esta similitud fueron asociadas en el análisis discriminante. La similitud entre estas dos colonias fue más evidente en los perímetros y suma de grosores de grasa subcutánea de sus crías. El tamaño relativo de las crías de las demás colonias dependió en gran medida de la variable en cuestión, *i.e.* la forma de las crías varió entre colonias. Por ejemplo, las crías de Roca Blanca tan pequeñas como las de Rasito y San Esteban, pero su grosor de grasa subcutánea fue el más bajo de todas las colonias y fue la variable que la distinguió en el análisis discriminante.

Las crías de Cantiles presentaron mayores similitudes con las de Machos en sus características morfométricas, pero a pesar de esto, se unió inmediatamente con Granito en el análisis de grupos (figura 10d). Machos, por otro lado, se distinguió en el análisis discriminante por los altos valores en el perímetro 4 de sus crías (figura 8). Una aparente inconsistencia similar se observó entre la posición de San Pedro Mártir en el análisis de grupos y la comparación de las medidas de las crías de esta colonia con las demás. En todas las variables, a excepción de la suma de grosores de grasa subcutánea, esta colonia tuvo valores relativamente bajos y aun así fue agrupada con las colonias cuyas crías estuvieron entre las más grandes. Esto se debió a la gran influencia de dichas variables (perímetro 4 y suma de grosores de grasa subcutánea) en la discriminación de colonias. En general, las colonias San Esteban, Roca Blanca, San Pedro Mártir, Lobos y Rasito tuvieron crías relativamente pequeñas; San Jorge y Rocas Consagradas crías de tamaño intermedio; y Machos, Cantiles, Granito y Los Islotes crías grandes.

**Tabla 6.** Probabilidad de que las crías de 11 colonias del Golfo de California, estudiadas en 1997, sean de tamaño similar (de manera multivariada, en base al estadístico  $D^2$ ).

	GRA	LOB	MAC	RAS	EST	JOR	MAR	ISL	ROC	CON
CAN	0.11	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.20	<0.01*	0.05	<0.01*	<0.01*
GRA		<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.16	0.05	<0.01*	<0.01*	0.03*
LOB			<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.07	<0.01*	<0.01*	<0.01*	0.02*
MAC				<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*
RAS					0.29	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*
EST						<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*	<0.01*
JOR							<0.01*	0.05	<0.01*	0.48
MAR								<0.01*	<0.01*	<0.01*
ISL									<0.01*	<0.01*
ROC										<0.01*

Nota: Los centroides fueron calculados como las medias de las variables peso, largo estándar, 5 perímetros y suma de grosor de piel y grasa subcutánea en 14 sitios distintos del cuerpo de crías de lobo marino. Las diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) se indican con el símbolo \*.

1998. Aunque no fue posible realizar un análisis similar al de los años anteriores, la comparación de las colonias en 1998 en base a las variables estudiadas (peso, largo estándar, perímetro axilar y grosor de grasa subcutánea sobre el esternón) mostró nuevamente que las crías de Machos estuvieron entre las más grandes. Existieron diferencias significativas en todas las variables, pero las comparaciones múltiples indicaron que pocas colonias fueron distintas a otras (figura 8). Adicionalmente, las diferencias fueron muy pequeñas, aun cuando fueron significativas, porque los grupos homogéneos formados por las comparaciones múltiples se superpusieron considerablemente o porque sólo una colonia tuvo valores muy distintos a los del resto. Por ejemplo, las crías de todas las colonias tuvieron los mismos valores de grosor de grasa sobre el esternón a excepción de los valores desproporcionadamente más altos de los individuos de Los Islotes.

Una diferencia notable respecto al año anterior, fue que las crías de Los Islotes fueron considerablemente más grandes que las de Machos. Particularmente, fueron significativamente más largas y con mayor grosor de grasa subcutánea sobre el esternón que las de cualquier otra colonia. Otra diferencia fue que las crías de Roca Blanca, que se asemejaban a las de Rasito el año anterior, fueron más grandes que las de Granito o Cantiles y tuvieron tamaños similares a los de animales de Machos. En general, las crías de Machos y Los Islotes fueron más grandes que las de otras colonias, entre las cuales no hubo diferencias notables de tamaño.

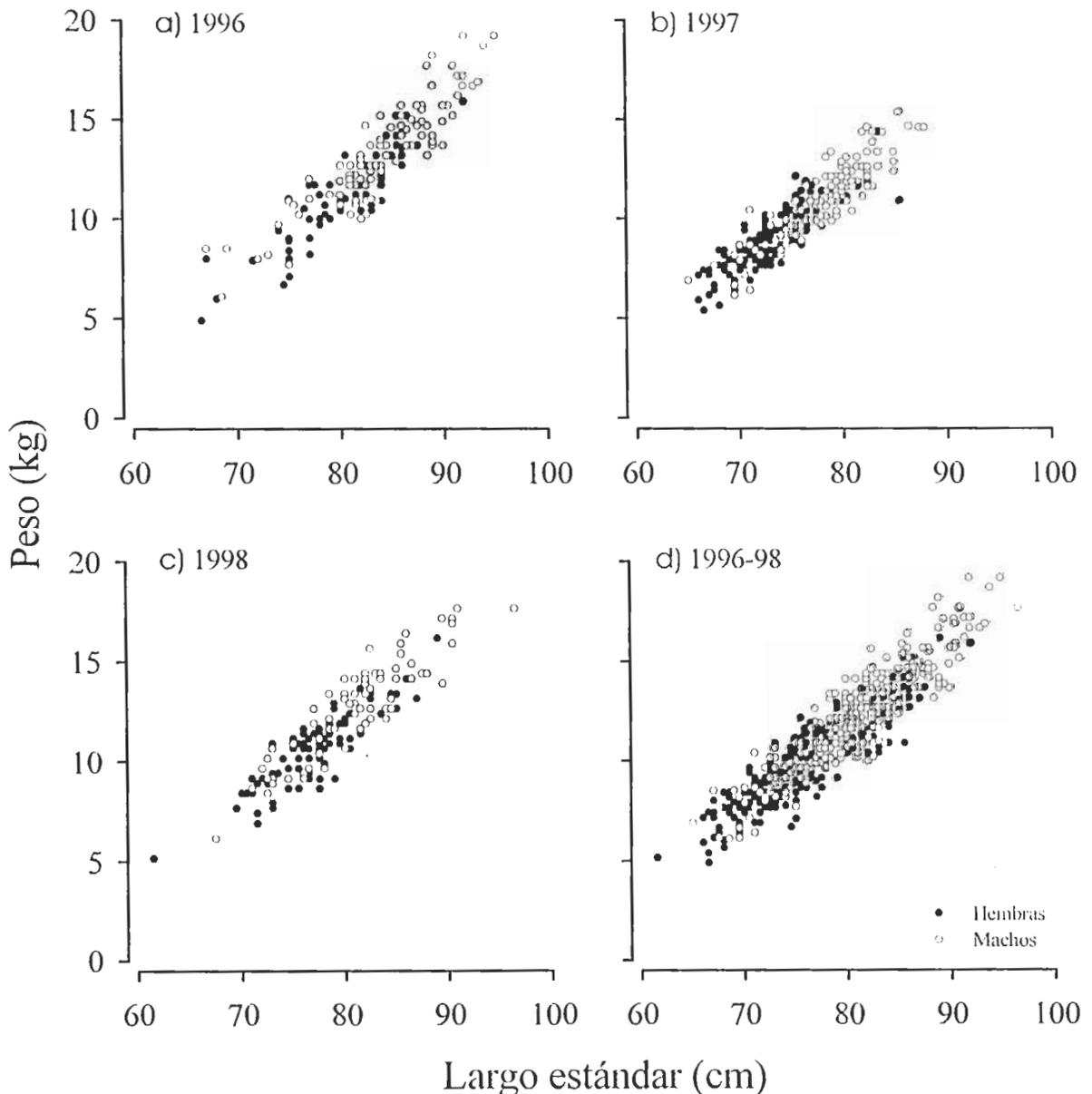
En resumen, el tamaño de las crías dependió principalmente de la fecha de captura, excepto en 1998, cuando fueron demasiado pequeñas para su edad promedio estimada. Los machos fueron 18% más pesados y aproximadamente 6% más largos y de mayor perímetro que las hembras. El grosor de grasa subcutánea no varió de manera importante entre sexos. El tamaño de las crías fue distinto entre las colonias todos los años y se debió principalmente al peso de los animales. La variación interanual influyó considerablemente sobre las comparaciones entre colonias, pero aun así Machos estuvo entre las colonias con crías más grandes y Rasito con las más pequeñas. San Esteban tuvo crías comparativamente pequeñas en dos de los tres años de estudio. El tamaño de las crías de las demás colonias, en relación a otras, varió de un año al otro.

### 3.4 Diferencias en los índices de condición corporal

#### *Diferencias entre sexos*

La pendiente de la relación peso-largo estándar no fue significativamente distinta entre sexos cualquier año<sup>9</sup>. En 1996 y 1998, cuando las crías fueron más grandes y posiblemente más viejas, las crías macho fueron 4 y 3% más pesadas que las crías hembra del mismo largo estándar, respectivamente. Estas diferencias fueron significativas, pero difícilmente

detectables de manera visual en la figura 11(a, c). Este no fue el caso en 1997, en el que tanto la pendiente de la línea de regresión como su elevación fueron similares en ambos sexos (figura 11b). La pendiente de la relación no varió en función del año o del sexo, de manera independiente o en combinación, pero su elevación dependió de cada uno de estos factores por separado<sup>10</sup> (figura 11d). El peso a un largo estándar determinado aumentó progresivamente de 1996 a 1998, indicando que las crías fueron en promedio 3% más pesadas en 1998 que en 1997 y éstas, a su vez, 3% más que en 1996. Todas estas diferencias fueron significativas. En la muestra combinada de los tres años, al igual que en 1996 y 1998, los machos fueron significativamente más pesados que las hembras. Los resultados de cada regresión



**Figura 11.** Relación entre peso corporal y el largo estándar de crías de lobo marino durante las temporadas reproductivas de 1996-1998.

independiente se presentan en la tabla 7.

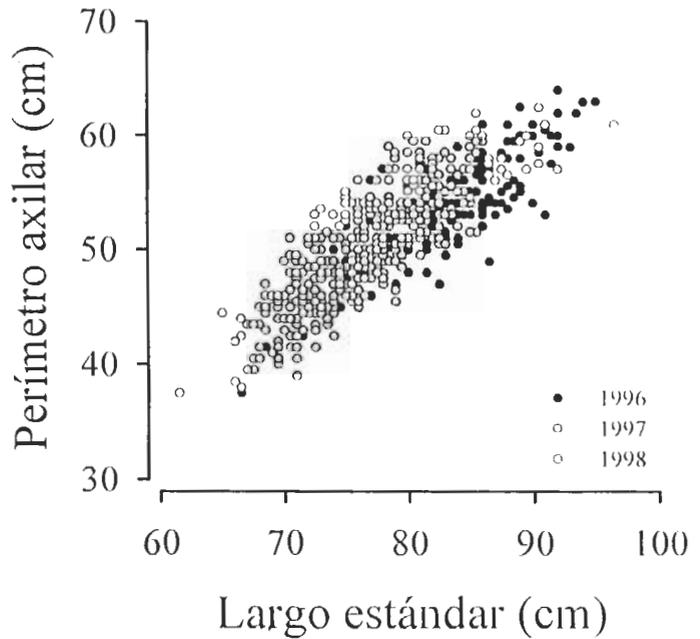
El valor estimado de la pendiente varió entre años y sexos de 2.73 a 3.06 y tendió a ser más bajo en 1996 y 1998. Este valor fue significativamente distinto a 3.00 sólo al combinar los datos de los tres años<sup>11</sup>. Esto se debió principalmente a la inclusión de los datos de 1996 y 1998, en los que el valor de la pendiente fue bajo para ambos sexos. Dadas las diferencias en la edad promedio estimada para los animales en cada año de muestreo, la relación entre peso y largo estándar fue isométrica durante los primeros días de vida, y alométrica después del segundo mes de vida. Los residuos de esta regresión se relacionaron estrechamente con el factor de condición de Fulton ( $FCF = \text{peso}/\text{largo estándar}^3$ ) en cualquier año y/o sexo ( $r^2 = 0.92-0.97$ ,  $P < 0.01$ ). Este resultado apoya el uso del FCF como un índice apropiado para comparar el peso de crías de hasta un mes de edad, independientemente de su largo estándar, durante una temporada reproductiva determinada. Sin embargo, en muestras grandes, con animales de más de dos meses de edad, sería más apropiado usar el valor de la pendiente de la relación entre peso y largo, determinada empíricamente. Ya que no se encontraron diferencias en la pendiente entre sexos o años, el valor  $2.84 \pm 0.05$ , estimado para la muestra combinada de los tres años podría utilizarse en tales casos (tabla 7). Para las comparaciones entre colonias en cada una de las temporadas reproductivas que se presentan más adelante, se utilizó el FCF.

**Tabla 7.** Resultados de la regresión de peso (kg) sobre largo estándar (cm) (en base a la regresión logarítmica completa) para cada año de estudio y sexo. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm$  *EE*), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad (*a*, *b*,  $r^2$ , *n* y *P*, respectivamente) de que *a* o *b* sean iguales a cero.

Año	Sexo	<i>a</i> ( $\times 10^5$ )	<i>b</i>	$r^2$	<i>n</i>	<i>P</i>
1996	Machos	$6.82 \pm 3.02$	$2.75 \pm 0.13$	0.81	102	<0.01 <sup>ab*</sup>
	Hembras	$1.67 \pm 0.97$	$3.06 \pm 0.20$	0.76	75	<0.01 <sup>ab*</sup>
	Combinados	$2.72 \pm 1.04$	$2.95 \pm 0.11$	0.81	177	<0.01 <sup>ab*</sup>
1997	Machos	$2.61 \pm 1.10$	$2.97 \pm 0.13$	0.81	131	<0.01 <sup>ab*</sup>
	Hembras	$3.44 \pm 1.59$	$2.90 \pm 0.14$	0.74	141	<0.01 <sup>ab*</sup>
	Combinados	$2.77 \pm 0.81$	$2.96 \pm 0.08$	0.83	272	<0.01 <sup>ab*</sup>
1998	Machos	$7.87 \pm 3.88$	$2.73 \pm 0.15$	0.81	72	<0.01 <sup>ab*</sup>
	Hembras	$6.67 \pm 3.39$	$2.76 \pm 0.16$	0.77	88	<0.01 <sup>ab*</sup>
	Combinados	$4.83 \pm 1.76$	$2.83 \pm 0.10$	0.82	160	<0.01 <sup>ab*</sup>
1996-98	Machos	$5.68 \pm 1.53$	$2.79 \pm 0.07$	0.83	305	<0.01 <sup>ab*</sup>
	Hembras	$6.15 \pm 1.79$	$2.77 \pm 0.08$	0.80	304	<0.01 <sup>ab*</sup>
	Combinados	$4.53 \pm 0.86$	$2.84 \pm 0.05$	0.85	609	<0.01 <sup>ab*</sup>

\* Indica que el parámetro señalado con la letra correspondiente es significativamente distinto a cero; los parámetros no incluidos tienen un valor  $P > 0.05$ . El modelo descrito es  $\text{peso} = a \times \text{largo estándar}^b$ .

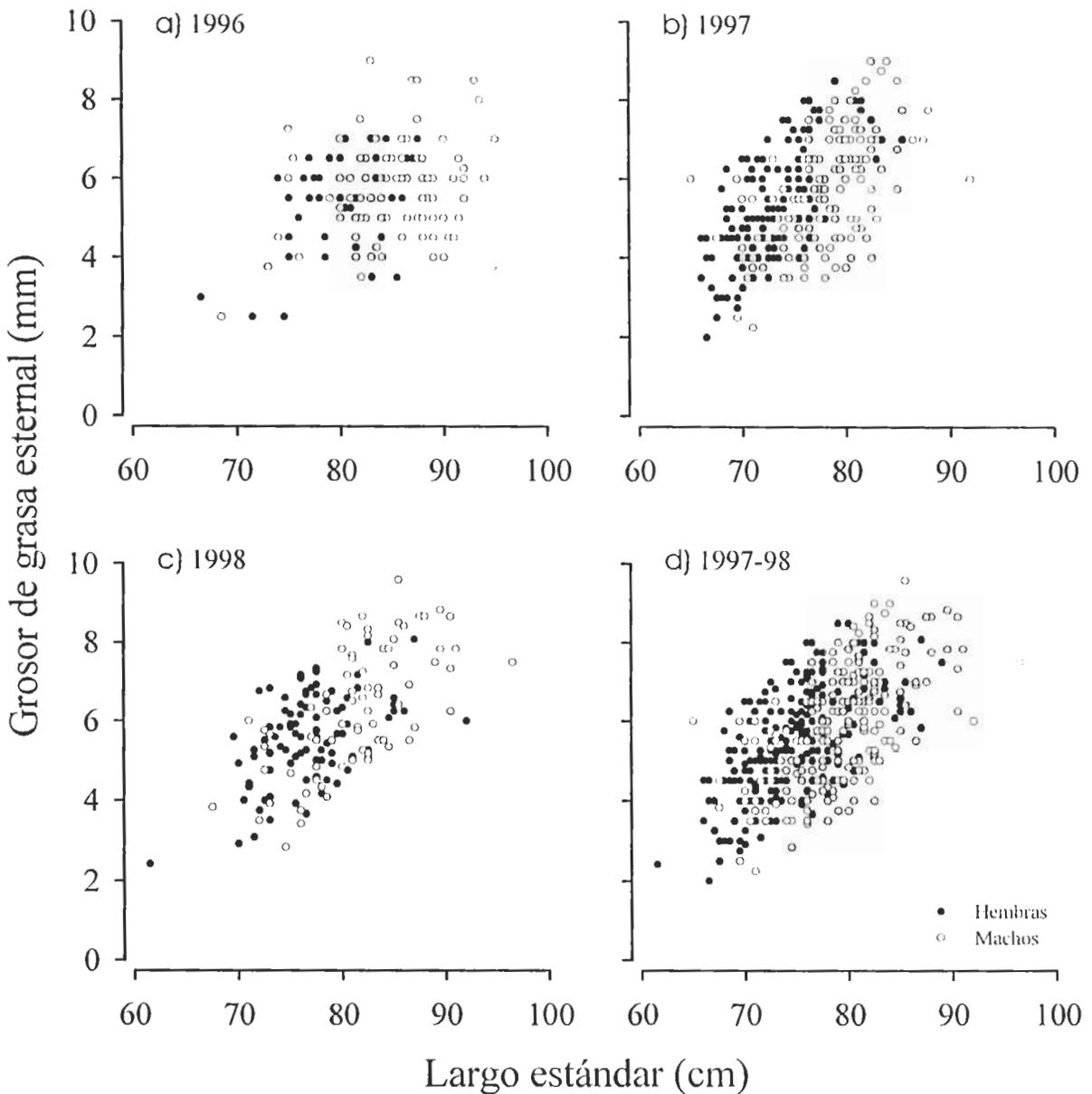
El perímetro axilar estuvo relacionado con el largo estándar de manera similar tanto en su pendiente como en su elevación, entre sexos cualquier año<sup>12</sup>. Los resultados de la regresión para cada año con ambos sexos combinados se presentan en la tabla 8. Los valores bajos de  $r^2$  indicaron que la variabilidad en el perímetro axilar asociada con el largo estándar fue mayor en comparación a la que se encontró en la relación peso - largo estándar. La pendiente de esta relación no varió significativamente entre años<sup>13</sup>. Dicha pendiente, sin embargo, fue consistentemente menor a uno todos los años<sup>11</sup>. Para cualquier largo estándar dado, las crías capturadas en 1998 tuvieron un perímetro axilar aproximadamente 5 y 6% mayor que aquellas capturadas en 1997 y 1996 (figura 12 y tabla 8), sugiriendo una mejor condición corporal de los animales en 1998.



**Figura 12.** Relación entre el perímetro axilar y largo estándar de crías de lobo marino en el Golfo de California durante las temporadas reproductivas de 1996-1998.

Los residuos de las regresiones de perímetro axilar en largo estándar se relacionaron estrechamente con el índice PAL (proporción perímetro axilar-largo estándar) ( $r^2 = 0.98-0.99$ ,  $P < 0.01$ ), lo que sugiere que es un índice práctico para eliminar el efecto del largo estándar sobre el perímetro axilar. Por lo tanto, PAL fue utilizado en las comparaciones posteriores y no los residuos de la regresión correspondiente.

El porcentaje de variabilidad en grosor de grasa atribuible al largo estándar fue muy pequeño ( $r^2 = 0.08-0.46$ , tabla 9). La relación entre estas variables fue más estrecha en 1997 y 1998, cuando se utilizó un instrumento más preciso (figura 13a, c). La pendiente y elevación de la línea de regresión no fueron significativamente distintas entre sexos<sup>14</sup> en 1996 y 1998. Por lo tanto, los datos de ambos sexos fueron combinados para producir una regresión común para cada año. Sin embargo, en 1997, las crías hembra tuvieron un mayor grosor de grasa subcutánea que las crías macho del mismo largo estándar ( $P < 0.01$ ) (figura 13b). En base a este análisis, las hembras fueron ~11% más grasas que los machos. Este resultado debe ser interpretado cuidadosamente, porque la probabilidad de que la pendiente de la relación sea similar entre sexos fue muy cercana al nivel de significación<sup>14</sup>, lo que dificultó la comparación de las elevaciones de ambas líneas de regresión. La ordenada al origen de la línea de regresión fue distinta de cero en 1997 y 1998, pero no en 1996 (tabla 9) cuando la relación entre estas variables fue más débil.



**Figura 13.** Relación entre el grosor de piel y grasa subcutánea y el largo estándar de crías de lobo marino en el Golfo de California durante 1996-98.

Ya que se usó la misma metodología para medir estas variables en 1997 y 1998, fue posible investigar los efectos del año y el sexo de las crías simultáneamente sobre esta relación, y se observó que sólo el del sexo fue significativo<sup>15</sup> (figura 13d). A pesar de las posibles diferencias sexuales en la pendiente y elevación de la línea de regresión en 1997, se utilizó la ecuación con ambos sexos combinados de cada año, para la estimación de los residuos correspondientes, que se compararon más adelante entre sexos y colonias como un índice de condición corporal. Para el cálculo de estos residuos se incluyeron los animales que fueron previamente excluidos en la estimación de la ecuación de regresión correspondiente. Tales casos fueron observaciones válidas fuera del rango de distribución de las variables en la

mayoría de las crías.

**Tabla 8.** Resultados de la regresión lineal de perímetro axilar (cm) sobre largo estándar (cm) para cada año de estudio. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm EE$ ), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero.

Año	$a$	$b$	$r^2$	$n$	$P$
1996	$-5.83 \pm 3.51$	$0.72 \pm 0.04$	0.66	150	$<0.01b^*$
1997	$-5.89 \pm 2.12$	$0.72 \pm 0.03$	0.71	271	$<0.01ab^*$
1998	$2.73 \pm 2.77$	$0.64 \pm 0.04$	0.68	160	$<0.01b^*$

\* Indica que el parámetro señalado con la letra correspondiente es significativamente distinto a cero; los parámetros no incluidos tienen un valor  $P>0.05$ .

**Tabla 9.** Resultados de la regresión lineal de grosor de piel y grasa subcutánea (mm) en la posición ventral 3 (figura 2) sobre largo estándar (cm) para cada año de estudio y sexo. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm EE$ ), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero.

Año	Sexo	$a$	$b$	$r^2$	$n$	$P$
1996	Machos	$-0.37 \pm 2.12$	$0.07 \pm 0.03$	0.80	90	$<0.01b^*$
	Hembras	$-3.01 \pm 2.24$	$0.10 \pm 0.03$	0.17	64	$<0.01b^*$
	Combinados	$-1.23 \pm 1.45$	$0.08 \pm 0.02$	0.12	154	$<0.01b^*$
1997	Machos	$-8.15 \pm 1.88$	$0.18 \pm 0.02$	0.28	134	$<0.01ab^*$
	Hembras	$-12.49 \pm 1.62$	$0.24 \pm 0.02$	0.46	142	$<0.01ab^*$
	Combinados	$-7.11 \pm 1.09$	$0.17 \pm 0.01$	0.33	276	$<0.01ab^*$
1998	Machos	$-9.61 \pm 2.10$	$0.20 \pm 0.03$	0.44	72	$<0.01ab^*$
	Hembras	$-5.02 \pm 1.80$	$0.14 \pm 0.02$	0.28	89	$<0.01ab^*$
	Combinados	$-7.02 \pm 1.27$	$0.16 \pm 0.02$	0.39	161	$<0.01ab^*$

\* Indica que el parámetro señalado con la letra correspondiente es significativamente distinto a cero; los parámetros no incluidos tienen un valor  $P>0.05$ .

El volumen corporal calculado a través del modelo geométrico de cuatro o seis partes en 1997 se correlacionó significativamente con el volumen medido por desplazamiento de agua ( $r=0.95$ ,  $P<0.01$ ), pero ambos modelos subestimaron el valor obtenido por

desplazamiento de agua. Como se esperaba, la subestimación del modelo de cuatro partes fue mayor (27%) que la del de seis partes (16%). Aunque ambos modelos subestimaron el volumen medido directamente, ellos fueron considerados apropiados para estudiar la relación entre el volumen corporal y largo estándar, ya que la relación entre ambos volúmenes (estimado y real) fue lineal.

Al usar el modelo geométrico de cuatro partes (figura 2), la regresión de volumen corporal sobre largo estándar no varió entre sexos<sup>16</sup> en 1996 o 1997. La relación basada en este modelo tampoco varió entre años o sexos, de manera independiente, o en combinación<sup>17</sup> (figura 14a). En la tabla 10 se presentan los resultados de la regresión común para los dos años y sexos combinados. El valor de la pendiente fue significativamente mayor a 3.00, indicando que a medida que las crías crecieron en largo, su volumen aumentó desproporcionadamente<sup>11</sup>. Tampoco se encontraron diferencias sexuales en esta relación al utilizar el volumen corporal de las crías medido por desplazamiento de agua<sup>18</sup>, pero la pendiente, en este caso ( $2.95 \pm 0.10$ ), no fue distinta a 3.00 ( $P > 0.05$ ).

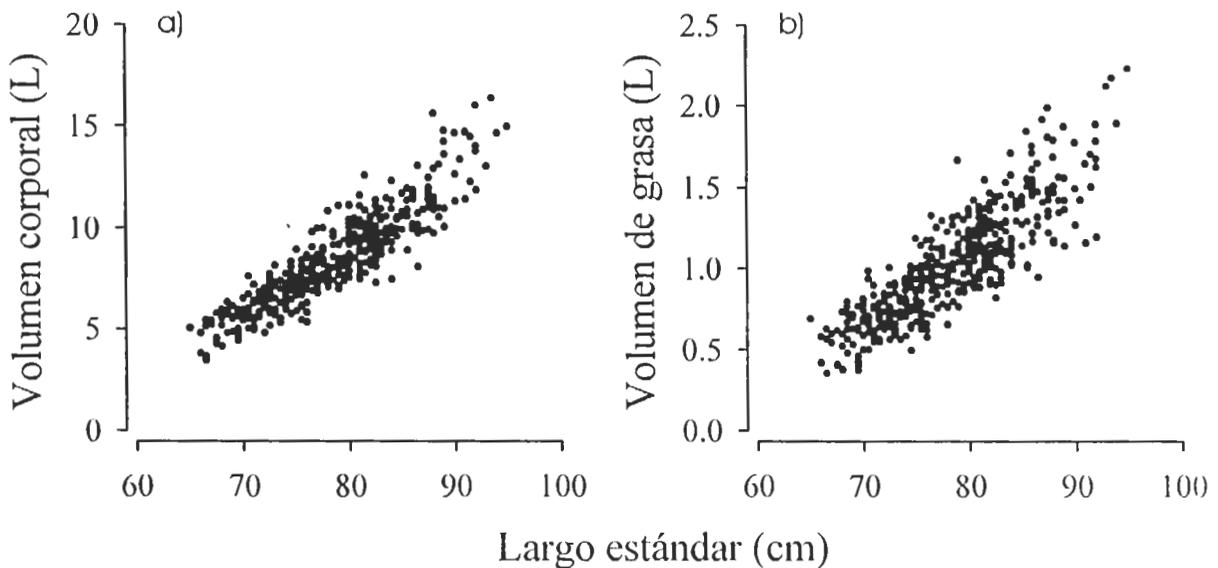
La misma relación, basada en el modelo de seis partes en 1997, tampoco mostró diferencias significativas entre sexos<sup>19</sup> y la regresión común se presenta en la tabla 10. El valor de la pendiente<sup>11</sup> según este modelo también fue significativamente mayor a 3.0 ( $P = 0.03$ ). Ambos modelos indicaron que las ordenadas al origen en estas regresiones fueron distintas a cero. Las regresiones presentadas en la tabla 10 se utilizaron para estimar los residuos que fueron comparados entre sexos más adelante.

**Tabla 10.** Resultados de la regresión de volumen corporal (l) y de piel y grasa subcutánea (l) sobre largo estándar (cm) (basados en las regresiones lineales logarítmica completas) en 1996 y 1997. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm$  EE), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero.

Relación	modelo geométrico <sup>†</sup>	$a$	$b$	$r^2$	$n$	$P$
Volumen corporal en largo estándar ( $VC = a \times LS^b$ )	4 partes	$6.52 \times 10^{-6} \pm 1.66 \times 10^{-6}$	$3.22 \pm 0.07$	0.84	429	$< 0.01ab^*$
	6 partes	$8.11 \times 10^{-6} \pm 2.64 \times 10^{-6}$	$3.20 \pm 0.09$	0.82	276	$< 0.01ab^*$
Volumen de piel y grasa en largo estándar ( $VPG = a \times LS^b$ )	4 partes	$1.02 \times 10^{-7} \pm 3.75 \times 10^{-8}$	$3.69 \pm 0.11$	0.74	429	$< 0.01ab^*$
	6 partes	$9.86 \times 10^{-8} \pm 9.86 \times 10^{-8}$	$3.74 \pm 0.15$	0.68	275	$< 0.01ab^*$

<sup>†</sup> Los modelos geométricos de volumen corresponden a los descritos en la figura 2. En el modelo de 4 partes se incluyeron los datos de 1996 y 1997 y en el de 6 partes solo los de 1997. \* Indica que el parámetro señalado con la letra correspondiente es significativamente distinto a cero ( $P < 0.05$ ); los parámetros no incluidos tienen un valor  $P > 0.05$ . VPG=volumen de piel y grasa, LS=largo estándar, VC=volumen corporal.

El volumen de grasa subcutánea basado en el modelo de cuatro partes se relacionó con el largo estándar de manera similar en los dos sexos<sup>20</sup> en 1996 y 1997. Adicionalmente, la relación no pareció cambiar entre los dos años, independientemente del sexo de las crías<sup>21</sup>

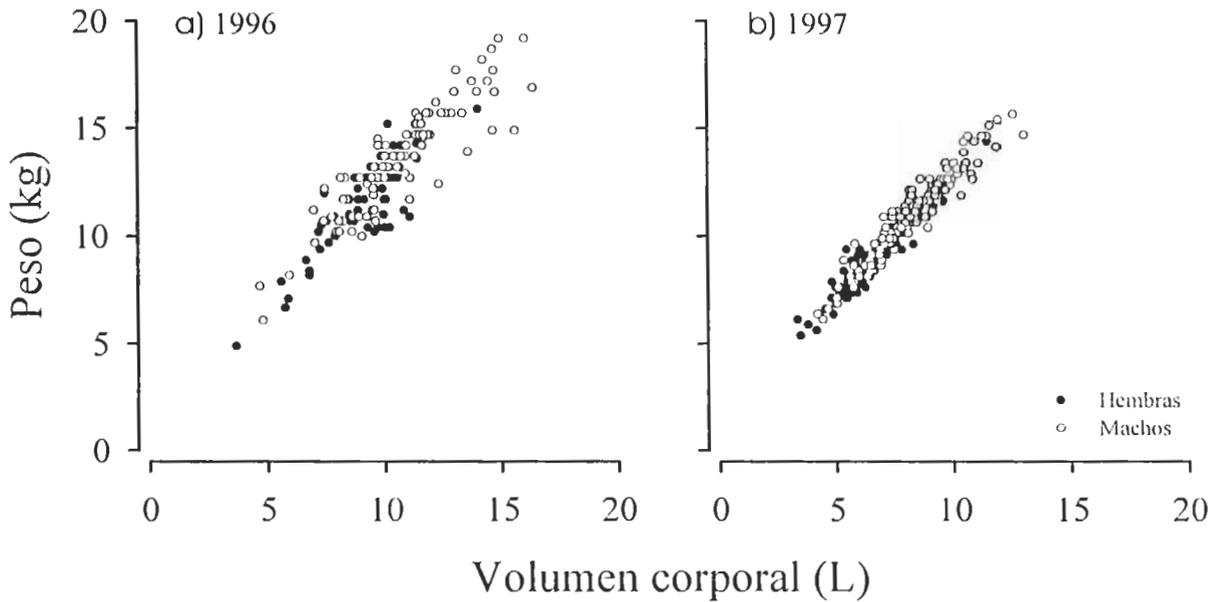


**Figura 14.** Relación entre el volumen corporal, volumen de grasa subcutánea y largo estándar de crías de lobo marino en el Golfo de California durante las temporadas reproductivas de: a) 1996 y b) 1997. Estos volúmenes fueron estimados a través del modelo geométrico de cuatro partes (ver figura 2).

(figura 14b). Tampoco se encontraron diferencias sexuales significativas en la relación basada en el modelo de seis partes<sup>22</sup> utilizado en 1997. En la tabla 10 se presentan las ecuaciones de regresión para ambos sexos agrupados correspondientes a los dos modelos. El valor de la pendiente de la relación basada en los dos modelos demostró que el incremento en volumen de grasa subcutánea de las crías fue desproporcionadamente mayor a su crecimiento en largo<sup>11</sup>. De hecho, el valor de esta pendiente fue mayor que aquella de la relación entre el volumen corporal y largo estándar, sugiriendo una acumulación de grasa subcutánea mayor en relación al volumen corporal, a medida que las crías crecieron en largo estándar. Nuevamente, los residuos calculados a través de las regresiones comunes presentadas en la tabla 10 fueron utilizados posteriormente como índices de condición corporal.

La pendiente de la línea de regresión de peso sobre volumen corporal, utilizando cualquiera de los dos modelos geométricos fue similar para machos y hembras<sup>23, 24</sup> en 1996 ó 1997. Los machos fueron, sin embargo, fueron ~4% más pesados que las hembras del mismo volumen los dos años. Los resultados de la regresión para cada sexo en cada año se presentan en la tabla 11. La relación entre estas variables fue la que presentó los mayores valores de  $r^2$ , particularmente en 1997 (tabla 11), señalando que fueron las variables más estrechamente relacionadas. Al utilizar el modelo de volumen de cuatro partes, los animales de 1997 aumentaron más en peso que aquellos de 1996, por cada unidad de incremento en volumen<sup>25</sup>. Por otro lado, la dispersión de los datos respecto a la línea de regresión en 1996 fue mayor que en 1997, resultando en menores valores de  $r^2$  el primer año (tabla 11).

La pendiente fue distinta de 1.00 sólo en 1997 en la relación basada en el modelo de volumen corporal de cuatro partes<sup>11</sup>. En este caso, el crecimiento en peso de las crías fue desproporcionadamente mayor que el de su volumen corporal. Sin embargo, la pendiente de la



**Figura 15.** Relación entre el peso y volumen corporal de crías de lobo marino en el Golfo de California en las temporadas reproductivas de: a) 1996 y b) 1997.

relación basada en este mismo modelo en 1996 y en el modelo de volumen corporal de seis partes en 1997 no mostró evidencias de alometría. La figura 15(a, b) muestra la relación entre estas variables (modelo de cuatro partes) para cada sexo en estos dos años. Como se puede observar, las diferencias sexuales fueron casi imperceptibles.

El mismo análisis, utilizando el volumen corporal de las crías medido por desplazamiento de agua, llevó a la misma conclusión; la línea de regresión difirió entre sexos solo en su elevación<sup>26</sup>. En este caso, las crías macho fueron ~2% más pesadas que las crías hembra del volumen corporal. A diferencia de las regresiones que utilizaban los modelos geométricos para estimar el volumen corporal, la pendiente de la regresión de peso en volumen medido por desplazamiento de agua<sup>11</sup> sugirió que el crecimiento en peso de las crías fue desproporcionadamente menor a sus incrementos en volumen corporal (pendiente= $0.931 \pm 0.013$ ).

**Tabla 11.** Resultados de la regresión lineal de peso (kg) sobre volumen corporal (l) en 1996 y 1997 en función del sexo y modelo geométrico utilizado para el cálculo de volumen. Se presentan la ordenada al origen, pendiente (parámetro  $\pm$  EE), coeficiente de determinación, tamaño de muestra y probabilidad ( $a$ ,  $b$ ,  $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $a$  o  $b$  sean iguales a cero.

Año	Sexo	Modelo geométrico <sup>1</sup>	$a$	$b$	$r^2$	$n$	$P^{\dagger}$
1996	Machos	4 partes	$3.48 \pm 0.53$	$0.95 \pm 0.05$	0.81	90	< 0.01 $ab^*$
	Hembras	4 partes	$1.90 \pm 0.76$	$1.06 \pm 0.08$	0.72	65	< 0.01 $ab^*$
	Combinados	4 partes	$2.61 \pm 0.41$	$1.01 \pm 0.04$	0.80	155	< 0.01 $ab^*$
1997	Machos	4 partes	$2.04 \pm 0.24$	$1.09 \pm 0.03$	0.92	232	< 0.01 $ab^*$
		6 partes	$1.50 \pm 0.25$	$1.01 \pm 0.03$	0.92	232	< 0.01 $ab^*$
	Hembras	4 partes	$1.78 \pm 0.19$	$1.09 \pm 0.03$	0.91	265	< 0.01 $ab^*$
		6 partes	$1.42 \pm 0.17$	$1.00 \pm 0.02$	0.93	265	< 0.01 $ab^*$
	Combinados	4 partes	$1.65 \pm 0.14$	$1.12 \pm 0.02$	0.94	274	< 0.01 $ab^*$
		6 partes	$1.22 \pm 0.13$	$1.03 \pm 0.02$	0.94	274	< 0.01 $ab^*$

<sup>1</sup> Los modelos geométricos utilizados para el cálculo de volumen corresponden a los descritos en la figura 2. \* Indica que el parámetro señalado con la letra correspondiente es significativamente distinto a cero; los parámetros no incluidos tienen un valor  $P > 0.05$ .

Para analizar la relación entre los índices de condición corporal más usados (FCI, PAL y RVC) y un índice del volumen relativo de grasa subcutánea (RVG), se combinaron los datos de ambos sexos. Todos estos índices se relacionaron significativamente con RVG (tabla 12), a excepción de RPV (residuos de la regresión de peso en volumen corporal) utilizando el modelo de volumen corporal de 6 partes. De hecho, independientemente del modelo de volumen utilizado, éste fue el índice más débilmente relacionado con RVG. El porcentaje de variancia en la variable dependiente (RVG) atribuible a cualquiera de los índices fue, en general, muy bajo (0.009-0.64%). Los índices basados en el modelo de volumen de 6 partes mejoraron este porcentaje en todos los casos, excepto RPV. Los índices de condición corporal mejor relacionados a RVG fueron RGL (residuo de la regresión de grosor de grasa subcutánea en la posición ventral 3 sobre largo estándar) y RVC (residuo de la relación de volumen corporal sobre largo estándar).

**Tabla 12.** Ecuaciones de regresión de volumen de piel y grasa subcutánea ajustado por diferencias en largo estándar sobre otros índices de condición corporal. Se presentan el coeficiente de determinación, tamaño de muestra, probabilidad ( $r^2$ ,  $n$  y  $P$ , respectivamente) de que  $b$  sea igual a cero y el error estándar de la estimación ( $EEE$ ).

Ecuación de regresión	Año	Modelo geométrico <sup>1</sup>	$r^2$	$n$	$P$	$EEE$
$RVG = 0.52(FCF) - 1.15$	1996-97	4 partes	0.38	432	<0.01*	0.14
$RVG = 0.66(FCF) - 1.50$	1997	6 partes	0.55	276	<0.01*	0.12
$RVG = 0.026(PAL) - 1.66$	1996-97	4 partes	0.34	430	<0.01*	0.14
$RVG = 0.031(PAL) - 1.97$	1997	6 partes	0.42	276	<0.01*	0.13
$RVG = 0.13(RGL) - 0.009$	1996	4 partes	0.54	155	<0.01*	0.14
$RVG = 0.10(RGL) + 0.040$	1997	4 partes	0.61	276	<0.01*	0.09
$RVG = 0.12(RGL) + 0.060$	1997	6 partes	0.64	274	<0.01*	0.10
$RVG = 0.015 - 0.022(RPV)$	1996-97	4 partes	0.009	432	<0.05*	0.17
$RVG = 0.022 - 0.020(RPV)$	1997	6 partes	<0.001	275	>0.05	0.17
$RVG = 0.13(RVC) + 0.018$	1996-97	4 partes	0.49	432	<0.01*	0.12
$RVG = 0.17(RVC) + 0.020$	1997	6 partes	0.64	277	<0.01*	0.11

<sup>1</sup> Se indica que modelo geométrico se utilizó la medida de volumen correspondiente (figura 2). \* Indica que los coeficientes de regresión correspondientes fueron significativamente distintos a cero ( $P < 0.05$ ).  $EEE$  = error estándar de la estimación.  $RVG$  = residuo de la regresión de volumen de grasa sobre largo estándar,  $FCF = (\text{peso} \cdot 10^3) / \text{largo estándar}^3$ ,  $PAL = (\text{perímetro axilar} \cdot 100) / \text{largo estándar}$ ,  $RGL$ ,  $RPV$  y  $RVC$  son los residuos de la regresión de grosor de grasa subcutánea (posición ventral 3, figura 2) sobre largo estándar, peso sobre volumen corporal y volumen corporal sobre largo estándar, respectivamente.

No se encontraron diferencias en la mayoría de los índices de condición corporal de crías de distinto sexo en cualquiera de los tres años de estudio (tabla 13). El  $FCF$  no fue distinto entre sexos ningún año, aunque alcanzó el nivel de significación en 1996. Dicho año, al igual que en 1998, los machos tendieron a tener valores ligeramente más altos en este índice; consistente con el análisis de la relación peso-largo estándar. No se encontraron diferencias sexuales significativas en  $PAL$ ,  $RVG$  o  $RVC$  en ningún año, independientemente del modelo geométrico utilizado para calcular el volumen. Únicamente los residuos de la regresión de peso sobre volumen corporal ( $RPV$ ) en 1996 y 1997 y los residuos de la regresión de grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar ( $RGL$ ) en 1997 mostraron diferencias significativas en la condición corporal de crías de distinto sexo. En promedio, los machos tuvieron mayores valores del índice  $RPV$  que las hembras en 1996 y 1997, mientras que lo opuesto se observó en el índice  $RGL$  en 1997. Estas comparaciones apoyan las conclusiones a las que se arribó a través de los análisis de covariancia; las crías macho tendieron a ser más pesadas que las crías hembra del mismo largo estándar en 1996 y 1998, cuando fueron en promedio más viejas que en 1997. Adicionalmente, las crías macho fueron más pesadas a un volumen determinado que las crías hembra en 1996 y 1997, independientemente de las diferencias interanuales en la edad promedio estimada.

Las cuatro crías que murieron por causas naturales en Los Islotes tuvieron un  $FCF$  de 1.33, 1.60, 1.73 y 2.33 y las tres primeras tuvieron pocas reservas de grasa subcutánea (grosor

de grasa subcutánea sobre el esternón: 2.67-4.75 mm) en relación a las otras crías, por lo que presuntamente murieron de inanición.

**Tabla 13.** Índices de condición corporal (media  $\pm$  EE) por sexo de crías de lobo marino durante las temporadas reproductivas de 1996-98.

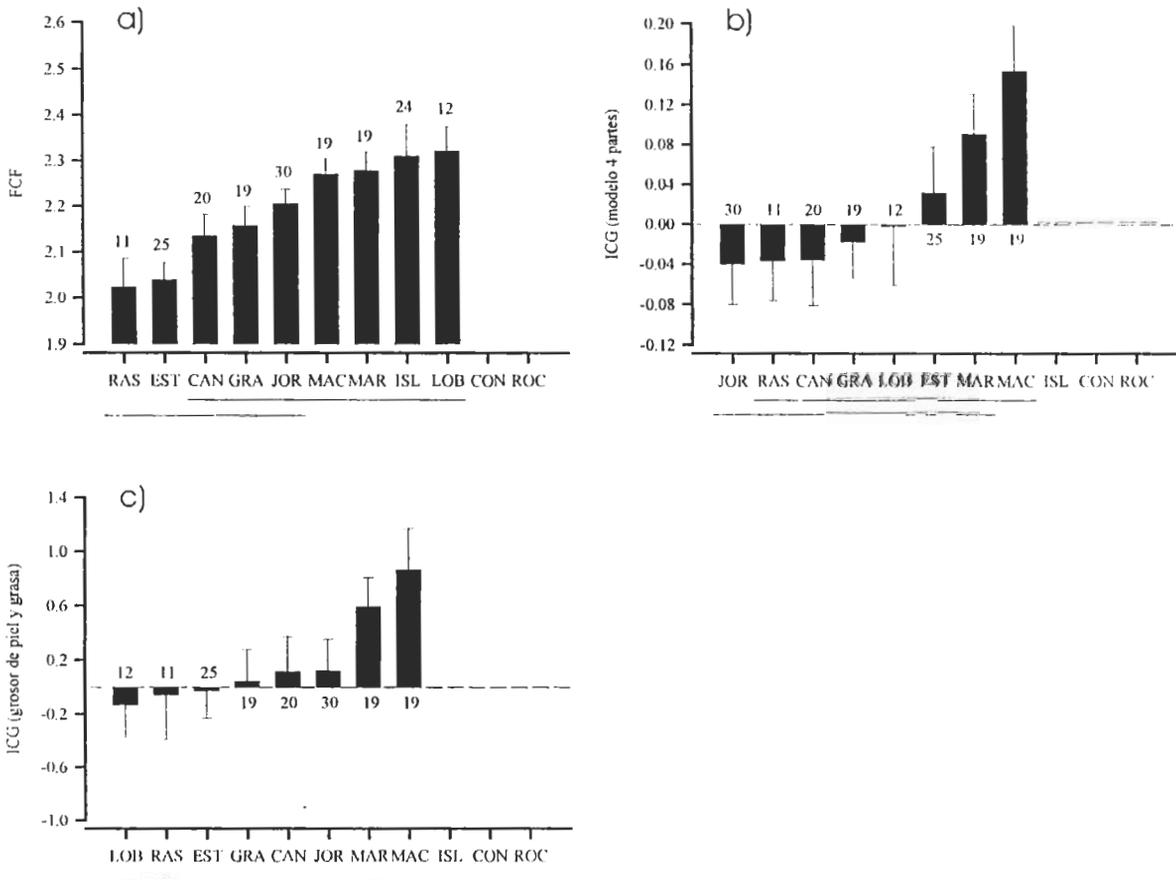
Índice de condición corporal <sup>†</sup>	Hembras (1996 n=65; 1997 n=143; 1998 n=89)	Machos (1996 n=90; 1997 n=134; 1998 n=72)	ANOVA F Efecto del sexo	P <sup>‡</sup>
1996				
FCF	2.17 $\pm$ 0.03	2.22 $\pm$ 0.02	3.96	0.05
PAL	63.81 $\pm$ 0.52	64.41 $\pm$ 0.43	0.80	0.37
RGL	0.25 $\pm$ 0.13	0.17 $\pm$ 0.12	0.20	0.67
RVG (4 partes)	-0.02 $\pm$ 0.02	-0.01 $\pm$ 0.02	0.08	0.78
RPV (4 partes)	-0.25 $\pm$ 0.14	0.17 $\pm$ 0.12	5.40	0.02*
RVC (4 partes)	-0.16 $\pm$ 0.12	-0.008 $\pm$ 0.13	0.65	0.42
1997				
FCF	2.28 $\pm$ 0.02	2.28 $\pm$ 0.02	0.02	0.89
PAL	63.57 $\pm$ 0.33	64.21 $\pm$ 0.28	2.20	0.14
RGL	-0.05 $\pm$ 0.09	-0.55 $\pm$ 0.11	13.35	<0.001*
RVG (4 partes)	0.02 $\pm$ 0.01	0.007 $\pm$ 0.02	0.26	0.61
(6 partes)	0.03 $\pm$ 0.01	0.01 $\pm$ 0.02	0.92	0.34
RPV (4 partes)	-0.07 $\pm$ 0.05	0.13 $\pm$ 0.05	8.31	<0.01*
(6 partes)	-0.03 $\pm$ 0.04	0.12 $\pm$ 0.05	4.59	0.03*
RVC (4 partes)	-0.02 $\pm$ 0.06	0.02 $\pm$ 0.08	0.15	0.70
(6 partes)	-0.006 $\pm$ 0.06	0.02 $\pm$ 0.08	0.06	0.81
1998				
FCF	2.31 $\pm$ 0.02	2.36 $\pm$ 0.02	2.30	0.13
PAL	67.77 $\pm$ 0.34	67.97 $\pm$ 0.36	0.16	0.69
RGL	0.38 $\pm$ 0.10	0.27 $\pm$ 0.14	0.41	0.52

<sup>†</sup> FCF = (peso\*10<sup>5</sup>) / largo estándar<sup>3</sup>, PAL = (perímetro axilar\*100) / largo estándar, RGL, RVG, RPV y RVC son los residuos de las regresiones de grosor de grasa subcutánea (medida ventral 3, figura 2) en largo estándar, volumen de grasa subcutánea en largo estándar, peso en volumen corporal y de volumen corporal en largo estándar, respectivamente. Entre paréntesis se indica el modelo geométrico utilizado para calcular el volumen correspondiente (figura 2). \* Indica diferencias significativas (P<0.05).

*Diferencias entre colonias*

Ya que el FCF y los residuos de regresión del volumen de grasa subcutánea (modelo de volumen de cuatro partes: 1996-97) fueron similares entre sexos, se agruparon los datos de ambos sexos dentro de cada colonia para hacer las comparaciones entre colonias. Para hacer los resultados de los tres años lo más comparables posible, se utilizaron los residuos de la regresión de grosor de grasa subcutánea (posición ventral 3) sobre largo estándar. Sin embargo, debido a las diferencias sexuales que se encontraron en 1997 respecto a este índice, se utilizó la base de datos con el mismo número de crías de cada sexo dentro de cada colonia.

1996. Se encontraron diferencias significativas entre colonias<sup>27</sup> respecto al FCF y al ICG calculado con los residuos de la regresión volumen de grasa subcutánea (modelo de cuatro partes). Sin embargo, el ICG calculado con los residuos de la regresión de grosor de grasa subcutánea (posición ventral 3) fue similar en todas las colonias. Las comparaciones múltiples

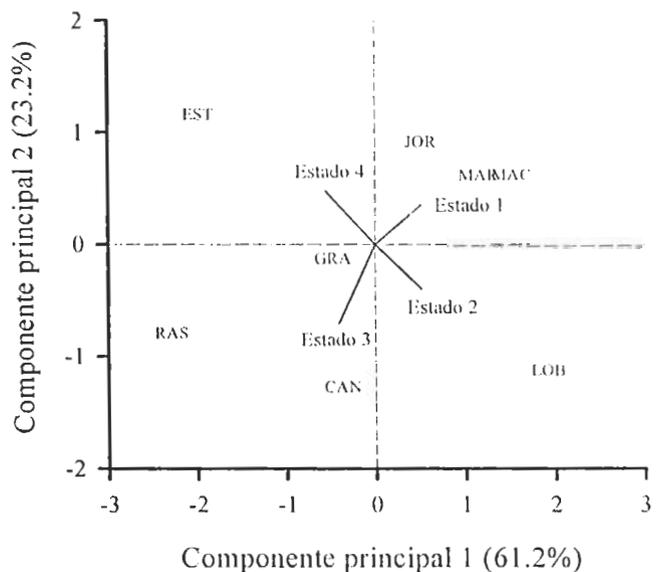


**Figura 16.** Factor de condición de Fulton (FCF) (a) e índice de contenido de grasa subcutánea (ICG) calculado con los residuos de la regresión de volumen (modelo de cuatro partes) (b) o grosor de grasa subcutánea (c) sobre largo estándar en ocho colonias de lobo marino en el Golfo de California estudiadas en 1996. Las barras representan la media; las líneas el error estándar. Las líneas punteadas representan cero en el eje de las abcisas; los números encima o debajo de las barras, el tamaño de muestra. Las líneas debajo del eje x representan los resultados de las comparaciones múltiples de Tukey. Éstas unen las colonias que no fueron significativamente distintas entre sí. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

revelaron dos grupos homogéneos de colonias respecto al FCF (figura 16a). Estos grupos se superpusieron considerablemente y demostraron que las diferencias entre colonias fueron graduales. En los extremos de estos valores, Lobos y Los Islotes fueron las colonias con los mejores FCF y Rasito y San Esteban con los peores. Machos y San Pedro Mártir tuvieron un FCF similar a Lobos y Los Islotes, pero también a otras colonias con valores inferiores. Lo mismo sucedió con Cantiles y Granito respecto a Rasito y San Esteban (figura 16a).

Se distinguieron dos grupos homogéneos de colonias respecto a ICG (modelo de cuatro partes). Machos tuvo el índice más alto y San Jorge el más bajo (figura 16b). San Esteban y San Pedro Mártir tuvieron un índice alto y similar a Machos, pero nuevamente, también similar a otras colonias cuya media fue más baja. Rasito, Cantiles, Granito y Lobos tuvieron valores bajos y similares a San Jorge, pero estadísticamente indistinguibles de colonias con índice más alto. Los Islotes no fue incluida en este análisis porque no se registraron los datos necesarios para su cálculo. Aunque ICG, basado en el grosor de grasa subcutánea, no fue significativamente distinto entre colonias, se observó aproximadamente la misma tendencia que con este índice basado en el volumen de grasa subcutánea (figura 16c).

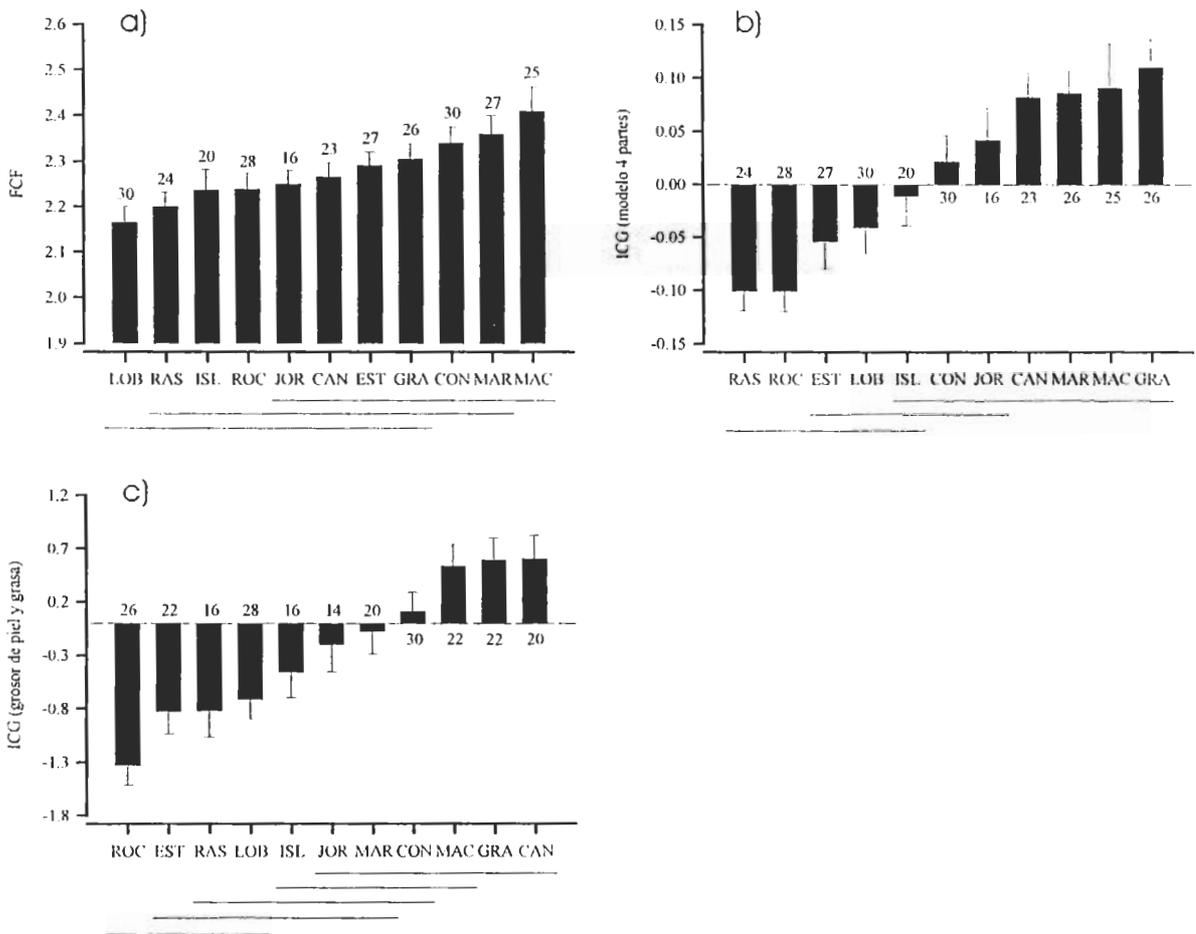
Para definir los cuatro estados de condición corporal en los que se podía encontrar cada cría, se estimó 2.195 y 0.204 como las medias generales de FCF e ICG en todas las colonias estudiadas en 1996. En el análisis de componentes principales realizado con los cuatro estados se obtuvieron dos, que resumieron el 84.4% de toda la variancia. El primer componente separó principalmente a Rasito y San Esteban, que tuvieron un mayor porcentaje de crías en el estado 4 (FCF e ICG < promedio) (figura 17). En menor grado, este componente separó las colonias Lobos con un mayor porcentaje de crías en el estado 2 (FCF  $\geq$  e ICG < promedio) y Machos y San Pedro Mártir con crías principalmente en el estado 1 (FCF e ICG  $\geq$  promedio). El segundo componente fue útil para separar Cantiles donde la mayoría de las crías estuvieron en el estado 3. San Jorge y Granito no pudieron ser adecuadamente definidas en este análisis, porque sus crías estuvieron repartidas similarmente en todos los estados.



**Figura 17.** Centroides de ocho colonias estudiadas en 1996 en dos componentes principales que resumen el porcentaje de variancia señalado entre paréntesis. Los cuatro estados son las variables que se utilizaron en el análisis y sus correlaciones con cada componente se indican con las líneas que se intersectan en 0,0. Estado 1: factor de condición de Fulton (FCF) e índice de contenido de grasa (ICG, basado en grosor de grasa) mayores que el promedio; estado 2: FCF > e ICG < promedio; estado 3: FCF < e ICG > promedio y estado 4: FCF e ICG < promedio. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

1997. El FCF fue diferente entre las colonias estudiadas este año<sup>27</sup>. Sin embargo, las comparaciones múltiples sugirieron que las diferencias entre pares de colonias con valores promedio adyacentes fueron muy pequeñas y no significativas. Hubo tres grupos de colonias homogéneos respecto al FCF, que se superpusieron parcialmente. La media estimada más alta fue la de Machos y fue significativamente distinta a la más baja de Lobos (figura 18a). San Pedro Mártir y Rocas Consag tuvieron un FCF comparable a Machos, pero indistinguible de otras colonias con valores menores. En el extremo inferior, Rasito, Los Islotes, Roca Blanca, San Jorge y Cantiles tuvieron un FCF similar al de Lobos, pero también al de otras colonias con valores más altos.

El ICG (modelo de cuatro partes) también fue significativamente distinto entre estas colonias<sup>27</sup>. Las comparaciones múltiples de Tukey mostraron tres grupos de colonias con medias similares. Nuevamente, los grupos se superpusieron parcialmente y las diferencias entre pares de colonias con valores promedio adyacentes no fueron significativas en ningún

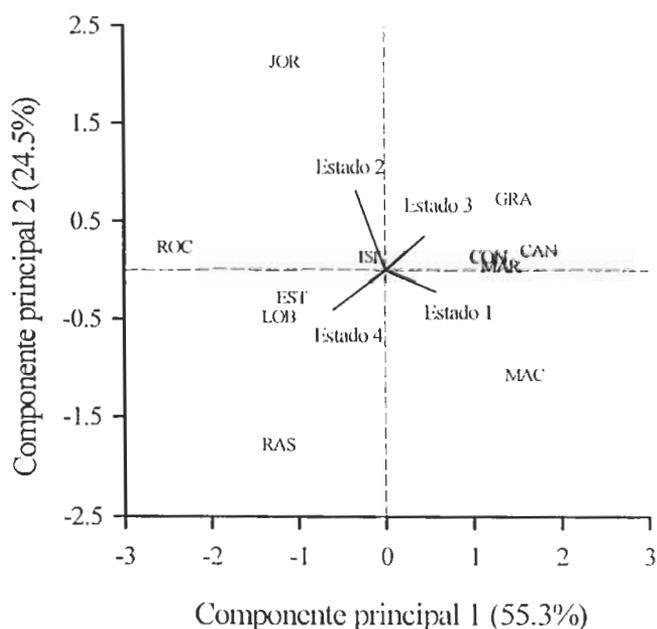


**Figura 18.** Factor de condición de Fulton (FCF) e índice de contenido de grasa subcutánea (ICG) calculado con los residuos de la regresión de volumen (modelo cuatro partes) (b) o grosor de grasa subcutánea (c) sobre largo estándar en once colonias de lobo marino en el Golfo de California estudiadas en 1997. Las barras representan la media; las líneas el error estándar. Las líneas punteadas representan cero en el eje de las abscisas; los números encima o debajo de las barras, el tamaño de muestra. Las líneas debajo del eje x representan los resultados de las comparaciones múltiples de Tukey. Éstas unen las colonias que no fueron significativamente distintas entre sí. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

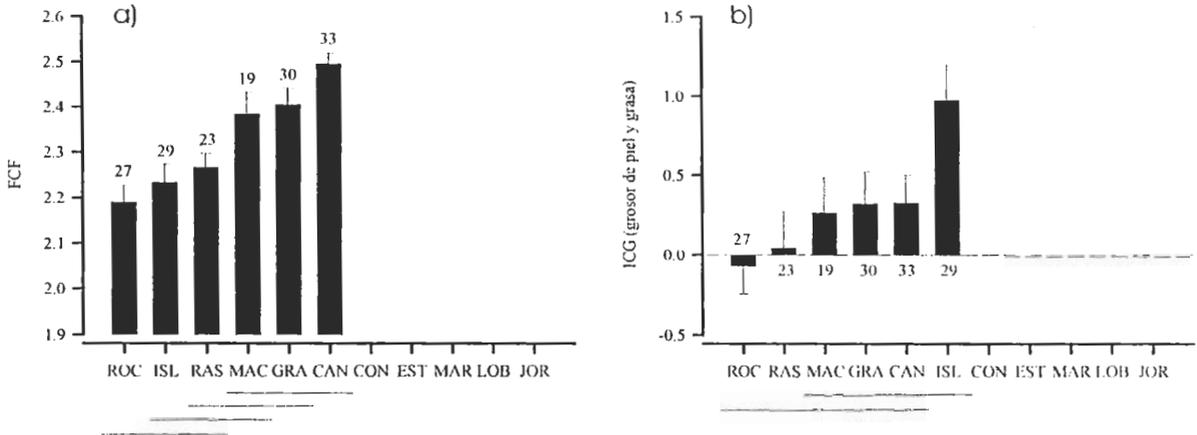
caso. Granito y Machos fueron las que tuvieron los valores más altos y Rasito y Roca Blanca los más bajos (ver figura 18b). Otras colonias con valores relativamente bajos fueron Roca Blanca, San Esteban y Lobos. Similarmente, otras colonias con promedios altos en este índice fueron San Pedro Mártir, Cantiles y San Jorge. Al utilizar ICG basado en el modelo de volumen de seis partes, las diferencias entre colonias también fueron significativas<sup>29</sup> y las comparaciones múltiples dieron resultados idénticos a los descritos anteriormente.

El ICG basado en el grosor de grasa subcutánea fue significativamente distinto entre colonias<sup>30</sup>. Se identificaron cinco grupos de colonias con valores similares. Cantiles y Granito tuvieron los ICG más altos de todas las colonias y significativamente distintos que el de Roca Blanca (figura 18c). En general, los grupos formados a través de las comparaciones múltiples fueron muy similares a los observados con ICG basado en los modelos de volumen de grasa subcutánea.

El promedio del FCF para las once colonias estudiadas en 1997 fue 2.280 y -0.291 de ICG (grosor de grasa subcutánea). Estos fueron los valores utilizados para definir los cuatro estados de condición corporal en los que una cría podía estar. El análisis de componentes principales realizado en esta muestra produjo dos componentes que resumieron el 79.8% de toda la variancia (figura 19). El primer componente fue útil para reconocer las colonias con una mayoría de crías en estado 4 (FCF e ICG < promedio): Rasito, Lobos, San Esteban. Las crías de Roca Blanca también estuvieron principalmente en el estado 4, pero hubo un porcentaje importante de crías en el estado 2. En menor grado, este primer componente sirvió para aislar a Machos, que fue la única colonia donde el mayor porcentaje de crías estuvieron en el estado 1 (FCF e ICG  $\geq$  promedio). El segundo componente fue casi exclusivamente sensible a crías en el estado 2 (FCF  $\geq$  e ICG < promedio) que separó a San Jorge. El centroide de Los Islotes estuvo muy cerca de cero e indica que hubo una proporción similar de crías en todos los estados de condición corporal. En Rocas Consag, San Pedro Mártir y Cantiles hubo una mayoría de crías en el estado 1, pero también hubo un porcentaje importante de crías en el estado 3 (FCF menor e ICG mayor al promedio). Granito se caracterizó por tener porcentajes



**Figura 19.** Centroides de 11 colonias estudiadas en 1997 en dos componentes principales que resumen el porcentaje de variancia señalado entre paréntesis. Los cuatro estados son las variables que se utilizaron en el análisis y sus correlaciones con cada componente se indican con las líneas que se intersectan en 0,0. Estado 1: factor de condición de Fulton (FCF) e índice de contenido de grasa (ICG, basado en grosor de grasa) mayores que el promedio; estado 2: FCF  $\geq$  e ICG < promedio; estado 3: FCF < e ICG  $>$  promedio y estado 4: FCF e ICG < promedio. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.



**Figura 20.** Factor de condición de Fulton (FCF) e índice de contenido de grasa subcutánea (ICG) calculado con los residuos de la regresión de grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar (b) en seis colonias de lobo marino en el Golfo de California estudiadas en 1998. Las barras representan la media; las líneas el error estándar. Las líneas punteadas representan cero en el eje de las abscisas; los números encima o debajo de las barras, el tamaño de muestra. Las líneas debajo del eje x representan los resultados de las comparaciones múltiples de Tukey. Éstas unen las colonias que no fueron significativamente distintas entre sí. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

altos e idénticos de crías en los estados 1 y 3.

1998. Las seis colonias estudiadas fueron significativamente distintas<sup>27</sup> respecto al FCF e ICG (grosor de grasa subcutánea). Como en los años anteriores, las comparaciones múltiples resultaron en grupos de colonias que se superpusieron en los dos índices. Cantiles fue la colonia con el FCF más alto y Roca Blanca aquella con el más bajo (figura 20a). Machos y Granito tuvieron un FCF similar a Cantiles, pero formaron un grupo homogéneo con las demás colonias que tuvieron índices más bajos. Similarmente, Los Islotes y Rasito fueron colonias con valores promedio bajos en este índice y comparables a los de Roca Blanca. Los Islotes tuvo el índice de contenido de grasa más alto y significativamente distinto al de Roca Blanca, que fue la colonia con las crías con menos contenido relativo de grasa subcutánea (figura 20b). El resto de colonias tuvieron valores promedio intermedios entre estos extremos y similares entre ellos.

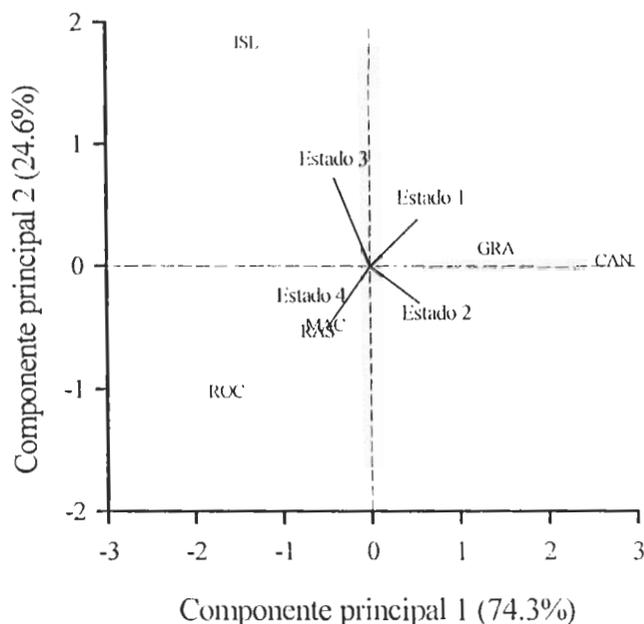
Los valores promedio de los dos índices para estas seis colonias fueron: FCF=2.334 e ICG=0.329. El análisis de componentes principales realizado con los cuatro estados de condición corporal posibles resultó en dos componentes que explicaron el 98.9% de toda la variancia en la muestra (figura 21). El primer componente identificó las colonias con mayoría de crías en el estado 2 (FCF  $\geq$  e ICG < al promedio) ó 1 (FCF e ICG  $\geq$  al promedio): Cantiles y Granito. En menor grado, este componente fue útil para identificar las colonias con altos porcentajes relativos de crías en el estado 4 (FCF e ICG < al promedio). Colonias con estas características fueron: Roca Blanca, Machos y Rasito, aunque estas dos últimas tuvieron porcentajes más altos que la primera en otros estados. El segundo componente identificó fácilmente a la única colonia con mayoría de crías en el estado 3 (FCF < e ICG  $\geq$  al promedio):

Los Islotes.

Al examinar los cambios interanuales de los índices en las cuatro colonias que fueron estudiadas los tres años (figura 22), es claro que todas las crías, excepto las de Machos, tendieron a mejorar su FCF, sugiriendo que las diferencias entre Machos y las otras colonias fueron menos marcadas en 1998 que en los otros dos años. El ICG fue más variable, pero tuvo una tendencia negativa en Machos.

Resumiendo, los machos fueron aproximadamente 3% más pesados que las hembras del mismo volumen o largo estándar, cuando tuvieron más de un mes de edad. Por lo menos un año, ellos tuvieron un grosor de grasa subcutánea menor que las hembras del mismo largo estándar. Si las muestras se colectan en un período corto (menos de 15 días), el FCF es un índice útil para comparar el peso en relación al largo de crías entre sitios en un año determinado.

Los residuos de la regresión de volumen o grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar complementan al FCF para hacer una mejor evaluación de la condición corporal de las crías de lobo marino. Las crías de Machos tuvieron los mejores índices todos los años, mientras que las de Rasito y Roca Blanca tuvieron los peores. El FCF de las crías de Lobos y San Esteban varió entre los dos años que se estudiaron, pero tuvieron un ICG bajo. En los mismos años, los animales de San Pedro Mártir tuvieron un FCF alto, pero su ICG fue variable. En San Jorge, las crías tuvieron índices promedio los dos años que se estudió la colonia. Los dos índices de las crías de las demás colonias variaron considerablemente de un año al otro.



**Figura 21.** Centroides de seis colonias estudiadas en 1998 en dos componentes principales que resumen el porcentaje de variancia señalado entre paréntesis. Los cuatro estados son las variables que se utilizaron en el análisis y sus correlaciones con cada componente se indican con las líneas que se intersectan en 0,0. Estado 1: factor de condición de Fulton (FCF) e índice de contenido de grasa (ICG, basado en grosor de grasa) mayores que el promedio; estado 2: FCF  $\geq$  e ICG  $<$  promedio; estado 3: FCF  $<$  e ICG  $\geq$  promedio y estado 4: FCF e ICG  $<$  promedio. Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1.

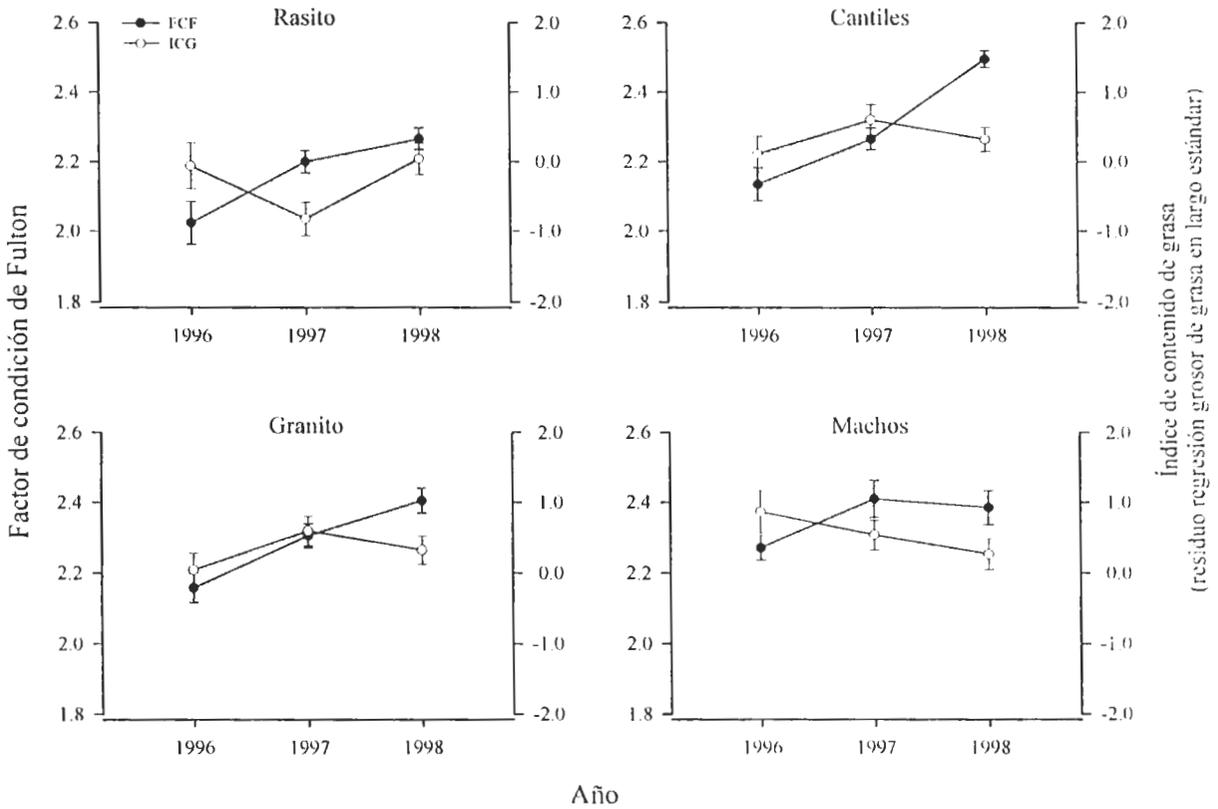


Figura 22. Cambios interanuales en factor de condición de Fulton e índice de contenido de grasa subcutánea de crías de lobo marino en cuatro colonias del Golfo de California en junio-julio.

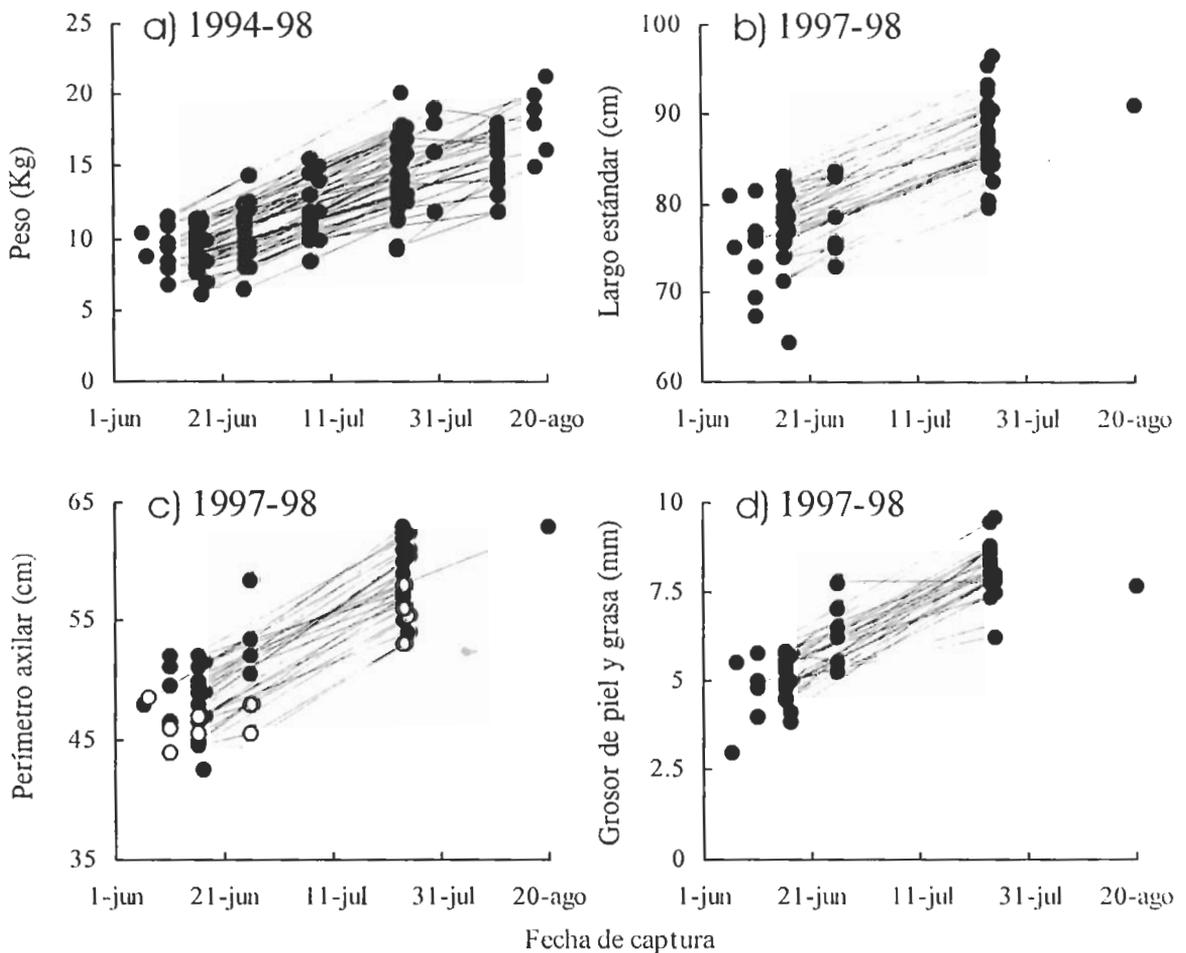
### 3.4 Crecimiento y cambios de condición corporal de crías con la edad

Durante 1994 y 1996-1998 se capturaron 44 crías macho y 17 hembras en varias ocasiones a lo largo de la temporada reproductiva en la colonia Los Islotes. En 1994 y 1996 sólo se obtuvieron datos del peso y el largo estándar de estos animales, mientras que en 1997 se registraron todas las variables mostradas en la figura 2. En 1998, sólo se registró el peso, largo estándar, largo curvilíneo, perímetro axilar y grosor de grasa subcutánea en la posición ventral 3 (figura 2). Estas limitaciones no permitieron estudiar los cambios en algunas variables e índices de condición corporal en las crías capturadas antes de 1997.

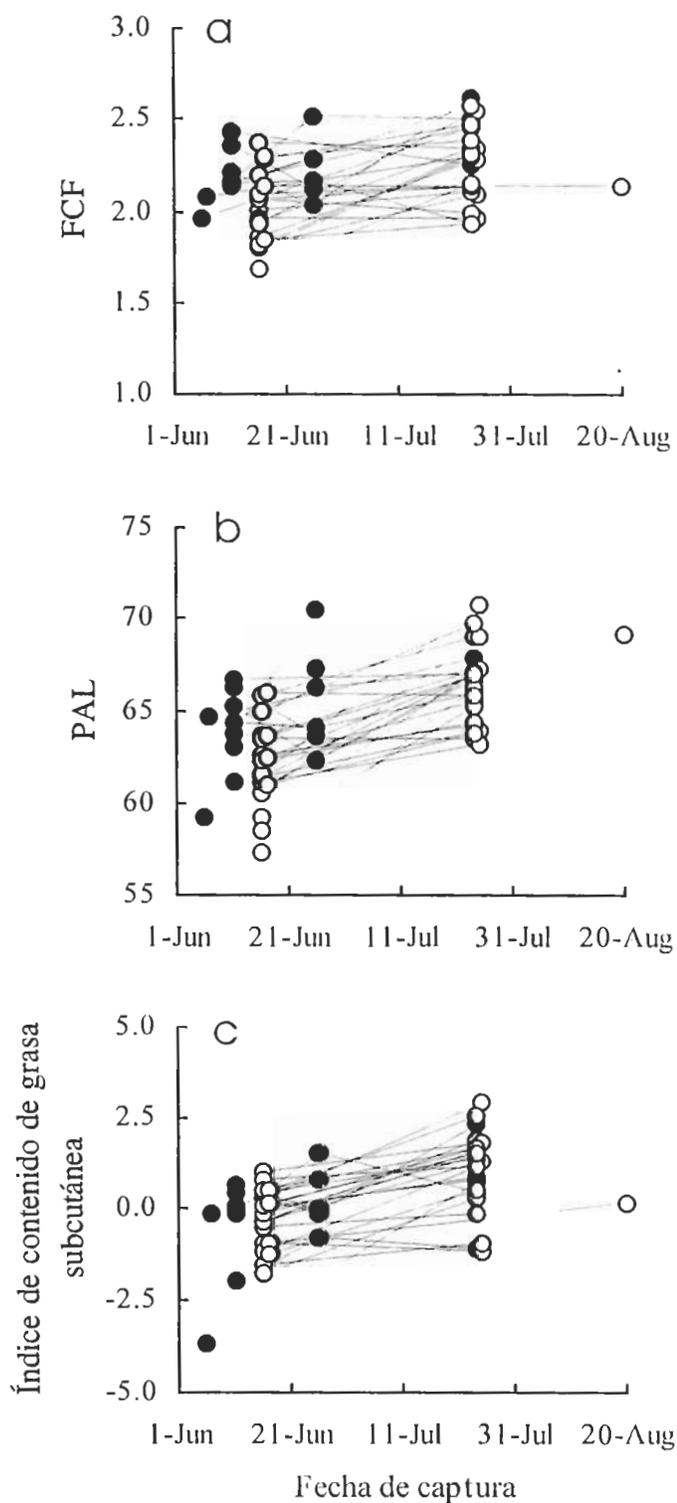
El crecimiento en peso de las crías capturadas repetidamente durante las temporadas reproductivas 1994 y 1996-1998 en la colonia Los Islotes no presentó diferencias significativas entre sexos o años<sup>28</sup> y, por lo tanto, los datos fueron combinados. La figura 23a presenta los cambios en peso de estas crías a lo largo de la temporada reproductiva. Las crías crecieron en promedio  $0.150 \pm 0.0074 \text{ kg} \cdot \text{día}^{-1}$  ( $n=61$ ). De manera similar, el crecimiento en largo estándar y grosor de grasa subcutánea de las crías en 1997 y 1998 tampoco presentó diferencias significativas entre sexos o años, y los datos fueron combinados (figura 23b, d). Los animales crecieron en promedio  $0.27 \pm 0.016 \text{ cm} \cdot \text{día}^{-1}$  en largo estándar y  $0.081 \pm 0.0064 \text{ mm} \cdot \text{día}^{-1}$

( $n=28$ , ambas variables) en grosor de grasa subcutánea. La tasa de crecimiento en perímetro axilar de los animales en estos dos años, sin embargo, presentó diferencias significativas entre sexos, pero no entre años. Las crías macho crecieron  $0.28 \pm 0.014$  ( $n=23$ ) y las hembras  $0.21 \pm 0.021$  ( $n=5$ )  $\text{cm} \cdot \text{día}^{-1}$  (figura 23c).

Los índices de condición corporal (PAL y RGPG) estuvieron relacionados positiva y significativamente ( $P < 0.05$ ) con la edad relativa de las crías en 1997 y 1998 (figura 24). La relación entre ambas variables también fue significativa al combinar los datos de los dos años. El FCF estuvo relacionado significativamente con la edad relativa sólo en 1998 ( $P < 0.05$ ). Esta relación fue positiva y también significativa al combinar los datos de los dos años. En general, las crías parecieron aumentar sus índices de condición corporal a través del tiempo. Esta característica fue más notoria en 1998.



**Figura 23.** Crecimiento en peso (a), largo estándar (b), perímetro axilar (c) y grosor de grasa subcutánea (d) de crías de lobo marino recapturadas y medidas en distintas ocasiones durante la temporada reproductiva. No hubo diferencias significativas entre años en las tasas de crecimiento respecto a cualquier variable. Tampoco hubo diferencias entre sexos en estas tasas, excepto en (c), donde los machos (círculos negros) tuvieron tasas más altas que las hembras (círculos blancos).



**Figura 24.** Fluctuaciones en factor de condición de Fulton (FCF, a), proporción perímetro axilar - largo estándar (PAL, b) y residuo de la regresión grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar (c) de crías de lobo marino capturadas repetidamente en la colonia de Los Islotes durante 1997 (círculos negros) y 1998 (círculos blancos). Las líneas unen los datos de cada individuo.

### 3.5 Relación entre indicadores de abundancia de alimento

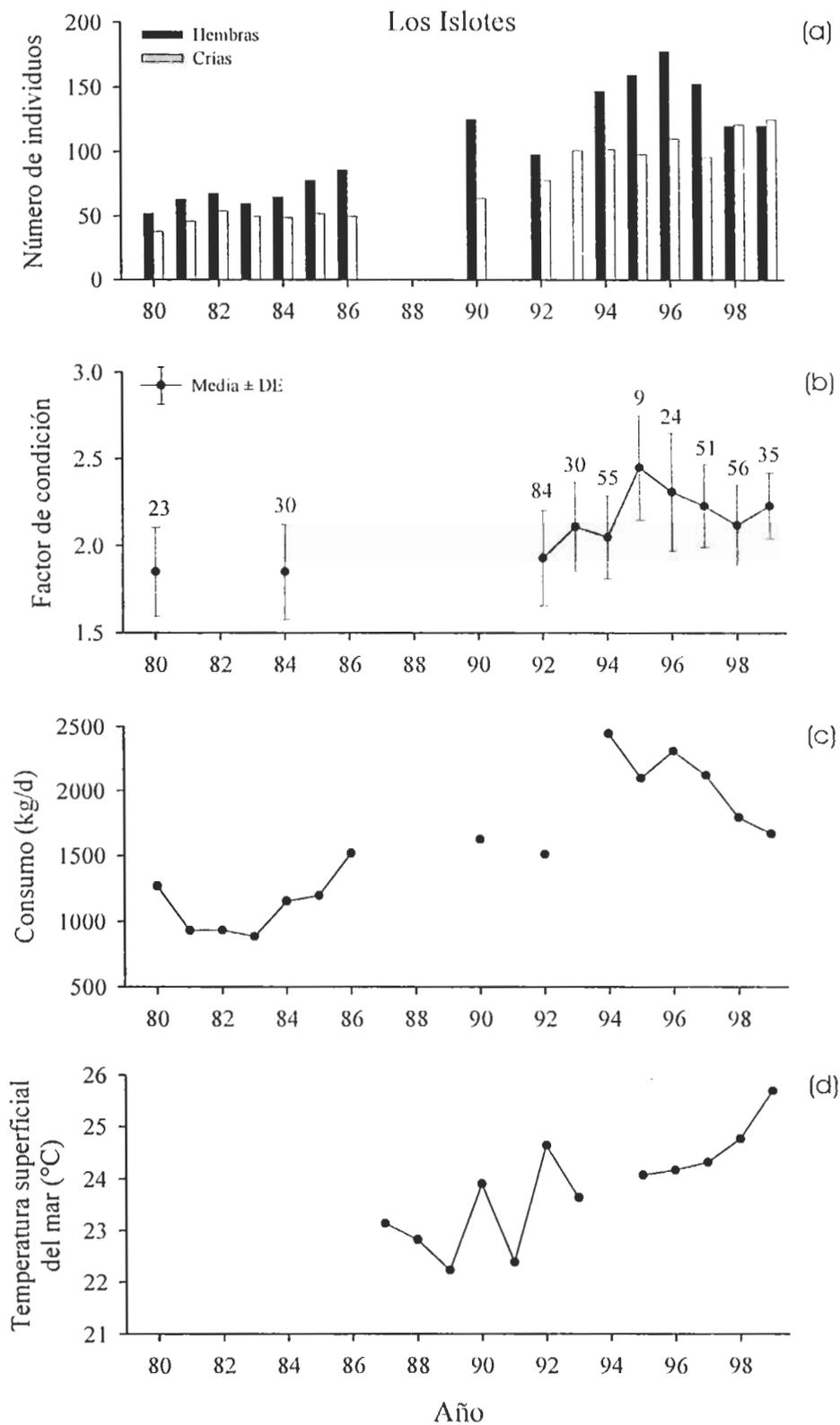
#### *Los Islotes*

Durante los últimos 19 años, la producción de crías varió considerablemente. Entre 1980 y 1986, el número de crías contadas en esta colonia se mantuvo relativamente bajo y constante. Aunque la información es incompleta, se observó un incremento notable de 1986 a 1993 y desde esa fecha hasta el presente no hubieron cambios importantes. La máxima producción de crías se registró en 1999, cuando se contaron 125 animales. El aumento que se observó entre 1986 y 1993 representó más del 100% en seis años (figura 25a). El número de hembras adultas en la colonia mostró un patrón similar, aunque se notó una tendencia negativa de 1996 a 1998.

Durante 1980-86, cuando la producción de crías fue baja, el FCF fue también relativamente bajo (figura 25b). De 1992 a 1995, inmediatamente después del incremento en la producción de crías, el FCF aumentó consistentemente hasta alcanzar un máximo en toda la serie de tiempo y se redujo desde entonces hasta 1998.

La tasa de consumo de alimento siguió aproximadamente la misma tendencia que la condición corporal y la producción de crías. El consumo aumentó aproximadamente 130% del período 1980-84 a 1994. A partir de ese año, hubo una clara tendencia negativa en el consumo diario de alimento, concomitante con una reducción en FCF, reduciéndose en alrededor de 68% en 1999 respecto a 1994 (figura 25c).

La TSM promedio durante el verano fue baja de 1987 a 1991, en relación a los últimos años (figura 25d). La relación entre esta variable y las demás no fue clara.



**Figura 25.** Cambios en la producción de crías y número de hembras adultas en tierra (a), factor de condición de Fulton (b), consumo de la población (c) y temperatura superficial del mar (d) durante los últimos 19 años, en la colonia Los Islotes, bahía de La Paz. Los números encima de las barras de error son los tamaños de muestra en cada año.

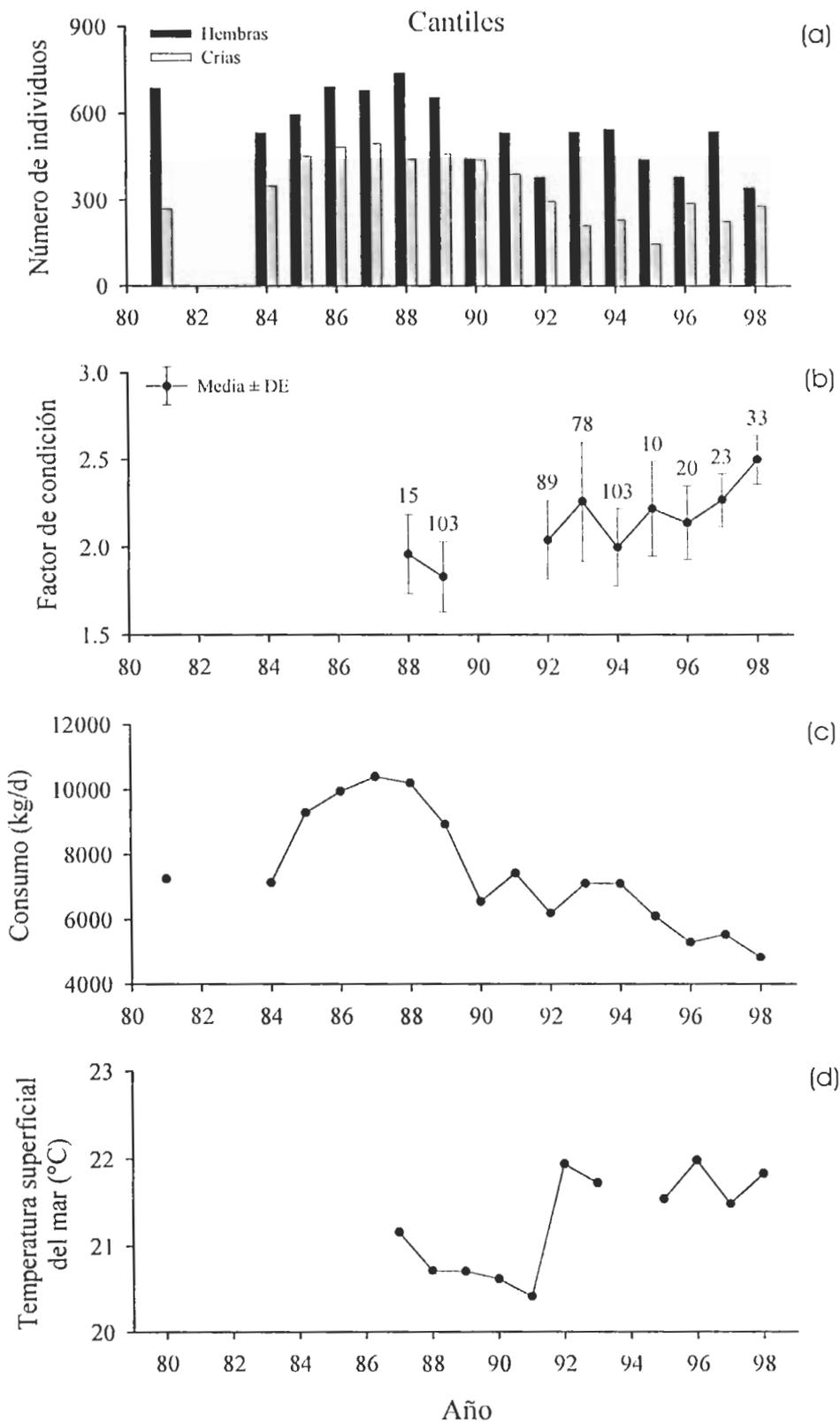
*Cantiles*

Aunque la información cubre un solo año a principios de los ochenta, la producción de crías parece haber sido muy baja en ese período de tiempo. Sólo se contaron 270 crías en 1981, pero este número aumentó constantemente desde 1984 hasta alcanzar un máximo en 1987 (figura 26a); una diferencia de 83%. Este nivel de producción se redujo ligeramente en 1988, pero se mantuvo relativamente constante desde ese año hasta 1990. Comenzando en ese año, la producción se redujo rápidamente hasta 1995, cuando se contaron 148 crías; la mínima cuenta de la serie. En los últimos tres años, la producción fue un poco mayor que en 1995, pero no cambió significativamente. El número de hembras adultas en la colonia fue más variable, pero mostró un patrón similar; creció entre 1984 y 1988, seguido de una reducción entre 1988 y 1992. Este número no cambió de manera importante desde entonces hasta el presente.

La condición corporal de las crías fue relativamente baja a finales de los ochenta, particularmente en 1989 (figura 26b). Desde 1992, sin embargo, la condición de las crías aumentó gradualmente hasta 1998, concomitante con la reducción en la producción de crías. Sin embargo, el pequeño aumento en la producción de crías en los últimos tres años no estuvo asociado a los cambios de FCF.

La tasa de consumo de alimento mostró grandes cambios entre 1984 y 1990 (figura 26c). El consumo se incrementó aproximadamente en 45% entre 1984 y 1987, cuando alcanzó un máximo, pero posteriormente se redujo rápidamente hasta 1990. A partir de ese año hubo una clara tendencia negativa durante los últimos ocho años; la tasa de consumo más baja se presentó en 1998. La variación temporal en la tasa de consumo de alimento estuvo relacionada positivamente con la producción de crías y negativamente con el factor de condición de las crías a lo largo de todos estos años.

Hubo dos tendencias en los cambios de la TSM alrededor de Cantiles. De 1987 a 1991 TSM se redujo en casi un grado Celsius a una tasa constante, mientras que en 1992 esta se incrementó por encima del valor de 1987 y varió relativamente poco desde entonces hasta 1998 (figura 26d). La variación temporal de la TSM durante 1987-98 no estuvo asociada claramente a ninguna variable.



**Figura 26.** Cambios en la producción de crías y número de hembras adultas en tierra (a), factor de condición de Fulton (b), tasa de consumo de la población (c) y temperatura superficial del mar (d) durante los últimos 18 años, en la colonia Cantiles, Ángel de la Guarda. Los números encima de las barras de error son el tamaño de muestra en cada año.

# 4 DISCUSIÓN

Antes de llegar a las conclusiones de este trabajo, es necesario hacer una evaluación de los posibles sesgos en los que se pudo haber incurrido en el muestreo de crías en el campo. Con el alcance de estos sesgos en mente, será posible llegar a conclusiones más apropiadas.

## 4.1 Fuentes de error

La captura de animales en cada colonia estuvo restringida a lugares accesibles al humano y la disponibilidad de tales lugares en las colonias es limitada. Trites (1991a, 1993) encontró que la distribución de crías respecto a su tamaño y quizá edad no es aleatoria en una colonia de lobos finos del norte (*Callorhinus ursinus*) y que los animales más pequeños y probablemente más jóvenes son más susceptibles a ser capturados en relación a los más grandes y viejos. Un análisis preliminar basado en una pequeña muestra de animales obtenidos en las colonias Cantiles y Granito (combinados) en 1998 no sugiere diferencias en el peso de crías capturadas en playas abiertas de arena o canto rodado (14 machos:  $12.08 \pm 0.57$ , 19 hembras:  $10.45 \pm 0.25$ ) y de bloques de roca (10 machos:  $11.28 \pm 0.64$ , 20 hembras:  $10.33 \pm 0.42$ ). Tampoco hay evidencias de que esto suceda en otras colonias de lobo marino de California. Con un tamaño de muestra de 30 individuos por colonia en este estudio fue suficiente cubrir prácticamente toda la variabilidad estimada entre colonias y entre años del peso de las crías en la mayoría de colonias del golfo desde los años ochenta. En algunas colonias se obtuvieron  $n$  menores a 30, particularmente en 1996 (tabla 1), pero considerando que en la estimación de este valor se incluyó toda la variación entre colonias y entre años en todas las colonias reproductivas del golfo, la posibilidad de algún sesgo en la estimación del tamaño de crías en cualquier sentido en cada colonia debió ser muy pequeña. Por lo tanto, la distribución de diferencias de crías en la colonia no parece haber sido una fuente de error. Aún permitiendo la inclusión de este error, la comparación entre colonias se hizo bajo condiciones similares, porque la metodología fue la misma en todas ellas y los muestreos fueron hechos en un lapso corto de tiempo (menos de 15 días), de tal manera que el error fue el mismo en cada colonia.

Algunos factores que influyen en el tamaño de las crías de pinnípedos y que no fueron tomados en cuenta en este estudio, son la edad y la condición corporal de sus madres. Las causas y efectos de las características maternas sobre el tamaño y condición corporal de las crías no están bien entendidos en los otáridos. Los estudios que han abordado este tema

ofrecen interpretaciones distintas y en ocasiones opuestas. Por ejemplo, Ono y Boness (1996) no encontraron ningún efecto del tamaño de las madres sobre el tamaño de las crías, pero concluyeron que las tasas de crecimiento de las crías y el tamaño y quizá la edad de sus madres están positivamente relacionados en lobos marinos de California. En un estudio realizado en otro otárido, el lobo fino de la Antártida, se encontró que las madres más viejas, expertas y posiblemente en mejor condición corporal, dan a luz más temprano en la temporada reproductiva, crías más pesadas que madres más jóvenes, inexpertas y en peor estado nutricional (Boyd y McCann 1989, Lunn y Boyd 1993a, Lunn *et al.* 1994). Desafortunadamente estos estudios no investigaron los efectos de las características maternas sobre el crecimiento de crías de lobo fino para poder compararlos con aquellos encontrados por Ono y Boness en lobo marino. Si en realidad existe una relación entre estas variables en el lobo marino en el golfo y las hembras se distribuyen de manera distinta en cada colonia, en función de su edad y tamaño, entonces las muestras obtenidas no fueron aleatorias. Para aclarar este punto, son necesarios estudios dirigidos a investigar la distribución de hembras adultas en función de su edad y de las características de sus crías.

## 4.2 Morfometría y dimorfismo sexual

### *Variación interanual*

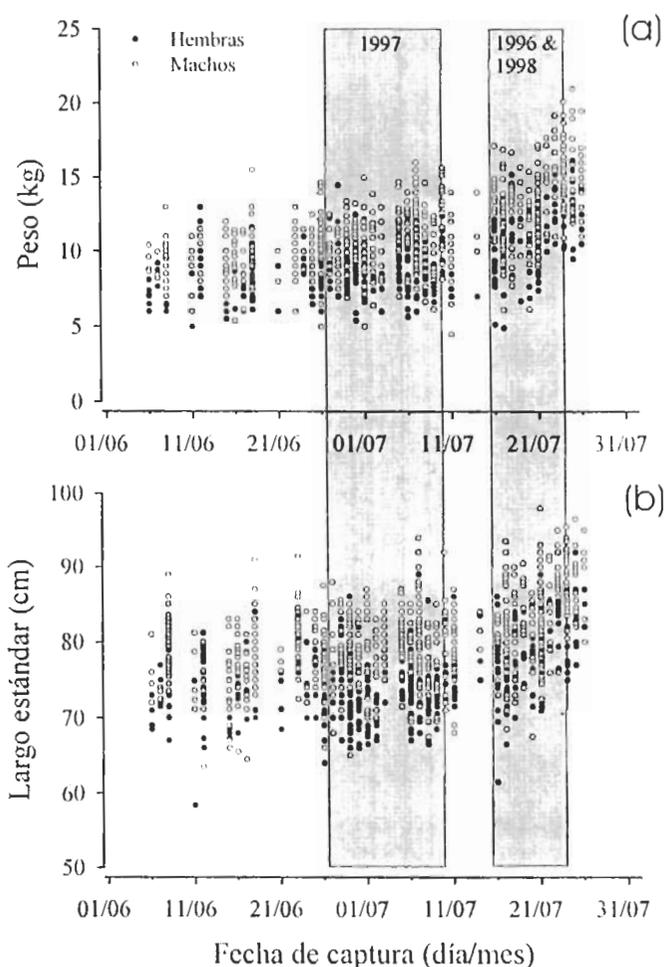
Las diferencias interanuales en el tamaño de las crías fueron en gran parte una consecuencia de la variación en la fecha promedio de muestreo de 1996 a 1998. Esta conclusión estuvo basada en las siguientes observaciones: i) el peso, largo estándar y perímetro axilar de las crías fueron mayores en 1996 que en 1997 en las cuatro colonias que fueron estudiadas los tres años de estudio y ii) la diferencia en la fecha promedio de muestreo entre estas cuatro colonias fue máxima entre 1996 y 1997 (14 días) y mínima entre 1996 y 1998 (un día). Este resultado es consistente con la evidencia de un período similar de máxima frecuencia de nacimientos en las colonias del golfo, el cual corresponde a la segunda semana de junio (Morales-Vela 1985, 1990; Heath 1989; Auriol-Gamboa 1988). Otra evidencia en apoyo a esta idea, es que el mayor porcentaje de crías recién nacidas (3% con cordón umbilical o su cicatriz) se encontró en 1997, tal como se hubiera esperado en base a esos estudios. Similarmente, la distribución de peso y longitud de crías capturadas en distintas colonias reproductivas del golfo entre 1980 y 1999 (figura 27), sugiere que difícilmente se capturarían crías recién nacidas después de la última quincena de julio.

Según Temte y Temte (1993) la variación en las fechas de nacimiento de lobos marinos en cautiverio en distintas latitudes (Temte 1993), es en gran parte la respuesta a un fotoperíodo de  $11.48 \text{ h} \cdot \text{d}^{-1}$  que ocurre 242 días antes del parto. Asumiendo que los animales salvajes responden de la misma manera, la máxima diferencia que se esperaría en la fecha promedio de nacimientos (entre San Jorge y Los Islotes), en el rango de latitudes cubierto por las colonias del Golfo de California, sería de cuatro días. Esto significa que la fecha promedio de

nacimiento varía entre el 11 y 15 de junio de San Jorge a Los Islotes; aunque excluyendo esta última colonia, las diferencias serían de un día a lo sumo. La edad estimada de las crías en las colonias visitadas a lo largo de los tres años, usando 15 de junio como la fecha de nacimiento, sería entonces 34 y 33 días en 1996 y 1998, respectivamente y 20 días en 1997. Por lo tanto, las medidas de los animales capturados en 1997 debieron estimar mejor el tamaño de crías recién nacidas en el golfo, que las de aquellas capturadas en los otros dos años. Otro dato que apoya esta conclusión es que las estimaciones de tasas de crecimiento (ver 3.4) predicen muy bien las diferencias entre las 16 crías de menos de una semana de edad medidas en este estudio y las más viejas.

Las crías recién nacidas que se midieron en este estudio tuvieron peso y largo estándar similares a los obtenidos en dos trabajos previos (Morales-Vela 1990; Morales-Vela y Aguayo-Lobo 1992) en la colonia de Cantiles (isla Ángel de La Guarda), aunque ligeramente menores.

La pequeña discrepancia pudo deberse a la inclusión de varias colonias con crías de distinto tamaño en el presente estudio, a diferencia de una sola en los anteriores. Otros estudios de crías de más de diez días de edad en el golfo (Lluch-Belda 1969) y en las Islas del Canal, California (Oftedal *et al.* 1987; Boness *et al.* 1991) reportan medidas ligeramente menores que las de los neonatos de este trabajo, sugiriendo que la mayoría de éstos últimos eran animales desarrollándose bajo condiciones "normales". Le Bocuf *et al.* (1983) obtuvieron medidas similares en cuatro colonias en 1981, que también fueron estudiadas en el presente trabajo, pero en crías de una a tres semanas de edad. Es posible que algunos de los animales medidos en ese trabajo hayan sido recién nacidos, pero su edad promedio estimada indica que su proporción en la muestra total fue pequeña. Esto sugiere que las crías de estas cuatro colonias fueron más pequeñas en 1981 que en los años noventa. Sin embargo, el número de crías recién nacidas por colonia observadas en este estudio fue muy pequeño y no es posible tomar en cuenta la posible



**Figura 27.** Peso (a) y largo estándar (b) de crías de lobo marino capturadas en distintas fechas durante las temporadas reproductivas 1980-81, 1984, 1989, 1992-98 en la mayoría de colonias del Golfo de California. El sombreado indica el período en el cual se obtuvieron las muestras para el presente estudio.

variación intercolonial de esta variable. Por lo tanto, no se puede comparar adecuadamente el tamaño de las crías recién nacidas entre los dos estudios.

Aunque las diferencias en las medidas corporales de las crías fueron en gran medida proporcionales a su edad promedio estimada, los pesos y largos estándar obtenidos en 1998 fueron significativamente menores a los obtenidos en 1996, y en el caso de la última variable, fueron similares a los de 1997. De hecho, sólo sus perímetros axilares fueron comparables a los de 1996. Se esperaban diferencias relativamente grandes entre animales con una diferencia de edad de 14 días, como se confirmó con la comparación del tamaño de crías entre 1996 y 1997. No se esperaban tantas diferencias en el tamaño de las crías entre 1996 y 1998, ya que sólo tenían un día de diferencia en su edad promedio estimada. Esta diferencia significó, a su vez, que las crías capturadas en 1998 fueran de un tamaño similar al de aquellas capturadas en 1997, a pesar de que tenían una diferencia de 13 días en la edad promedio estimada. La causa de esta diferencia no se puede determinar con los datos disponibles, pero las posibilidades son: i) error en la estimación de la edad promedio, ii) que los animales nacieron más pequeños y/o crecieron más lentamente en 1998 respecto a los años anteriores, o a una combinación de éstas.

Varios estudios en Trillmich y Ono (1991) reportan períodos reproductivos retrasados y tasas de crecimiento menores, asociados a estrés alimentario en varios otáridos. En un estudio con lobos finos de la Antártida, en Georgia del Sur, Boyd (1996b) encontró un retraso en la fecha de parto, cuando la escasez de alimento afectó a las hembras adultas durante parte o toda la gestación. Una observación interesante en este sentido, es que la fecha en la que se contó el número máximo de crías de lobo marino en Los Islotes, cambió del 8 de julio en 1996, al 26 de julio en 1998 (Hernández-Camacho, en preparación). Desafortunadamente no existen datos similares para las islas del norte del golfo, en las cuatro colonias donde se detectaron estos cambios interanuales.

Desde mayo de 1997 hasta junio de 1998 se desarrolló uno de los eventos El Niño (EN) más intensos de la historia, y en las costas de California se detectaron sus evidencias desde julio de 1997 (Climate Diagnostics Center, NOAA-CIRES 1999). Aurioules y Le Boeuf (1991) mostraron que la producción y mortalidad de crías de lobo marino en el Golfo de California no fueron afectadas negativamente por un evento similar en 1982-83. Es posible, sin embargo, que a las madres les haya costado más dar a luz crías de tamaño normal y mantenerlas y destetarlas mientras son totalmente dependientes de ellas en estos períodos de escasez. En este estudio no se pudo conocer la variación interanual en las medidas morfométricas de todas las crías al nacer, pero Boness *et al.* (1991) encontraron que durante el evento EN de 1982-83, el tamaño de las crías recién nacidas de lobo marino en la isla San Nicolás, en el Océano Pacífico, no fue significativamente distinto al de años previos y posteriores. Esto contrasta con los resultados de Trillmich (1986), que reporta pesos significativamente menores en crías de lobo fino de Galápagos (*Arctocephalus galapagoensis*) durante el mismo evento. En mamíferos, la inversión materna *in utero* es pequeña en relación a los costos de lactancia (Clutton-Brock *et al.* 1989), pero puede significar un porcentaje importante del presupuesto energético materno durante la gestación (Boyd y McCann 1989). Los efectos de EN fueron

más intensos y actuaron durante una mayor parte de la gestación en la población de lobos finos de Galápagos que en la de lobos marinos en la isla San Nicolás. Esto sugiere que las hembras preñadas tienen que sufrir un estrés alimentario de una magnitud mayor a cierto límite, para que resulte en pesos reducidos de los neonatos. Si el tamaño de los neonatos no fue afectado en California, donde los efectos de EN en otáridos fueron menores que en Galápagos y estos, a su vez, menores que en el Golfo de California, es poco probable que el tamaño de las crías recién nacidas en esta última región haya sido afectado negativamente. Por esta razón, una reducción en el tamaño de las crías recién nacidas no parece ser la explicación para el menor tamaño de las crías en 1998 en relación a su fecha de captura. Por otro lado, no es posible rechazar la posibilidad de un retraso en la distribución temporal de los nacimientos en la mayoría de las colonias. Tal retraso pudo ocasionar que la edad promedio de las crías en 1998 sea menor que la de aquellas capturadas en 1996, a pesar de haber sido capturadas en fechas similares.

La posibilidad de un crecimiento reducido de las crías en 1998 no está apoyada por la variación en las tasas de crecimiento de las crías en Los Islotes desde 1994, donde se esperaría que los efectos negativos de EN hayan sido más intensos. Las crías crecieron a tasas similares de 1994 a 1998. Esto indica que el desarrollo postnatal de las crías no fue afectado negativamente por EN, probablemente porque a partir de junio de 1998 las condiciones oceanográficas habían vuelto a la normalidad en el Océano Pacífico, de acuerdo a un índice multivariado de la intensidad de EN (Climate Diagnostics Center, NOAA-CIRES 1999). Las tasas de crecimiento en peso y perímetro axilar fueron similares o incluso ligeramente más altas que las reportadas para años normales en la población de las Islas del Canal, California (Boness *et al.* 1991). Por lo tanto, la segunda opción, de una reducción en el tamaño al nacer o tasas de crecimiento menores en las crías capturadas en 1998, puede ser descartada con seguridad. La primera opción, de un error en la estimación de la edad promedio, no puede ser rechazada y parece ser la explicación más plausible para la reducción en el tamaño de las crías en 1998, en relación a la fecha promedio de captura. Por lo tanto, el período reproductivo en el golfo debió haberse atrasado en 1998.

### *Peso y grosor de grasa subcutánea*

Las estimaciones de grosor de grasa subcutánea fueron similares a las obtenidas con la misma técnica en lobos marinos de Steller de edad similar (*Eumetopias jubatus*) en Alaska (Castellini *et al.* 1993). Las crías de esta especie son aproximadamente dos veces más grandes que las de lobo marino de California, y se esperaría que su capa de grasa subcutánea fuera también más gruesa, considerando que están expuestas a temperaturas más bajas durante todo el año. Sin embargo, debido a su mayor tamaño, el componente de la tasa metabólica destinado a termorregulación debe ser proporcionalmente menor en comparación a las crías de lobo de marino de California (Peters 1983) y podría explicar el menor grosor relativo de grasa subcutánea. Las crías de lobo marino destinan un gran porcentaje de su consumo energético a termorregulación, y es probable que la capa de grasa subcutánea todavía se esté desarrollando y

aún no haya alcanzado una capacidad de aislamiento óptima a estas edades (Thompson *et al.* 1987). Mattlin (1978) reportó valores de 4-6 mm de grosor de grasa sobre el esternón en crías de lobo fino de Nueva Zelanda (*Arctocephalus forsteri*), comparables a los del presente estudio. Aunque el autor no menciona cómo hizo las mediciones, parecen ser observaciones directas realizadas al disectar animales muertos recientemente. El método utilizado en el presente estudio tiende a subestimar el grosor de grasa subcutánea, ya que la grasa pegada al músculo no puede ser separada junto con la grasa sobreyacente que normalmente se mide. Por lo tanto, el grosor de la capa de grasa probablemente es mayor en crías de lobo marino de California que en las de aquel lobo fino, las cuales son aproximadamente 50% más pequeñas que las primeras (Bonner 1981). Aunque los datos son escasos, esto es consistente con el resultado de un estudio con lobos finos de Australia (*Arctocephalus pusillus doriferus*), en el que se estimó el grosor de grasa subcutánea sobre el esternón en  $1.6 \pm 1.3$  cm (media  $\pm$  desv. est.) en machos adultos (Pemberton *et al.* 1993), comparado con 5.0 cm en un macho adulto de lobo marino encontrado muerto recientemente en una playa de la isla San Jorge, Golfo de California.

No existe información de otáridos disponible para comparar la distribución de grasa subcutánea en crías de lobo marino, pero fue similar a la encontrada en fócidos, como la foca común (*Phoca vitulina*) (Rosen y Renouf 1997), la foca arpa (*Phoca groenlandica*) (Beck *et al.* 1993) y la foca anillada (*Phoca hispida*) (Ryg *et al.* 1988). Varios factores selectivos influyen en esta variable en mamíferos marinos, entre ellos están: presiones ambientales por optimizar el almacenamiento de energía, minimizar la resistencia al agua, ajustar la flotabilidad y para termorregular adecuadamente (Pond 1978). Ryg *et al.* (1988) y Rosen y Renouf (1997) propusieron que la capacidad termorregulatoria de los pinnípedos es incrementada si la proporción entre el radio del cuerpo y la profundidad de la capa de grasa subcutánea se mantiene constante a lo largo del cuerpo. Los autores añaden que los animales tienden a perder grasa de los sitios donde la capa de grasa subcutánea es gruesa en comparación con el radio del cuerpo. El lugar de mayor variabilidad del grosor de esta capa en crías de lobo marino fue en la posición ventral, aproximadamente encima del esternón y podría ser uno de estos sitios. Este es el lugar donde comúnmente se mide el grosor de grasa subcutánea en pinnípedos (American Society of Mammalogists 1967). Beck *et al.* (1993) y Ryg *et al.* (1988) encontraron que en las focas arpa y anillada este lugar corresponde a la posición dorsal, aproximadamente al 50% y 60% de la longitud del cuerpo (desde la punta de la nariz), respectivamente. Para poder comparar mejor la distribución de grasa y su movilización en el cuerpo de otáridos y fócidos es necesario tener más información acerca de la variabilidad estacional y los cambios con la edad en otáridos. El método de locomoción en tierra y en agua, el ciclo reproductivo y las estrategias de lactancia seguramente fueron factores filogenéticos importantes para determinar estas diferencias.

El peso de la piel y grasa subcutánea en relación al peso total de las crías fue comparable a las estimaciones obtenidas en crías de lobo fino de la Antártida (Arnould *et al.* 1996b), aunque ligeramente mayor. En cuatro crías de esa especie se observó que la piel y grasa subcutánea representaron en promedio el 21% del peso total del animal, mientras que en

las cuatro de este estudio, el 24%. Es posible que este último valor esté subestimado, ya que tres de las crías estaban desnutridas y, además, al separar la piel y grasa del resto del cuerpo, de la manera en la que se hizo en este estudio, una proporción desconocida de grasa permanece pegada al cuerpo. El mayor peso relativo de estos componentes en crías de lobo marino en comparación con aquel de crías de lobo fino de la Antártida probablemente se debe a que en esta última especie, como en otras de la subfamilia Arctocephalinae, la piel está cubierta de dos capas de pelo que le dan al animal mayor aislamiento térmico en el agua, a diferencia de los lobos marinos (subfamilia: Otarinae) que sólo tienen una fina capa de pelo con propiedades aislantes casi inexistentes (Bonner 1981; King 1983) (ver arriba).

### *Dimorfismo sexual*

Las diferencias de tamaño entre crías macho y hembra encontradas en este estudio se suman a la evidencia de dimorfismo sexual desde el nacimiento en esta especie (Lluch-Belda 1969; Oftedal *et al.* 1987; Ono y Boness 1996). El grado de dimorfismo en peso (promedio 18%) y medidas lineales (promedio 6%) es similar al encontrado en esos estudios y en otros otáridos (Costa y Gentry 1986; Trillmich 1986; Croxall y Gentry 1987; Cappozzo *et al.* 1991; Boyd 1996b). El grado de dimorfismo también fue similar a los valores de 22% y 6% en peso y medidas lineales, respectivamente, encontrados en los pocos neonatos que se midieron en este estudio, consistente con la homogeneidad en las tasas de crecimiento entre sexos. Trites (1991b) observó que los fetos macho crecen más rápido en peso y largo estándar que los fetos hembra en el lobo fino del norte (*Callorhinus ursinus*), y que esta diferencia aumenta a medida que transcurre el embarazo. Esto impone mayores demandas energéticas a las madres de fetos macho durante la gestación que a las madres de fetos hembra. Adicionalmente, el crecimiento de los fetos macho parece estar limitado por las reservas energéticas maternas en mayor grado que el de los fetos hembra en lobos finos de la Antártida (Boyd y McCann 1989). Asumiendo que esto se extrapole a otro otárido, como el lobo marino de California, esperaríamos una mayor diferencia en el tamaño de los neonatos macho respecto a los hembra, en condiciones de buena disponibilidad alimenticia, particularmente durante los últimos meses de gestación y lo opuesto cuando el alimento es escaso. El dimorfismo sexual en peso fue de 17% en 1996 y 1998 y 24% en 1997, mientras que en las medidas lineales fueron de 6%, 8% y 4% en 1996, 1997 y 1998, respectivamente. Aparentemente, las diferencias sexuales en el tamaño de los neonatos fue menor en 1998 que en los otros dos años, por lo menos en las medidas lineales, apoyando la idea de una posible menor disponibilidad de alimento durante la gestación de las crías nacidas en ese año. A pesar del dimorfismo sexual que se manifiesta desde el desarrollo *in utero* de las crías, es necesario determinar si estas diferencias se extienden a las tasas de consumo y canalización de la energía materna en el cuerpo de las crías durante esta etapa para comparar cuantitativamente la inversión materna en cada sexo. Desafortunadamente, no hay información de tasas de consumo energético en fetos de pinnípedos.

La ausencia de diferencias sexuales en el grosor de la grasa subcutánea en 1996,

seguramente se debió a la menor exactitud del instrumento de medición utilizado ese año respecto a los siguientes, y a la magnitud de las diferencias, como lo demostraron las mediciones de 1997.

Aunque los machos fueron más pesados y grandes en sus dimensiones lineales, las diferencias en grosor de grasa subcutánea fueron pocas y pequeñas. Cuatro de las cinco medidas dorsales (*i.e.* todas menos las de encima del cráneo) y dos laterales (~a mitad del cuerpo) fueron mayores en machos que en hembras en 1997 y ninguna de las medidas ventrales varió entre sexos ningún año. Esto sugiere una diferencia en la distribución y contenido relativo de grasa subcutánea entre sexos. Pond (1978) propuso cuatro hipótesis para explicar la distribución de grasa en el cuerpo de vertebrados, y concluyó que las más plausibles son su función en la regulación de la flotabilidad, la locomoción y como señal en contextos sociales y sexuales. Esta última explicación tendría poco sentido en crías de lobo marino, por lo menos en el rango de edades que se encuentran durante la temporada reproductiva, pero puede estar bajo selección natural durante y después de la etapa subadulto. Intuitivamente, por lo tanto, existen pocas razones para esperar una diferencia en la distribución de grasa subcutánea en crías. Una de ellas está relacionada al hecho de que el cuello de todos los machos adultos de la familia Otariidae es proporcionalmente más ancho y largo que el de las hembras de la misma edad (Ridgway y Harrison 1981; King 1983), y es el lugar más maltratado cuando las disputas por territorios llegan al nivel de agresión física en el lobo marino (Peterson y Bartholomew 1967). Si bien esto es parcialmente una consecuencia de las características del pelo en esta región, la grasa subcutánea también contribuye a dar este perfil a los machos adultos. Las crías macho podrían tener una ventaja adaptativa si el desarrollo de esta característica a edades tempranas está relacionado con aquel en la adultez e influye positivamente en su éxito reproductivo. El grosor de grasa subcutánea fue mayor alrededor del cráneo y en la parte dorsal del cuello en crías macho del Golfo de California.

La similitud en la magnitud de esta variable en el resto de posiciones ventrales y por lo menos una lateral entre sexos significa que los machos tienen proporcionalmente menos grasa en estas regiones, ya que son más grandes. Las implicaciones de esta diferencia se discutirán más adelante en la comparación de los índices de condición corporal entre sexos.

### 4.3 Índices de condición corporal

#### *Relaciones entre variables morfométricas*

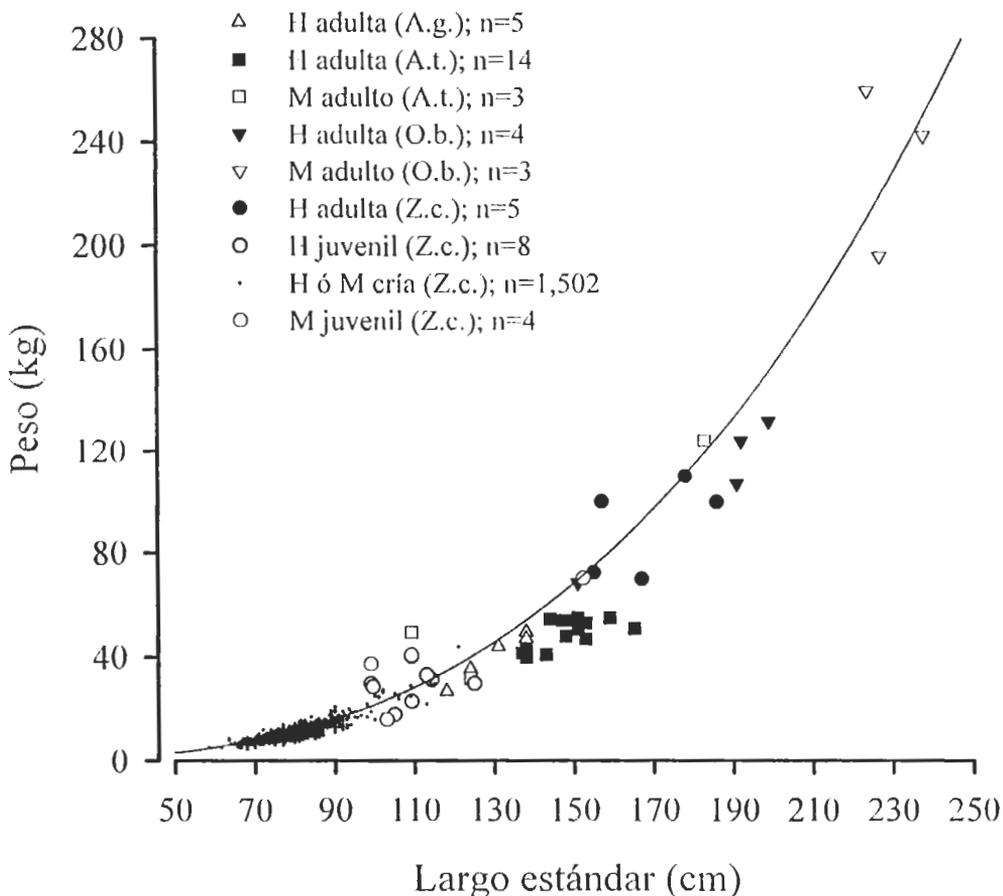
Generalmente la condición corporal en mamíferos marinos es definida como el contenido relativo de lípidos de un individuo (Lockyer *et al.*, 1985; Beck *et al.* 1993; Arnould, 1995). Los lípidos son la principal forma de almacenamiento de energía en la mayoría de mamíferos; en cetáceos y pinnípedos en particular, los lípidos totales del cuerpo se encuentran concentrados (>80%) en una capa de grasa subcutánea (Lockyer, 1987; Beck *et al.*, 1993;

Arnould *et al.* 1996b). Por lo tanto, la cantidad de grasa subcutánea representa una medida confiable de las reservas energéticas en pinnípedos. Sin embargo, el peso de esta capa no es fácilmente medible y la obtención de muestras grandes, representativas de una población, sin matar a los animales, es muy costosa. McLaren y Smith (1985) reconocieron la necesidad de buscar indicadores prácticos y eficientes del estado nutricional de pinnípedos. El objetivo primordial es encontrar una variable fácilmente medible, que esté estrechamente relacionada con el contenido total de lípidos corporales. El peso o grosor de grasa subcutánea han mostrado tal relación en algunos fócidos (Beck *et al.* 1993; Ryg *et al.* 1990; Gales *et al.* 1994) y en un otárido, el lobo fino de la Antártida (Boyd y Duck 1991; Arnould 1995). Por otro lado, Arnould (1995) encontró que la masa corporal de las hembras adultas de lobo fino de la Antártida es un buen indicador de la cantidad total de agua en su cuerpo y como ésta, a su vez, está relacionada al porcentaje total de lípidos corporales, podría ser utilizada para estimar la condición corporal en hembras adultas y machos juveniles de esta especie. Falta demostrar que esta relación se puede extrapolar a otros otáridos. Aún con esta limitación, la masa corporal y grasa subcutánea parecen ser buenos índices de condición corporal, ya que estos proveen al menos una estimación gruesa del contenido de reservas energéticas de un individuo. Un estudio realizado con hembras adultas de lobo marino en California demostró que el error asociado a tales estimaciones probablemente es pequeño, ya que el agua total del cuerpo se relacionó positivamente con la masa corporal (Costa *et al.* 1991). Todavía no se ha demostrado que este sea el caso en animales jóvenes, pero las relaciones que se investigaron en este trabajo muestran aspectos que deben ser considerados para poder construir índices de condición corporal más precisos una vez que esto se demuestre. Mientras tanto, los estudios realizados hasta ahora permiten utilizar el peso corporal y grosor o volumen de grasa subcutánea para obtener un índice relativo del contenido de reservas energéticas en crías de lobo marino.

La pendiente de la relación peso-largo estándar fue similar entre sexos y años indicando que puede ser generalizada a todas las crías en el rango de edades y tamaños estudiados. El valor estimado de la pendiente para la muestra combinada de todos los años y sexos (2.81), sugiere que esta relación es alométrica. Una pendiente menor a tres, como la que se encontró en la muestra combinada, indica que el crecimiento en largo estándar fue proporcionalmente mayor al del peso. La ecuación de regresión estimada para la muestra combinada de los tres años ( $P=0.0000525 \cdot SL^{2.81}$ ), es similar a la descrita por Trites (1991b):  $P=10^{-4.20} \cdot SL^{2.75}$  para el período prenatal de lobos finos del norte. La relación también es notoriamente similar a la estimada para machos adultos de lobo fino de Australia (*Arctocephalus pusillus doriferus*):  $P=0.0000547 \cdot SL^{2.86}$  (Chabot 1994); para la foca común:  $P=0.0000404 \cdot SL^{2.89}$  (Markussen *et al.* 1989, cit. en Chabot 1994); y para la foca arpa:  $P=0.0000645 \cdot SL^{2.81}$  (Innes *et al.* 1981, cit. en Chabot 1994), lo que sugiere que ambas variables podrían relacionarse de la misma manera en pinnípedos en general. Chabot (1994) argumenta que como el volumen se relaciona con el largo estándar al cubo en la foca arpa y encapuchada (*Cystophora cristata*), y el peso se relaciona teóricamente de manera lineal con el volumen, el peso tendría que relacionarse con el largo estándar elevado aproximadamente a la tercera potencia. Aunque esto parece lógico.

todos la evidencia, incluida la del presente estudio, indica que el peso se relaciona con el largo estándar elevado a una potencia menor a 3.00. Es necesario destacar que el lobo fino de Australia y el lobo marino de California son especies con alto grado de dimorfismo sexual, como todos los otáridos, y se esperarían diferencias en la etapa juvenil que es el momento en el que el dimorfismo sexual empieza a acentuarse.

Las crías macho de este estudio fueron 20% más pesadas que las crías hembra, mientras que esta diferencia puede ser de 300% en la adultez (Lluch-Belda 1969). Aunque los datos son pocos, la relación estimada para 1996-1998 con ambos sexos combinados es similar a la que se encuentra en hembras y machos juveniles e inclusive en hembras adultas (figura 28). En edades avanzadas, sin embargo, la variancia del peso respecto al largo estándar es mayor. La figura 28 muestra también que la relación se asemeja a la de las hembras adultas del lobo fino de la Antártida, machos y hembras adultos del lobo marino de Sudamérica, pero no a la de hembras adultas del lobo fino de Guadalupe. Con un tamaño de muestra más grande, Lluch-Belda (1970) concluyó que la pendiente de la relación para hembras (2.20) del lobo marino de



**Figura 28.** Relación entre peso y largo estándar en crías, juveniles y adultos de lobo marino (*Zalophus californianus*, Z.c.) (Laboratorio de Mamíferos Marinos, CICIMAR-IPN), juveniles y adultos de lobo fino de la Antártida (*Arctocephalus gazella*, A.g.) (Arnould *et al.* 1996b), lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*, A.t.) (Gallo-Reynoso y Figueroa-Carranza 1996) y lobo marino de Sudamérica (*Otaria byronia*, O.b.) (Vaz-Ferreira 1981). La línea representa la función que relaciona a las dos variables en crías de lobo marino en el Golfo de California. M=machos y H=hembra.

California es casi la mitad que la de los machos (4.12). Estos valores están muy alejados de aquellos estimados en el presente trabajo (2.72-2.93 y 2.73-3.085, respectivamente), probablemente porque Lluch-Belda (1970) agrupó los datos de los animales en intervalos de un año de edad y utilizó la media de las variables de cada grupo para caracterizar la relación. Esto pudo haber introducido sesgos desconocidos en el análisis, ya que cada observación no reflejaría la asociación entre ambas variables en el mismo individuo. Para investigar cambios en la relación peso-largo estándar con respecto a la edad y entre otros otáridos, son necesarios tamaños de muestra más grandes, cubriendo todas las clases de edad y manteniendo los datos de cada variable asociados al mismo individuo.

La diferencia del valor de la pendiente respecto al valor de isometría fue evidente sólo al combinar los datos de los tres años de estudio. Esto se debió a los valores particularmente bajos de las pendientes de ambos sexos en 1996 y 1998, asociados a una edad promedio mayor de las crías respecto a 1997. En este último año, la pendiente de la relación para machos y hembras fue muy cercana a tres (2.93 y 2.94, respectivamente), lo que sugiere que las crías jóvenes (0-20 días de edad) crecen isométricamente, pero alométricamente más adelante. La ligera alometría observada en las crías más viejas (>30 días de edad) capturadas en 1996 y 1998, indica que su crecimiento esquelético (largo estándar) fue mayor que el de su peso. Sin embargo, cuando se analizaron los datos de cada año separadamente, la pendiente no fue significativamente distinta a tres en ningún caso, aún con el tamaño de muestra relativamente grande que se obtuvo en 1997.

Como en otros mamíferos, el crecimiento de las crías de lobo marino, visto a través de estas dos variables (peso y largo estándar), puede ser un proceso escalonado. Es decir, el crecimiento en largo estándar no está necesariamente sincronizado con el del peso. Es por esto que es necesario verificar si la pendiente de la regresión de peso sobre largo estándar es igual o no a 3.00 antes de usar un índice de condición corporal basado en estas dos variables. El factor de condición de Fulton ( $FCF = \text{peso} / \text{largo estándar}^3$ ) resultó ser un índice adecuado para comparar el peso de crías de lobo marino de distinto largo estándar. La limitación de este índice radica en que las muestras deben ser obtenidas en un lapso corto de tiempo (~15 días) en una temporada reproductiva, y cuando las crías no tengan más de dos meses de edad. Si la intención es comparar la condición corporal de crías entre distintas temporadas reproductivas en las que las crías fueron capturadas en distintos períodos de cada una, sería más apropiado usar el exponente obtenido empíricamente de la relación peso-largo estándar.

Otra razón para usar el FCF en crías jóvenes, es la diferencia en la elevación de la línea de regresión entre sexos que se observó en 1996 y 1998. En aquellos años, cuando las capturas de crías se realizaron más tarde, se encontró que los machos tendieron a ser 3 y 4% más pesados que las hembras del mismo largo estándar, respectivamente. Tal diferencia se detectó a través de la relación peso-largo estándar, pero no al usar el FCF.

Los valores comparativamente más bajos de  $r^2$  que se encontraron en la relación perímetro axilar-largo estándar, probablemente estuvieron asociados al error de medición del perímetro. El peso es una variable relativamente fácil de obtener con exactitud, mientras que

el perímetro de las crías depende, entre otros factores, del punto en el ciclo de ventilación pulmonar en el que se encuentra cuando se registra esta medida. La proporción de la variancia atribuible a este factor es desconocida ya que la presión alveolar que se desarrolla en los ciclos de ventilación puede ser muy variable intra- e interindividualmente (Lin *et al.* 1972).

La pendiente de esta relación fue similar en los tres años de estudio y significativamente distinta de uno en todos ellos. Los valores de 0.64-0.72 estimados indican que las crías más largas fueron proporcionalmente menos anchas que las más cortas. Asumiendo que el perímetro a lo largo de todo el animal se relacionó de la misma manera con el largo estándar, esto sugiere que las crías más largas tuvieron una menor proporción superficie-volumen que las más cortas. Una disminución en tal proporción conduce a una reducción en el intercambio de calor con el medio ambiente (Eckert *et al.* 1988). La longitud está estrechamente relacionada con la edad y por lo tanto, este resultado indica que las crías más viejas están térmicamente más aisladas de su medio ambiente que las más jóvenes.

El uso de los residuos de la regresión de perímetro axilar sobre largo estándar no ofreció una ventaja apreciable sobre la proporción perímetro axilar-largo estándar (PAL). Aunque PAL es un índice de condición corporal frecuentemente usado en pinnípedos (*e.g.* Pitcher 1986, Andersen *et al.* 1999), nunca se había verificado si separa los animales con perímetro axilar mayor o menor al promedio, en relación al largo estándar. La relación entre este índice y los residuos de la regresión de perímetro axilar en largo estándar ( $r^2=0.98-0.99$ ) sugiere que esto es así.

De todas las relaciones estudiadas, aquella entre el grosor de grasa subcutánea y el largo estándar fue la más débil. Los coeficientes de regresión fueron menores que 0.25 en 1997 y 1998, y menores que 0.11 en 1996. Como en el caso del perímetro axilar, esta es una variable que está sujeta a errores de medición considerables. El rango promedio de mediciones repetidas (tres/cría) realizadas en cada una de las crías capturadas en 1998 fue de 1.52 mm, o aproximadamente 28% del promedio de las tres medidas. Otra fuente de error en la medición se detectó particularmente en los animales grandes en los que los estratos más profundos de la grasa subcutánea no podían ser incluidos, ya que por su espesor, fueron más difíciles de alcanzar manualmente desde la piel y pelo superficiales que en los animales pequeños. Se detectó también que en los animales más grandes, que generalmente tuvieron una capa de grasa subcutánea más gruesa, la superficie del cuerpo fue más turgente que en los pequeños y contribuyó a que la medición de pliegues fuera menos confiable.

A pesar de que los volúmenes corporales fueron subestimados a través de cualquiera de los dos métodos utilizados, los valores obtenidos representaron índices relativos adecuados de aquellas medidas. Esto se basa en que ambos modelos de volumen corporal reflejaron muy bien el volumen medido por desplazamiento de agua. Sin embargo, la pendiente de la línea de regresión de volumen corporal en largo estándar mostró una alometría positiva al usar el volumen calculado a través de los modelos, mientras que la relación fue isométrica al usar el volumen medido por desplazamiento de agua. Las razones de esta discrepancia no son claras, pero la isometría en esta relación no es consistente con el análisis de la relación entre perímetro

axilar y largo estándar. Si mientras las crías crecen, su proporción superficie-volumen disminuye, como se concluyó, la proporción entre volumen y cualquier medida lineal debería aumentar. Por lo tanto, esperaríamos una alometría positiva en la relación volumen-largo estándar, como se encontró al usar la estimación de volumen con los modelos geométricos en esta regresión.

El volumen de grasa subcutánea se relacionó mejor con el largo estándar que el grosor de esta capa y probablemente se debió a la reducción en la variación del grosor al usar el promedio de tres mediciones alrededor de cada perímetro del cuerpo de las crías. La inclusión de cada medida individual en el cálculo de volumen hubiera requerido de un modelo geométrico muy complicado. Los beneficios, en términos de exactitud, difícilmente hubieran compensado esta desventaja, ya que el error de medición en cada medida individual fue relativamente grande (ver arriba). Por otro lado, la utilización del promedio de las medidas en cada perímetro tendería a reducir la imprecisión del cálculo de volumen causada por el error de medición en cada posición.

El valor de la pendiente de esta relación indica una acumulación de grasa subcutánea mayor a la que se esperaría por proporcionalidad con el crecimiento en largo y probablemente en volumen corporal de las crías. Este resultado se añade a la evidencia de un incremento en las capacidades de aislamiento térmico de las crías demostrado a través de la relación entre perímetro axilar y largo estándar. Es decir, las crías no solo reducen su proporción superficie-volumen a medida que crecen, sino que el intercambio de calor a través de la superficie es cada vez menor, excluyendo las extremidades.

Las diferencias interanuales en la pendiente de la relación entre peso y volumen corporal probablemente reflejan más las diferencias en el método de cálculo de volumen, que cambios en la naturaleza de la relación *per se*. En 1996, la distancia entre las posiciones de medición de los perímetros fueron extrapoladas de las que se obtuvieron en 1997. A pesar de que las referencias utilizadas para cada posición fueron las mismas en los dos años, hay cierto grado de variación individual en las distancias entre ellas (forma del cuerpo) y por lo tanto, aún con perímetros idénticos, el volumen puede ser distinto. Adicionalmente, no se esperarían diferencias interanuales en la pendiente de esta relación porque no se encontraron diferencias similares en las relaciones entre las demás variables morfométricas.

Otros investigadores han usado un índice de volumen corporal para estimar el peso de fócidos (Castellini y Kooyman 1990) y de otáridos (Castellini y Calkins 1993). Hammill *et al.* (1995) investigaron la relación entre estas variables para inferir cambios en la condición corporal de focas harpa. Sin embargo, Castellini y Calkins (1993) enfatizaron que el índice de volumen corporal que utilizaron (largo estándar  $\times$  perímetro axilar al cuadrado, también utilizado en Hammill *et al.* 1995) no es adecuado y la densidad calculada en base a este índice sobreestimaría la densidad real de los animales. Los autores forzaron la regresión entre las dos variables a través del origen, bajo la premisa de que los animales con volumen igual a cero deben tener también peso igual a cero. Aunque este es un argumento lógico, la relación entre las dos variables no es necesariamente igual en todos los rangos de tamaño.

Muy poca variación de los índices de condición corporal estuvo asociada a diferencias en el volumen de grasa subcutánea en relación al largo estándar. Las débiles relaciones entre estos índices sugieren que a pesar de que todos son índices relativos de la condición corporal, cada uno mide características distintas. El factor de condición de Fulton y los residuos de la regresión de peso sobre volumen corporal proveen información acerca del peso de cada cría en relación a su tamaño. El primer índice representa una combinación del crecimiento de todos los órganos, músculos y grasa subcutánea de la cría respecto a su largo, mientras el segundo es una medida relativa de su densidad. Los residuos de la regresión de volumen corporal sobre largo estándar relacionan estos dos índices al proveer información del grado de “esfericidad” del cuerpo de la cría. Este índice, a su vez, está relacionado con PAL, ya que los animales con mayor perímetro axilar respecto al largo estándar, deberían tener también un mayor volumen respecto al largo estándar, manteniendo los demás perímetros constantes. Por lo tanto, estos dos índices miden la misma característica: “esfericidad”. Es claro que todos estos índices no necesariamente reflejan el contenido relativo de grasa subcutánea porque toman en cuenta el crecimiento de todo el cuerpo en general.

Los residuos de la regresión de peso sobre volumen corporal fueron los que menos se relacionaron con el volumen de grasa subcutánea relativo al largo estándar. Sin embargo, aunque no fue significativa, la relación negativa entre ambos índices tiene sentido porque los animales más densos tenderían a estar compuestos por un menor porcentaje de grasa subcutánea. Manteniendo todo lo demás constante, un aumento en el contenido de grasa en el cuerpo reduce su densidad porque la grasa es menos densa que el resto de componentes corporales.

Pitcher (1986) y Ryg *et al.* (1990) también encontraron una relación débil entre PAL y el grosor o peso relativo de grasa subcutánea de focas de puerto en Alaska y de focas anilladas, arpa y gris, respectivamente. Aunque los estudios no son totalmente comparables, Beck *et al.* (1993) encontraron que el grosor de grasa subcutánea dividido por el largo estándar se relacionó mejor con el porcentaje del peso corporal compuesto por grasa subcutánea ( $r=0.755$ ,  $P=0.0001$ ) que PAL ( $r=0.437$ ,  $P=0.0013$ ) en focas arpa. Asumiendo que el residuo de la regresión de grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar es equivalente a la proporción entre estas variables y el residuo de la regresión de volumen de grasa subcutánea sobre largo estándar es equivalente al porcentaje del peso corporal compuesto por grasa subcutánea, los resultados del presente estudio coinciden con los de Beck *et al.* (1993). Estos estudios sugieren que para evaluar holísticamente la condición corporal de poblaciones de pinnípedos, es recomendable utilizar una medida de su contenido relativo de grasa subcutánea y otra de su masa magra interna. De manera consistente con esta recomendación, en los casos en los que no sea posible conocer directamente la composición corporal de crías de lobo marino, el presente estudio propone la utilización de los residuos de la regresión de volumen o grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar como un índice de la primera medida. Similarmente, en ausencia de estimaciones de masa magra interna, el factor de condición de Fulton podría ser usado como un índice de la masa total en relación al largo estándar de cada cría para comparar la condición corporal de crías entre distintas colonias.

El factor de condición de Fulton, la proporción perímetro axilar-largo estándar y el residuo de grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar estuvieron relacionados positivamente con la edad todos los años, excepto el factor de condición de Fulton en 1996. Esto sugiere que durante estos años, las crías no sólo cubrieron las necesidades energéticas para crecer, sino que acumularon reservas de energía en su cuerpo. La relación entre los índices de condición corporal y la edad fue débil, pero detectable en un período de 40 días (promedio). Por lo tanto, para comparar la condición corporal de crías utilizando estos índices, es necesario que sean de edades similares.

### *Variación intersexual e interanual de la condición corporal*

Algunas diferencias sexuales en las relaciones entre variables morfométricas se pudieron pronosticar en base al dimorfismo sexual que se demostró a través del análisis univariado. Por ejemplo, la similitud en las medidas de grosor de grasa subcutánea en la mayoría de las posiciones, a pesar de que los machos fueron más grandes que las hembras en las demás dimensiones, hace suponer que las hembras tuvieron una capa de grasa subcutánea relativamente más gruesa o voluminosa que los machos. Sin embargo, sólo en un año (1997) se encontraron diferencias entre crías macho y hembra en una relación que involucrara cualquiera de las dos variables. Dicha relación fue la de grosor de grasa subcutánea y largo estándar, en la que fue difícil definir si las diferencias se debían a la pendiente de la línea de regresión o a su elevación. Independientemente del origen de esta diferencia, los resultados indican que las crías hembra tuvieron un grosor de grasa subcutánea mayor en relación al largo estándar o depositaron más grasa subcutánea que las crías macho por cada unidad de incremento en largo estándar. Es notable que esta diferencia no fuera evidente los otros dos años, particularmente en 1998 cuando se usó el mismo instrumento que en 1997 para medir esta variable. Una posible explicación es que en 1998 las crías no fueron anestesiadas y a pesar de que se utilizó el promedio de tres mediciones repetidas en la misma posición, la lectura del instrumento fue más difícil y sujeta a errores que con animales anestesiados. Las diferencias sexuales que se encontraron en 1997, aunque significativas, fueron pequeñas (~11%) y una reducción ligera en la precisión de las mediciones pudo hacer tales diferencias indetectables. Considerando los posibles errores en la medición del grosor de grasa subcutánea, estos resultados no presentan evidencia suficiente a favor o en contra de diferencias sexuales en la naturaleza de esta relación.

Las diferencias sexuales en las relaciones peso-largo estándar y peso-volumen, proveen una evidencia más contundente a favor de la hipótesis de un mayor contenido relativo de grasa subcutánea en crías hembra que en crías macho. En dos de los tres años de estudio (1996 y 1998), los machos fueron aproximadamente 3.5% más pesados (en promedio) que las hembras de un mismo largo. Este resultado concuerda con los de Crawley y Wilson (1976), quienes reportaron que las crías macho del lobo fino de Nueva Zelanda de aproximadamente seis

semanas de edad, son más pesadas que las crías hembra de la misma edad pero no más largas. El mismo sesgo entre sexos en el peso relativo al largo es evidente durante la etapa prenatal de lobos finos del norte (Trites 1991b). En el Golfo de California los machos fueron también, en promedio, consistentemente ~3% más pesados que las hembras de un mismo volumen los dos años en que se estudió esta relación (1996 y 1997). La conclusión de estas dos observaciones es que los cuerpos de los machos fueron más densos que los de las hembras y la evidencia sugiere que se debe a una diferencia en el contenido relativo de grasa.

Dada la magnitud de las diferencias de densidad entre sexos, no es sorprendente que no se hayan detectado en la relación entre grosor de grasa en una sola posición y el largo estándar. El volumen, al ser una medida tridimensional, contiene información más detallada que el unidimensional grosor. Sin embargo, aunque las diferencias entre sexos fueron detectadas en los residuos de la regresión de peso sobre volumen corporal en 1996 y 1997, éstas no fueron evidentes a través del FCF en 1996 y 1998; los años en los que la relación peso-largo estándar presentó diferencias sexuales. Esta inconsistencia probablemente se debió al ligero sesgo de este índice al utilizar el exponente 3.00 en largo estándar, en vez del exponente derivado de la relación empírica entre peso y largo estándar, que en estos casos fue ligeramente menor a tres.

En un estudio realizado en una de las islas de Georgia del Sur se encontró que la composición corporal de las crías de lobo fino de la Antártida (otro otárido sexualmente dimórfico) varió entre sexos, de tal manera que las hembras tuvieron proporcionalmente mayores reservas de lípidos corporales que los machos (Arnould *et al.* 1996a, pero lea Davis *et al.* 1996 respecto al lobo marino de Steller). Si la mayoría de los lípidos corporales se encuentran en la grasa subcutánea (Arnould *et al.* 1996b), entonces la capa de grasa subcutánea de las hembras debería ser proporcionalmente más profunda que la de los machos. Estos argumentos son consistentes con las diferencias sexuales de densidad corporal que se encontraron en el presente estudio, pero el mecanismo por el cual se podrían presentar tales diferencias no es claro y parece depender de la especie. En el primer estudio, los autores concluyen que las crías de ambos sexos consumen cantidades similares de leche, pero mientras los machos destinan más de su energía a crecimiento de tejido magro, las hembras la acumulan en reservas de tejido adiposo. Ono y Boness (1996) encontraron que en crías de lobo marino de las Islas del Canal, California, los machos consumen más leche que las hembras como consecuencia de su mayor tamaño. Adicionalmente, demostraron que las crías macho tuvieron una tasa metabólica menor que las crías hembra, aún después de controlar los efectos del tamaño. Desafortunadamente, no determinaron el efecto que el consumo diferencial de leche podría tener sobre la composición corporal de crías hembra y crías macho.

Las diferencias sexuales de peso no parecen ser ocasionadas por un crecimiento diferencial, como lo demostraron las comparaciones de tasas de crecimiento en cada variable entre machos y hembras. Sin embargo, aunque los machos crecieron más rápido en perímetro axilar que las hembras, el tamaño de muestra (23 machos y 5 hembras) quizá no fue apropiado para comparar la tasa de crecimiento en esta variable, largo estándar y grosor de grasa subcutánea. Por lo tanto, es adecuado concluir solamente que no hubo diferencias sexuales en

la tasa de crecimiento en peso. Este resultado contrasta con el de Ono y Boness (1996), quienes encontraron que las crías macho crecieron más rápido, en términos absolutos y en relación al peso inicial, que las crías hembra. Lunn *et al.* (1993) no encontró diferencias en la tasa de crecimiento entre sexos en crías de lobo fino de la Antártida.

La cuestión de las diferencias sexuales de tamaño y condición corporal en crías de pinnípedos ha recibido considerable atención por su asociación directa con la inversión materna (eg. Boyd y McCann 1989; Boness *et al.* 1991; Arnborn *et al.* 1993; Kretzmann *et al.* 1993). Particularmente en especies con alto grado de dimorfismo sexual, como las de la familia Otariidae, se esperan diferencias en la inversión materna en función del sexo de la progenie (Trivers y Willard 1973). La lógica que sustenta este argumento es que la selección natural debió moldear las estrategias de inversión materna, como cualquier otra característica. Como se cree que la supervivencia y el éxito reproductivo dependen del sexo de la progenie en estas especies (Stirling 1983; Boness 1991), la manera en que los recursos maternos son distribuidos entre hijos e hijas tendría un efecto sobre la adecuación de las hembras adultas. De acuerdo a la teoría, las madres deberían invertir más en el sexo cuyo éxito reproductivo sea más variable, o en el caso de otáridos y algunos fócidos, en crías macho. Sin embargo, esta deducción supone que la inversión materna en las crías y sus futuros éxito reproductivo y supervivencia están directamente relacionados (ver revisión de la teoría en Frank 1990). La evidencia en apoyo de la existencia de tal relación es escasa (Baker y Fowler 1992; Baker *et al.* 1994), pero el éxito reproductivo de los machos adultos está probablemente relacionado con su tamaño (McCann 1987; Boyd y Duck 1991). Los estudios más recientes sugieren que el éxito reproductivo de ambos sexos y de los machos en particular, depende más de las condiciones ambientales después del destete y durante su etapa juvenil, que de la inversión materna que recibieron de crías (Lunn y Arnould 1997; Ono y Boness 1996). En el Golfo de California, las crías empiezan a consumir alimento sólido (crustáceos) aproximadamente a los ocho meses de edad (Auriolles-Gamboa 1988) y la condición corporal de los animales en esta etapa podría ser representativa de su supervivencia y éxito reproductivo.

Con el conocimiento de la variación interanual de las relaciones entre variables morfométricas, es posible tener una idea de cuáles fueron los cambios de la condición corporal de las crías entre 1996 y 1998. El peso y el perímetro axilar de las crías fueron más grandes en 1998 que en los otros años, después de controlar los efectos del largo estándar. Los volúmenes corporal y de grasa subcutánea, en relación al largo estándar, no variaron entre 1996 y 1997. Tampoco se detectaron diferencias en el grosor de grasa subcutánea entre 1997 y 1998, después de controlar los efectos del largo estándar. A excepción del peso y el perímetro axilar, las comparaciones de las demás variables entre 1996 y 1997 pudieron enturbiarse por las diferencias metodológicas en su medición. El peso de las crías capturadas en 1997 fue mayor que el de aquellas capturadas en 1996, haciendo su largo estándar comparable, pero esto no fue acompañado por una diferencia similar en el perímetro axilar. Esta observación sugiere que hubo un incremento en la densidad corporal, que pudo deberse a la menor edad promedio de las crías capturadas en 1997, ya que tendrían la capa de grasa subcutánea menos desarrollada. Estos datos sugieren que las crías estuvieron en mejor condición corporal en 1998 que en los

otros años, apoyando la idea de que no hubo efectos negativos de El Niño sobre la disponibilidad de alimento para las hembras lactantes en el Golfo de California.

#### 4.4 Variación intercolonial del tamaño y la condición corporal

En comparación con las de cuatro que murieron probablemente por inanición, las medidas morfométricas e índices de condición corporal de las crías de lobo marino del golfo no estuvieron bajo riesgo de muerte por falta de alimento durante los tres años del estudio. Estas observaciones sugieren que el Golfo de California es, en general, un ambiente favorable para el crecimiento y supervivencia de las crías. En 1982-83 y 1997-98 se desarrollaron dos de los eventos EN más fuertes del siglo, pero sus efectos sobre la producción de crías y la condición nutricional y crecimiento de las mismas no fueron negativos sobre esta población en ningún caso (Aurióles y Le Boeuf 1991; este estudio). La mezcla fuerte de agua superficial en el golfo fue suficiente para amortiguar los efectos de EN 1982-83 en esta región (Santamaría-del-Ángel *et al.* 1994). En contraste, la productividad marina a una latitud similar en el Océano Pacífico depende de las surgencias costeras y de los nutrientes que lleva la corriente de California. Allí los cambios en la circulación de agua superficial redujeron considerablemente la productividad primaria y modificaron la distribución de muchos consumidores durante EN 1982-83 (Arntz *et al.* 1991).

Las comparaciones del tamaño y condición corporal de las crías entre distintas colonias del Golfo de California mostraron diferencias graduales en cualquiera de estas dos características. Fueron comunes las variaciones relativamente grandes entre años en el tamaño y condición corporal de crías; por ejemplo, las crías de San Pedro Mártir fueron grandes en comparación a las de otras colonias en 1996, pero de tamaño promedio en 1997. Casi todas las crías de esta colonia fueron de las más pesadas (FCF) y con mayor contenido de grasa subcutánea (ICG) en relación a su largo en 1996, pero en 1997 hubo un mayor porcentaje de crías con bajo FCF, aunque siguieron estando entre las de mayor contenido relativo de grasa subcutánea. Sin embargo, las relaciones entre las crías de algunas colonias se mantuvieron los tres años. La consistencia más notable, como se esperaba, fue que las crías de Machos estuvieron siempre entre las más grandes y con mayor FCF e ICG, aunque en 1998 los análisis de los índices por separado y en conjunto, a través de componentes principales, no coincidieron. En el último caso, este análisis pudo verse afectado por el pequeño número de colonias que se estudiaron en comparación con los años anteriores, de tal manera que las diferencias entre ellas fueron más difíciles de detectar. Estas consistencias demuestran que la calidad del hábitat del lobo marino varía en función de la ubicación geográfica de las colonias en el Golfo de California. Aunque el tamaño e índices de condición corporal de las crías parecieron estar relacionados, cualquiera de estas características no fue útil para predecir la otra. Esto sugiere que ambas son necesarias para comparar adecuadamente el crecimiento y acumulación de reservas energéticas entre crías.

Para explicar la naturaleza de las diferencias intercoloniales en la condición corporal de los animales de distintas colonias, será necesario realizar un estudio amplio en el que se aborden todos los factores que influyen en el balance energético de los animales. Sin embargo, tomando un subconjunto de los datos de importancia relativa de las presas en ocho colonias de la región de las grandes islas, obtenidos por García-Rodríguez (1999), y comparándolos con el contenido relativo de grasa, se podría hacer un análisis preliminar de la situación. Las presas que más importantes en la dieta, según García-Rodríguez, durante los meses de junio y septiembre de 1995 representa tal subconjunto, ya que éstos comprenden la temporada de reproducción. Por supuesto, hay que tener en cuenta que las estimaciones del contenido relativo de grasa sólo están disponibles para algunas de las presas y, en todos los casos, provienen de poblaciones de otras regiones.

Aun con esta limitación, estos datos pueden servir para comparar Machos y Rasito, que fueron las colonias cuyas crías estuvieron consistentemente en los extremos de las distribuciones de tamaño y condición corporal, y se esperarían diferencias por lo menos en un aspecto de la calidad de su hábitat. Las hembras adultas de Rasito y Machos comparten la sardina (*Sardinops caeruleus*) y la macarela (*Scomber japonicus*) como presas importantes en su alimentación (tabla 14). La importancia de estas especies es ligeramente mayor en Machos que en Rasito y esta característica tiende a acentuarse al hacer un análisis global incluyendo otros meses del año (García-Rodríguez 1999). Ambas especies se caracterizan por ser ricas en grasa y por lo tanto, manteniendo todo lo demás constante, se podría esperar que los animales de Machos obtengan más energía en su alimento que los de Rasito. Sin embargo, la merluza (*Merluccius sp.*) y el pez sable (*Trichiurus lepturus*), que son también presas importantes en Machos y no en Rasito, son especies relativamente pobres en grasa. Por otro lado, el pámpano (*Trachurus symmetricus*), que es una presa bastante importante en Rasito y no en Machos, se caracteriza por tener un alto porcentaje de grasa. Aparentemente, no hay una relación directa entre la condición corporal de las crías y el contenido relativo de grasa en las presas consumidas por sus madres. Esto significa que otros factores no se mantienen constantes en esta comparación, tales como el tamaño y comportamiento de las presas. Estos factores pueden ser importantes para determinar las diferencias entre colonias, ya que la diversidad de presas consumidas en Rasito y San Esteban, donde los animales dependen en mayor grado de los cefalópodos y mictófidios, es mayor que en otras colonias (García-Rodríguez 1999). Una mayor diversidad en la dieta puede indicar que los animales tienen que gastar más energía alimentándose de distintas presas que se agregan en grupos pequeños. En contraste, en Machos los animales dependen en gran medida de la disponibilidad de sardina y los efectos de su variación pueden ser grandes sobre esta colonia (Auriolles-Gamboa 1999). Para aclarar este asunto, son necesarios estudios del patrón de buceo (incluyendo tiempo, profundidad, velocidad y ubicación) (Boyd 1996a; Gentry 1998) en conjunto con estimaciones de las presas consumidas y su importancia.

**Tabla 14.** Promedio de un índice de importancia relativa (%) de especies presa del lobo marino en Junio y Septiembre de 1995 (datos de García-Rodríguez 1999) y porcentaje de grasa en algunas de ellas (según la literatura en otras zonas del Océano Pacífico) en 7 colonias de la región de cintura del Golfo de California. Los datos de porcentaje de grasa son de Bykov (1983), excepto donde se indica.

Especie	Grupo (Familia)	% Grasa	Colonia*							
			MAR	EST	RAS	MAC	CAN	GRA	LOB	
<i>Cetengraulis mysticetus</i>	Peces ( <i>Engraulidae</i> )	2.4								32.7
<i>CRANCI</i> (no ident.)	Cephalopoda ( <i>Enoploteuthidae</i> )	n.d.	27.3	16.9						
<i>Engraulis mordax</i>	Peces ( <i>Engraulidae</i> )	6.8	29.7							49.3
<i>Merluccius sp.</i>	Peces ( <i>Merlucciidae</i> )	1.7				15.4				
<i>MYCTG</i> (no ident.)	Peces ( <i>Myctophidae</i> )	n.d.			16.4					
<i>Octopus sp.</i>	Cephalopoda ( <i>Octopodidae</i> )	0.81			11.5					
<i>Peprilus snyderi</i>	Peces ( <i>Stromateidae</i> )	7.2								23.5
<i>Pontinus sp.</i>	Peces ( <i>Scorpaenidae</i> )	n.d.			11.5					
<i>Porichthys sp.</i>	Peces ( <i>Batrachoididae</i> )	n.d.	11.2		26.2		41.1	18.2	10.3	
<i>Sardinops caeruleus</i>	Peces ( <i>Clupeidae</i> )	8.02		22.1	40.1	42.6				
<i>Scomber japonicus</i>	Peces ( <i>Scombridae</i> )	5.32			13.8	19.0				
<i>Sebastes macdonaldi</i>	Peces ( <i>Scorpaenidae</i> )	1.2 <sup>1</sup>	10.4							
<i>SPM0695-1</i> (no ident.)	Peces ( <i>Myctophidae</i> )	n.d.	19.8	11.8			17.6			
<i>Trachurus symmetricus</i>	Peces ( <i>Carangidae</i> )	6.33			22.0					
<i>Trichiurus lepturus</i>	Peces ( <i>Trichiuididae</i> )	1.0 <sup>2</sup>		24.9		11.7	30.2	46.1	26.5	

Nota: Solo se consideraron las especies que tuvieron un índice de importancia relativa mayor a 10% (García-Rodríguez 1999). Si en una colonia alguna presa estuvo presente en ambos meses, solo se promediaron los índices obtenidos en cada uno si estos fueron mayores a 10%; de otra manera solo se presenta el valor obtenido en el mes en el que fue mayor a este valor. Las colonias donde la presa tuvo una importancia menor a 10% en ambos meses fueron dejadas en blanco; n.d. significa no disponible. \* Las abreviaturas de las colonias corresponden a la tabla 1. <sup>1</sup> Watt y Merrill (1963). <sup>2</sup> Sidwell *et al.* (1974). <sup>3</sup> Frimodt (1995). <sup>†</sup> *Sebastes sp.*, Sidwell *et al.* (1974); *Trichiurus nitens*, Bykov (1983).

Otros factores que pueden haber influido en las diferencias de tamaño y condición corporal de las crías de Rasito respecto a las de Machos son las características del hábitat terrestre y la densidad de animales en el área. Rasito es una isla pequeña (<200 m de largo) que probablemente no puede albergar más de los ~215 individuos que se pueden contar en ella. Este islote carece de lugares con sombra, tales como cuevas o bloques de piedra bajo los cuales las crías son frecuentemente observadas en otras islas, y que pueden ser importantes para mantener su balance térmico. En Rasito tampoco existen playas con pendiente suave, por lo que no es frecuente observar crías refrescándose en el agua sin alejarse mucho de la colonia. En contraste, Machos es una colonia ubicada en una zona de acantilados de la isla Ángel de la Guarda, donde existen numerosas playas de canto rodado o bloques de piedra. La pendiente de la playa en esta colonia cambia gradualmente y se forman pequeñas piscinas rocosas en la orilla, que tienen un intercambio frecuente y vigoroso de agua con las mareas, donde las crías aprenden a nadar sin el riesgo de acumulación de heces fecales u orina que podrían perjudicar su salud.

Los animales de Rasito y Machos quizá se alimenten en zonas donde la densidad de individuos es diferente. Rasito, San Esteban y Roca Blanca fueron las colonias que tuvieron consistentemente las crías más pequeñas y con menor condición corporal. Estas tres colonias se encuentran muy cerca entre sí (<40 km) y entre las tres representan alrededor de 5,000 animales alimentándose en un área aproximada de 60 km<sup>2</sup>, lo que representa una densidad de 85 animales por km<sup>2</sup>. La cercanía y su similitud en el alimento de los animales (García-Rodríguez 1999) plantea la posibilidad de competencia por los recursos. El tamaño y crecimiento de las crías son variables que dependen en gran medida de la densidad en varias poblaciones de mamíferos, incluidos algunos pinnípedos (Fowler 1987). El más relevante de estos casos es el que se demostró con el peso de crías de lobo marino de Steller en el Océano Pacífico Noreste (Merrick *et al.* 1995), donde las crías de las colonias más afectadas por la reducción poblacional, fueron las más pesadas. En la misma especie y problemática, Brandon *et al.* (1996) encontraron que la proporción perímetro axilar-largo estándar fue mayor en crías de colonias cuyas poblaciones tenían las tasas de reducción poblacional más altas. Coincidentemente, la duración de los viajes de alimentación de las hembras lactantes en este último tipo de colonias fue menor (Davis *et al.* 1996). Se han demostrado, en mayor detalle, diferencias en el crecimiento de las crías, a causa del patrón de cuidado materno, en el lobo fino del norte (Gentry 1998). Los viajes de alimentación de las hembras lactantes en el Golfo de California aparentemente no varían mucho; en 1985, Heath (1989) estimó una duración de 1.9 días en Cantiles (isla Ángel de la Guarda) y de 1.6 días en Los Islotes (Bahía de La Paz) (García-Aguilar y Auriolos-Gamboa 1997). Sin embargo, el tamaño y condición corporal de las crías de estas colonias no son tan distintos, en comparación a aquellos de Rasito y Machos. Por lo tanto, las mayores diferencias en la duración de los viajes de alimentación de las hembras lactantes se esperarían entre este último par de colonias (pero lea Boyd *et al.* 1991). Desafortunadamente este tipo de datos aun no está disponible, pero podrían obtenerse fácilmente.

#### **4.5 Relación entre indicadores de bienestar poblacional**

Las series de tiempo de varios índices de abundancia de alimento en dos colonias de regiones distintas del golfo, ofrecieron la oportunidad de observar cómo éstos interactúan para poder evaluar el estado de una colonia o población. Evaluada de esta manera, la condición o estado poblacional de la colonia Cantiles, en la región de las grandes islas (norte), no es la misma que la de Los Islotes, en la Bahía de La Paz (sur). Esto no se pudo percibir al analizar el tamaño o condición corporal de las crías en un año en particular. Esta observación concuerda con la propuesta de Hanks (1981) de utilizar este tipo de variables simultáneamente para evaluar precisamente la condición de una población. Él enfatizó que, ante la

imposibilidad de realizar una evaluación directa del hábitat de una población, su condición puede ser adecuadamente estimada con un índice de su condición fisiológica y otro de su vigor demográfico. En el presente estudio se mostró como el factor de condición de Fulton de las crías, la producción de crías y el consumo diario se pueden utilizar como aproximaciones a estas dos medidas y aprender cuál es la relación entre dos colonias de lobos marinos y la capacidad de carga de su medio ambiente.

La colonia Cantiles mostró signos de densodependencia en la condición corporal y tasa de consumo de alimento. La condición corporal se relacionó negativamente con la producción de crías, sugiriendo que la cantidad de energía disponible para cada hembra adulta fue mayor cuando la natalidad fue menor. Este tipo de relación ha sido descrita para varios mamíferos (Robinson y Redford 1986; Leberg y Smith 1993; Gaillard *et al.* 1997), incluyendo el lobo fino del norte (Fowler 1990), y se interpreta como una medida de la competencia intraespecífica por los recursos, generalmente el alimento. Se esperaba que la curva de la tasa de consumo de alimento precediera en un año a la de producción de crías, como se ha demostrado para el lobo fino de la Antártida (Lunn *et al.* 1994). Esta expectativa se basa en la idea de que en años de disponibilidad normal o buena de alimento, la mayoría de las hembras adultas estarían en buen estado nutricional, implantarían sus embriones en mayor proporción y las tasas de aborto serían menores (Boyd 1984). Tales condiciones resultarían en un número alto de nacimientos la siguiente temporada reproductiva. La ausencia de este efecto en las series de tiempo analizadas pudo deberse a que las estimaciones de consumo son afectadas principalmente por la abundancia de machos subadultos. Los animales de esta clase de edad y sexo son altamente móviles (García-Rodríguez 1999) y son menos abundantes en la temporada reproductiva, cuando se hicieron las estimaciones de producción de crías y tasas de consumo de alimento. La relación entre la abundancia de alimento y la tasa de consumo de alimento debería ser más evidente cuando los machos subadultos son más abundantes en las colonias, *i.e.* durante el invierno (Auriolles-Gamboa 1988). Un monitoreo del número de machos subadultos en invierno, junto con estimaciones de producción de crías en el verano, podría probar esta hipótesis en el futuro.

En la mayoría de mamíferos grandes, las poblaciones parecen mostrar cambios densodependientes cuando se encuentran cerca de su capacidad de carga (Fowler 1981). Según este criterio, los resultados obtenidos muestran que este es el caso en la colonia de Cantiles. Consistente con esta idea, Auriolles-Gamboa (1999) encontró que las capturas comerciales de sardina, alimento importante de los animales en Cantiles, se relacionaron positivamente con la producción de crías durante el mismo período de tiempo analizado en este trabajo. Los cambios en la temperatura superficial del mar pudieron haber afectado indirectamente la disponibilidad de este recurso, como sugiere su relación con el consumo y producción de crías. La anchoveta, presa importante del lobo marino en esta colonia durante el invierno, prefiere desovar en aguas de 15-17°C en el Golfo de California (Green-Ruiz e Hinojosa-Corona 1997).

En contraste con esta colonia, Los Islotes no mostró evidencias convincentes de densodependencia. Todas las variables indicaron un mejoramiento de las condiciones del

hábitat de principios de los ochenta a finales de los noventa, asociados a una elevación de la temperatura superficial del mar. El crecimiento de la población en este período de tiempo fue muy grande; la producción de crías aumentó en más del 100% y los sitios de reproducción pasaron de estar concentrados en la zona este, a ubicarse en la mayor parte de la isla (Aurioles-Gamboa *et al.* 1995). La tendencia negativa en la condición corporal de las crías y la tasa de consumo de alimento de 1996 a 1998 es intrigante, porque no estuvo asociada a ningún cambio importante en la producción de crías.

A diferencia de Cantiles, el mejoramiento de las condiciones ambientales en Los Islotes estuvo asociado a una elevación de la temperatura superficial del mar. Las presas comúnmente consumidas por los lobos marinos en Los Islotes y Cantiles son muy diferentes; mientras en Cantiles el pez sapo (*Porichthys sp.*), pez sable (*Trichiurus lepturus*) y sardina (*Sardinops caeruleus*) son las presas principales (García-Rodríguez 1999), en Los Islotes predominan *Aulopus bajacali*, *Pronotogrammus eos* y el pez sapo (*Porichthys notatus*) (Aurioles *et al.* 1984; García-Rodríguez 1995). La manera en que la temperatura superficial del mar afecta a las poblaciones de estas especies puede ser diferente porque tienen hábitos distintos. Las especies consumidas en Cantiles son pelágicas, mientras que en Los Islotes habitan el fondo marino y salen de sus madrigueras por la noche, cuando son accesibles a los lobos marinos. El conocimiento del efecto de variables ambientales sobre la reproducción, distribución y relaciones tróficas entre las presas es crucial para comprender los cambios que se observaron en Los Islotes vs. Cantiles. Como demostraron los resultados, la temperatura superficial del mar no puede usarse para inferir cambios en la abundancia de alimento para el lobo marino, ya que sólo es una de las variables físicas que influyen en la misma. Es necesario tener una medida directa de la distribución y abundancia de las presas para explicar los cambios observados en ambas poblaciones. Akçakaya (1992) demostró que las fluctuaciones cíclicas que se observan en varios mamíferos pueden ser explicadas principalmente por interacciones depredador-presa y herbívoro-planta. Tales interacciones deben tener efectos considerables sobre el balance energético de los depredadores tope.

# 5 CONCLUSIONES

1. La variación interanual del tamaño de las crías capturadas fue una función de la edad de las mismas. Hubo evidencias de que el período de máxima frecuencia de nacimientos se retrasó en 1998 respecto a los dos años previos. El tamaño de las crías fue comparable al reportado en las colonias del Océano Pacífico para animales de edad similar.
2. El grosor de la capa de grasa subcutánea de las crías fue mayor que el reportado en lobos finos de edad similar. La piel y grasa subcutánea representaron aproximadamente el 25% del peso total de las crías. La distribución de grasa siguió el perfil externo de los animales; la capa de grasa fue más gruesa en la mitad del cuerpo. El lugar de mayor variación fue aquel encima del esternón, donde tradicionalmente se mide esta variable. Por lo tanto, este es el lugar más apropiado para medir cambios en las reservas de grasa subcutánea.
3. Las crías macho fueron 20% más pesadas y 7% más grandes en sus medidas lineales que las crías hembra. No se encontraron diferencias sexuales en la tasa de crecimiento a lo largo de cuatro años en Los Islotes, Bahía de La Paz; las crías crecieron  $0.150 \text{ kg} \cdot \text{día}^{-1}$  y  $0.20\text{-}0.30 \text{ cm} \cdot \text{día}^{-1}$  en sus medidas lineales. Adicionalmente, los machos fueron en promedio 3% más densos que las hembras, particularmente a edades mayores. Parte de esta diferencia fue el resultado de un mayor contenido de grasa subcutánea, en relación al tamaño, de las hembras.
4. La relación peso-largo estándar fue similar a la reportada en otros pinnípedos, pero varió con la edad de las crías. Estas variables se relacionaron isométricamente en animales jóvenes (recién nacidos) y alométricamente en crías más viejas.
5. El factor de condición de Fulton fue un índice adecuado para comparar el peso entre crías de distinto largo estándar, sólo en crías de edad similar y menor a dos meses. De otra manera, el uso del exponente derivado empíricamente (2.81) de la relación peso-largo estándar en el denominador sería más apropiado.
6. El factor de condición de Fulton, proporción perímetro axilar-largo estándar y residuos de relaciones morfométricas no predijeron adecuadamente el contenido relativo de grasa subcutánea. Por esta razón, es necesario evaluar la condición corporal a través un índice que estime el crecimiento muscular y esquelético relativo, y otro que estime las reservas de grasa subcutánea en relación al tamaño del animal. El factor de condición de Fulton parece ser útil para el primer propósito, bajo la perspectiva que el peso fue la variable más importante para distinguir variaciones geográficas en el tamaño de las crías. Los residuos de la regresión del volumen o grosor de grasa subcutánea sobre largo estándar fueron adecuados para el segundo propósito. Sin embargo, este último método debe usarse con

una medida más confiable que el grosor de los pliegues de piel y grasa subcutánea para estimar la primera variable en crías grandes (>2 meses de edad).

7. El contenido relativo de grasa subcutánea y la proporción perímetro axilar-largo estándar aumentaron a medida que las crías crecieron, lo que significa que aumentaron su capacidad termo-aislante. El factor de condición de Fulton, en contraste, varió considerablemente con el crecimiento, concomitante con cambios en la relación peso-largo estándar con la edad.
8. El tamaño y la condición corporal de las crías fueron altamente variables interanual e intercolonialmente en el Golfo de California. A pesar de esto, se encontraron consistencias notorias todos los años en la escala espacial. Las crías de Machos estuvieron entre las más grandes y de mejor condición corporal todos los años, mientras que las de Rasito, San Esteban y Roca Blanca fueron de las más pequeñas y con peores índices de condición. Las diferencias de tamaño fueron determinadas principalmente por el peso de las crías; las de condición corporal por el factor de condición de Fulton y el volumen o grosor de grasa subcutánea relativos. Factores como la abundancia, comportamiento y contenido energético de las presas en la vecindad de las colonias, la fisiografía del hábitat terrestre y la densidad de animales en las zonas de alimentación parecen afectar el balance energético de las hembras lactantes y consecuentemente el de sus crías.
9. El estudio de los cambios en la densidad, condición corporal y tasas estimadas de consumo de alimento dieron un panorama más completo de la "condición" de una colonia que al usar uno de estos aspectos independientemente. El análisis de las relaciones entre estos indicadores a lo largo de 19 años, sugirieron que la colonia de Cantiles, en el norte del Golfo de California, fluctuó cerca de su capacidad de carga porque la condición corporal y consumo de alimento fueron densodependientes. En Los Islotes, Bahía de La Paz, la capacidad de carga experimentó un incremento notable en los noventa en relación a principios de los ochenta. En contraste con Cantiles, la colonia no mostró densodependencia en estas variables, probablemente debido a los cambios en la capacidad de carga. Aunque la temperatura superficial del mar no fue un buen indicador de la abundancia de alimento, la comprensión de los efectos de las condiciones oceanográficas en conjunto sobre las presas del lobo marino ayudarán a comprender los cambios en la condición de las colonias.

## RECOMENDACIONES

1. Gran parte de este trabajo versó sobre métodos de estimación de condición corporal en crías a través de mediciones morfométricas. En pinnípedos de la familia Otariidae, en contraste a aquellos de la familia Phocidae, las crías crecen tanto en masa esquelética, muscular y visceral, como en depósitos de grasa subcutánea durante el cuidado materno. Los análisis realizados en este estudio con crías de lobo marino demostraron la importancia de definir la condición corporal en estos dos aspectos del crecimiento. Idealmente, las estimaciones de composición corporal y sus cambios con la edad, proveerían la información más precisa y detallada para hacer una evaluación completa de la condición corporal. A pesar de la evidencia de la utilidad del peso corporal como estimador de la composición corporal, recomiendo hacer un estudio en el cual se cuantifique esta relación en esta especie. Esto implica obtener estimaciones de composición corporal y análisis directos de composición sobre los cadáveres de los mismos animales.
2. Mientras tanto, el factor de condición de Fulton puede ser utilizado como un indicador global del crecimiento en peso de las crías. Este índice tiene la ventaja de ser fácil y rápidamente calculable en el campo, pero esto tiene un costo. Las variaciones de la pendiente de la relación peso-largo estándar, sobre la cual se basa este índice, con la edad promedio de las crías, garantizan un estudio más profundo de los cambios de esta relación con la edad. Tal estudio debería realizarse sobre crías marcadas y de edad conocida. De esta manera, se podría aclarar si los cambios que se observaron en la pendiente son cíclicos o no. Sin este conocimiento, es prudente utilizar el factor de condición de Fulton como indicador de abundancia local de alimento solo en crías de más de una semana y menores de 50 días de edad. De otra manera, es necesario utilizar la pendiente  $b$  estimada empíricamente como exponente de largo estándar (*peso/largo estándar<sup>b</sup>*), para eliminar el efecto del tamaño. Si esto no es posible, el valor 2.81 obtenido sobre la muestra combinada en este estudio podría utilizarse como una aproximación.
3. Recomiendo continuar con la obtención oportunística, u otra, de peso y grosor de grasa subcutánea en cadáveres de crías muertas recientemente, para llegar a definir un índice similar basado en esta última variable. Las mediciones de grosor de grasa subcutánea a través de pliegues de piel están sujetas a errores considerables de medición y, por lo tanto, es necesario obtener lecturas múltiples de la misma posición. No es adecuado utilizar esta técnica en crías mayores a tres meses de edad. Es necesario probar métodos más precisos para estimar el grosor de grasa subcutánea. Los residuos de la regresión entre grosor o volumen de grasa subcutánea, como se calculó en este estudio, sobre largo estándar son adecuados para ajustar esta variable por diferencias en tamaño.

## NOTAS

1. Los efectos de la colonia de nacimiento sobre el largo estándar (cm), peso (kg) y perímetro axilar (cm) de crías de Cantiles, Granito, Machos y Rasito de 1996 a 1998, fueron:

Efecto	Variable	Cuadrado medio del efecto	Cuadrado medio del error	$F_{3,206}$	$P$
colonia	largo estándar	202.55	18.81	10.77	<0.001*
	peso	78.62	4.12	19.083	<0.001*
	perímetro axilar	290.48	16.41	17.70	<0.001*
colonia - año	largo estándar	89.27	18.81	4.75	<0.001*
	peso	11.63	4.12	2.82	0.012*
	perímetro axilar	47.89	16.41	2.92	0.009*

\* Indica efecto significativo ( $P < 0.05$ ).

2. Pruebas  $U$  de Mann-Whitney para comparar las medidas de crías con cordón umbilical,  $n=28$  y sin él,  $n=456$ :  $U = 3\ 198.5$ ,  $P < 0.001$  (peso);  $U = 3\ 509.5$ ,  $P < 0.001$  (largo estándar);  $U = 3\ 962.5$ ,  $P = 0.002$  (grosor de grasa subcutánea sobre el esternón). Todas las diferencias fueron significativas.

3. Considerando todas las funciones que se obtuvieron del análisis de la muestra de 1996, la separación de colonias fue significativa: Wilks' Lambda=0.237,  $P < 0.001$ ,  $N=128$ . Sólo dos de estas funciones, sin embargo, contribuyeron significativamente a la discriminación de colonias ( $\chi^2=172.85$  y  $\chi^2=60.34$ ,  $P < 0.001$ , primera y segunda función, respectivamente). Ambas funciones explicaron, en conjunto, el 91% de la variancia total de la muestra.

4. Los coeficientes estándar de las variables en cada función discriminante en 1996 fueron:

Variable	Función 1	Función 2
Largo estándar	-0.87	0.38
Peso	2.53	-0.63
Perímetro 2	-1.12	0.046
Perímetro 3	-0.68	0.16
Perímetro 4	-0.40	0.81
Suma de grosores	0.44	0.43

5. Considerando todas las funciones que se obtuvieron del análisis con la submuestra de 1997, la separación de colonias fue significativa: Wilks' Lambda=0.267,  $P < 0.001$ ,  $N=164$ . Sólo tres funciones fueron significativas ( $\chi^2=205.07$ , 106.48 y 50.75,  $P < 0.001$ , primera, segunda y tercera función, respectivamente) y explicaron el 92% de toda la variación en la muestra.

6. Los coeficientes estándar de las variables en cada función discriminante en 1997 (sólo ocho de las once colonias) fueron:

Variable	Función 1	Función 2	Función 3
Largo estándar	-0.32	-1.87	-0.13
Peso	2.61	2.78	0.91
Perímetro 2	-0.6	-0.94	-0.07
Perímetro 3	-1.33	-0.32	1.13
Perímetro 4	-0.68	0.13	-0.44
Suma de grosores	-0.58	0.28	-1.17

7. Considerando todas las funciones que se obtuvieron del análisis con la muestra de 1997, la separación de colonias fue significativa: Wilks' Lambda=0.193,  $P < 0.001$ ,  $N=236$ ). En este caso, hubo cinco funciones discriminantes significativas, pero sólo tres ( $\chi^2=371.09$ , 237.79 y 154.80,  $P < 0.001$ , primera, segunda y tercera función, respectivamente) fueron consideradas. Las otras dos funciones no fueron consideradas porque no cambiaron la ubicación relativa o la interpretación del análisis. las tres funciones combinadas explicaron el 82% de la variancia total de la muestra.

8. Los coeficientes estándar de las variables en cada función discriminante en 1997 (las once colonias) fueron:

Variable	Función 1	Función 2	Función 3
Largo estándar	-0.48	-0.50	1.08
Peso	2.79	1.96	-1.77
Perímetro 1	-0.56	0.61	0.86
Perímetro 2	-0.30	-0.76	0.95
Perímetro 3	-0.87	-0.98	-0.11
Perímetro 4	-0.44	-0.70	-0.22
Perímetro 5	0.10	-0.86	-0.57
Suma de grosores	-1.17	0.84	-0.30

9. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación log peso (kg) - log largo estándar (cm) en los años de estudio, fue:

Año	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
1996	Efecto	1	0.003	1.81	0.18
	Error	173	0.002		
1997	Efecto	1	<0.001	0.12	0.73
	Error	268	0.001		

Año	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
1998	Efecto	1	<0.001	0.019	0.89
	Error	156	0.001		
Elevación					
1996	Efecto	1	0.011	6.19	0.014*
	Error	174	0.002		
1997	Efecto	1	<0.001	0.10	0.75
	Error	269	0.001		
1998	Efecto	1	0.006	4.46	0.036*
	Error	157	0.001		

\* Indica efecto significativo ( $P < 0.05$ ).

10. Los efectos del año (1996-1998) y el sexo (macho y hembra) sobre la relación log peso (kg) - log largo estándar (cm), fueron:

Efecto	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
Pendiente					
Año	Efecto	2	0.001	0.86	0.42
	Error	600	0.001		
Sexo	Efecto	1	0.001	0.53	0.45
	Error	601	0.001		
Año - sexo	Efecto	5	0.001	0.80	0.55
	Error	597	0.001		
Elevación					
Año	Efecto	2	0.03	20.26	<0.001*
	Error	602	0.001		
Sexo	Efecto	1	0.014	9.35	0.002*
	Error	602	0.001		
Año - sexo	Efecto	2	0.002	1.50	0.23
	Error	602	0.001		

\* Indica efecto significativo ( $P < 0.05$ ).

11. Comparación de las pendientes de las relaciones morfométricas de las variables: peso (kg) (*P*), largo estándar (cm) (*LS*), perímetro axilar (cm) (*PA*), grosor de grasa subcutánea sobre el esternón (mm) (*GV3*), volumen corporal (l) (*VC*) y volumen de grasa subcutánea (l) (*VG*). Las pendientes corresponden a las regresiones con ambos sexos combinados, excepto donde se indica.

Regresión	Año	Pendiente	Valor teórico de isometría	<i>t-Student</i> (dos colas)	<i>df</i>	<i>P</i>	
log <i>P</i> sobre log <i>LS</i>	1996	2.95	3.00	-0.45	176	0.65	
	1997	2.96	3.00	-0.50	271	0.62	
	1998	2.83	3.00	-1.70	159	0.091	
	1996-98	2.84	3.00	-3.20	608	0.001*	
<i>PA</i> sobre <i>LS</i>	1996	0.72	1.00	-7.00	149	<0.001*	
	1997	0.72	1.00	-9.33	270	<0.001*	
	1998	0.64	1.00	-9.00	159	<0.001*	
<i>GV3</i> sobre <i>LS</i>	1996	0.08	1.00	-46.00	153	<0.001*	
	1997	Machos	0.18	1.00	-41.00	134	<0.001*
		Hembras	0.24	1.00	-38.00	142	<0.001*
	1998	0.16	1.00	-42.00	160	<0.001*	
log <i>VC<sup>1</sup></i> sobre log <i>LS</i>	1996-97	3.22	3.00	3.14	428	0.002*	
log <i>VC<sup>2</sup></i> sobre log <i>LS</i>	1996-97	3.20	3.00	2.22	275	0.027*	
log <i>VG<sup>1</sup></i> sobre log <i>LS</i>	1996-97	3.69	3.00	6.27	428	<0.001*	
log <i>VG<sup>2</sup></i> sobre log <i>LS</i>	1996-97	3.74	3.00	4.93	274	<0.001*	
<i>P</i> sobre <i>VC<sup>1</sup></i>	1996	1.01	1.00	0.25	154	0.80	
<i>P</i> sobre <i>VC<sup>1</sup></i>	1997	1.12	1.00	6.00	273	<0.001	
<i>P</i> sobre <i>VC<sup>2</sup></i>	1997	1.03	1.00	1.50	273	0.13	

\* Indica una diferencia significativa ( $P < 0.05$ ). <sup>1,2</sup> corresponden a los modelos geométricos de cuatro y seis partes, respectivamente.

12. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación perímetro axilar (cm) - largo estándar (cm) en los años de estudio, fue:

Año	Fuente de variabilidad	<i>df</i>	Cuadrado medio	<i>F</i>	<i>P</i>
			Pendiente		
1996	Efecto	1	0.468	0.07	0.79
	Error	146	6.66		
1997	Efecto	1	1.60	0.31	0.58
	Error	267	5.12		
1998	Efecto	1	10.21	1.84	0.18
	Error	156	5.57		

Año	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
Elevación					
1996	Efecto	1	5.60	0.85	0.36
	Error	147	6.61		
1997	Efecto	1	0.60	0.12	0.73
	Error	268	5.11		
1998	Efecto	1	1.46	0.26	0.61
	Error	157	5.60		

13. Los efectos del año (1996-1998) y el sexo (macho y hembra) sobre la relación perímetro axilar (cm) - largo estándar (cm), fueron:

Efecto	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
Pendiente					
Año	Efecto	2	8.32	1.48	0.23
	Error	572	5.63		
Sexo	Efecto	1	8.60	1.53	0.22
	Error	573	5.63		
Año - sexo	Efecto	5	5.79	1.027	0.4
	Error	569	5.64		
Elevación					
Año	Efecto	2	486.56	86.32	<0.001*
	Error	574	5.64		
Sexo	Efecto	1	3.24	0.58	0.45
	Error	574	5.64		
Año - sexo	Efecto	2	2.47	0.44	0.65
	Error	574	5.64		

\* Indica efecto significativo ( $P < 0.05$ ).

14. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación grosor de grasa sobre el esternón (mm) - largo estándar (cm) en los años de estudio, fue:

Año	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
Pendiente					
1996	Efecto	1	0.83	0.69	0.41
	Error	150	1.20		

Año	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
1997	Efecto	1	5.11	4.13	0.043*
	Error	272	1.24		
1998	Efecto	1	3.066	2.63	0.11
	Error	157	1.17		
Elevación					
1996	Efecto	1	0.028	0.023	0.88
	Error	151	1.20		
1997	Efecto	1	24.31	19.39	<0.001*
	Error	273	1.25		
1998	Efecto	1	0.75	0.64	0.43
	Error	158	1.18		

\* Indica efecto significativo ( $P < 0.05$ ).

15. Los efectos del año (1996-1998) y el sexo (macho y hembra) sobre la relación grosor de grasa sobre el esternón (mm) - largo estándar (cm), fueron:

Efecto	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
Pendiente					
Año	Efecto	1	2.76	2.25	0.13
	Error	431	1.23		
Sexo	Efecto	1	0.20	0.16	0.69
	Error	431	1.23		
Año - sexo	Efecto	3	3.65	3.007	0.030*
	Error	429	1.21		
Elevación					
Año	Efecto	1	2.12	1.72	0.19
	Error	432	1.23		
Sexo	Efecto	1	14.42	11.73	0.001*
	Error	432	1.23		
Año - sexo	Efecto	1	3.790	3.082	0.08
	Error	432	1.23		

\* Indica efecto significativo ( $P < 0.05$ ).

16. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación log volumen corporal (modelo de cuatro partes) (l) - log largo estándar (cm) en los años de estudio, fue:

Año	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
Pendiente					
1996	Efecto	1	<0.001	0.016	0.90
	Error	150	0.003		
1997	Efecto	1	<0.001	0.027	0.87
	Error	271	0.002		
Elevación					
1996	Efecto	1	0.002	0.78	0.38
	Error	151	0.003		
1997	Efecto	1	<0.001	0.04	0.84
	Error	272	0.002		

17. Los efectos del año (1996-1997) y el sexo (macho y hembra) sobre la relación log volumen corporal (modelo de cuatro partes) (l) - log largo estándar (cm), fueron:

Efecto	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
Pendiente					
Año	Efecto	1	<0.001	0.044	0.83
	Error	423	0.002		
Sexo	Efecto	1	<0.001	0.036	0.85
	Error	423	0.002		
Año - sexo	Efecto	3	<0.001	0.029	0.99
	Error	421	0.002		
Elevación					
Año	Efecto	1	0.001	0.48	0.49
	Error	424	0.002		
Sexo	Efecto	1	0.002	0.70	0.40
	Error	424	0.002		
Año - sexo	Efecto	1	0.001	0.30	0.58
	Error	424	0.002		

18. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación log volumen corporal (por desplazamiento de agua) (l) - log largo estándar (cm) en 1997, fue:  $F_{1,270}=0.069, P>0.1$  (pendiente) y  $F_{1,271}=0.42, P>0.1$  (elevación).

19. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación log volumen corporal (modelo de seis partes) (l) - log

largo estándar (cm) en 1997, fue:  $F_{1,272}=0.046$ ,  $P>0.1$  (pendiente) y  $F_{1,273}=0.30$  (elevación).

20. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación log volumen de grasa subcutánea (modelo de cuatro partes) (I) - log largo estándar (cm) en los años de estudio, fue:

Año	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
Pendiente					
1996	Efecto	1	0.003	0.55	0.46
	Error	151	0.005		
1997	Efecto	1	<0.001	0.001	0.98
	Error	270	0.006		
Elevación					
1996	Efecto	1	<0.001	0.049	0.82
	Error	152	0.005		
1997	Efecto	1	0.009	1.54	0.22
	Error	271	0.006		

21. Los efectos del año (1996-1997) y el sexo (macho y hembra) sobre la relación log volumen de grasa subcutánea (modelo de cuatro partes) (I) - log largo estándar (cm), fueron:

Efecto	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
Pendiente					
Año	Efecto	1	0.003	0.51	0.48
	Error	423	0.006		
Sexo	Efecto	1	0.002	0.28	0.60
	Error	423	0.006		
Año - sexo	Efecto	3	0.002	0.35	0.79
	Error	421	0.006		
Elevación					
Año	Efecto	1	0.000	0.077	0.78
	Error	424	0.006		
Sexo	Efecto	1	0.005	0.92	0.34
	Error	424	0.006		
Año - sexo	Efecto	1	0.001	0.14	0.71
	Error	424	0.006		

22. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación log volumen de grasa subcutánea (modelo de seis partes) (I) - log largo estándar (cm) en 1997, fue:  $F_{1,271}=0.32$ ,  $P>0.1$  (pendiente) y  $F_{1,272}=2.14$ ,  $P=0.15$  (elevación).

23. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación peso (kg) - volumen corporal (modelo de cuatro partes) (l) en los años de estudio, fue:

Año	Fuente de variabilidad	df	Cuadrado medio	F	P
Pendiente					
1996	Efecto	1	1.80	1.48	0.23
	Error	151	1.21		
1997	Efecto	1	<0.001	0.001	0.98
	Error	270	0.26		
Elevación					
1996	Efecto	1	7.40	6.091	0.015*
	Error	152	1.22		
1997	Efecto	1	3.41	13.23	<0.001*
	Error	271	0.258		

\* Indica efecto significativo ( $P < 0.05$ ).

24. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación peso (kg) - volumen corporal (modelo de seis partes) (l) en 1997, fue:  $F_{1,270} = 0.20$ ,  $P > 0.1$  (pendiente) y  $F_{1,271} = 10.21$ ,  $P = 0.002$  (elevación).

25. Los efectos del año (1996-1997) y el sexo (macho y hembra) sobre la relación peso (kg) - volumen corporal (modelo de cuatro partes) (l), fueron:  $F_{1,423} = 6.99$ ,  $P = 0.009$  (año);  $F_{1,423} = 2.30$ ,  $P = 0.13$  (sexo) y  $F_{1,421} = 3.33$ ,  $P = 0.02$  (año - sexo).

26. El efecto del sexo (macho y hembra) sobre la relación peso (kg) - volumen corporal (por desplazamiento de agua) (l) en 1997, fue:  $F_{1,267} = 3.77$ ,  $P = 0.05$  (pendiente) y  $F_{1,268} = 8.32$ ,  $P = 0.004$  (elevación).

27. El efecto de la colonia de nacimiento sobre el factor de condición de Fulton (FCF) y los residuos de la regresión de volumen (l) o grosor de grasa subcutánea (mm) (sobre el esternón) sobre el largo estándar en cada año de estudio, fue:

Año	df del efecto	Cuadrado medio del efecto	df del error	Cuadrado medio del error	F	P
FCF						
1996	8	0.224	170	0.0443	5.047	<0.001*
1997	10	0.138	265	0.0353	3.91	<0.001*
1998	5	0.406	155	0.0344	11.81	<0.001*
ICG (volumen de grasa subcutánea)						
19961	7	0.093	147	0.0393	2.36	0.026*
19971	10	0.152	264	0.0174	8.74	<0.0001
19972	10	0.246	263	0.02	12.51	<0.0001

Año	<i>df</i> del efecto	Cuadrado medio del efecto	<i>df</i> del error	Cuadrado medio del error	<i>F</i>	<i>P</i>
ICG (grosor de grasa subcutánea)						
1996	7	2.210	147	1.246	1.77	0.097
1997	10	9.793	225	0.938	10.44	<0.0001
1998	5	3.672	155	1.09	3.37	0.0064*

<sup>1,2</sup> Índices basados en los modelos de cuatro y seis partes, respectivamente.

28. Los efectos del año ( $n=9, 19$ ; en 1997 y 1998, respectivamente) y el sexo ( $n=23, 5$ ; machos y hembras) sobre el crecimiento en largo estándar (cm), el perímetro axilar (cm) y el grosor de grasa subcutánea sobre el esternón (mm), fueron:

Variable	<i>U de Mann-Whitney</i>	<i>P</i>
Efecto del sexo (machos, hembras)		
Largo estándar	43	>0.1
Perímetro axilar	20.5	0.026*
Grosor de grasa subcutánea	51	>0.1
Efecto del año		
Largo estándar	81	>0.1
Perímetro axilar	78	>0.1
Grosor de grasa subcutánea	72	>0.1

\* Indica efecto significativo ( $P < 0.05$ ).

Los efectos del año ( $n=26, 7, 9, 19$ ; 1994 y 1996-98, respectivamente) y del sexo ( $n=44, 17$ ; machos y hembras) sobre el peso (kg), fueron: *H* de Kruskal-Wallis=0.25,  $P > 0.1$  (año); *U* de Mann-Whitney=284.5,  $P > 0.1$  (sexo).

## REFERENCIAS

- Akçakaya, H. R. 1992. Population cycles of mammals: evidence for a ratio-dependent predation hypothesis. *Ecological Monographs* 62: 119-142.
- American Society of Mammalogists. 1967. Standard Measurements of Seals. *Journal of Mammalogy* 48: 459-462.
- Andersen, M., A. M. Hjelset, I. Gjertz, C. Lydersen y B. Gulliksen. 1999. Growth, age at sexual maturity and condition in bearded seals (*Erignathus barbatus*) from Svalbard, Norway. *Polar Biology* 21: 179-185.
- Anderson, S. S. y J. Harwood. 1985. Time budgets and topography: how energy reserves and terrain determine the breeding behaviour of grey seals. *Animal Behaviour* 33: 1343-1348.
- Arnomb, T., M. A. Fedak, I. L. Boyd y B. J. McConnell. 1993. Variation in weaning mass of pups in relation to maternal mass, postweaning fast duration, and weaned pup behaviour in southern elephant seals (*Mirounga leonina*) at South Georgia. *Canadian Journal of Zoology* 71: 1772-1781.
- Arnould, J. P. Y. 1995. Indices of body condition and body composition in female Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Marine Mammal Science* 11: 301-313.
- Arnould, J. P. Y. y I. L. Boyd. 1996. The relationship between foraging behaviour and energy expenditure in Antarctic fur seals. *Journal of Zoology, London* 239: 769-782.
- Arnould, J. P. Y., I. L. Boyd y D. G. Socha. 1996a. Milk consumption and growth efficiency in Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*) pups. *Canadian Journal of Zoology* 74: 254-266.
- Arnould, J. P. Y., I. L. Boyd y J. R. Speakman. 1996b. Measuring the body composition of Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*): validation of hydrogen isotope dilution. *Physiological Zoology* 69: 93-116.
- Arntz, W., W. G. Pearcy y F. Trillmich. 1991. Biological consequences of the 1982-83 El Niño in the Eastern Pacific. Pag. 22-44 *en* F. Trillmich y K. A. Ono, eds. *Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress*. Springer-Verlag, Berlin.
- Ashley, E. P., G. B. McCullough y J. T. Robinson. 1998. Morphological responses of white-tailed deer to a severe population reduction. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1-5.
- Aurioles-Gamboa, D. 1988. Behavioral Ecology of California sea lions in the Gulf of California. Tesis de doctorado, University of California at Santa Cruz. 175 p.
- Aurioles-Gamboa, D. 1999. Fluctuaciones de la población de lobo marino y la pesquería de sardina en el Golfo de California. Trabajo presentado en la XXIV Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos, 18-22 Abril, Mazatlán, México.
- Aurioles, D. y F. Sinsal. 1988. Mortality of California sea lion pups at Los Islotes, Baja California Sur, México. *Journal of Mammalogy* 69: 180-183.
- Aurioles, D., F. Sinsal, 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. *Journal of Mammalogy* 64: 513-518.
- 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, Mexico. *Journal of Mammalogy* 65:519-521.
- Aurioles, D. y B. J. Le Boeuf. 1991. Effects of the El Niño 1982-83 on California sea lions in México. Pag. 112-118 *en* F. Trillmich y K. A. Ono, eds. *Pinnipeds and El Niño: Responses to Environmental Stress*. Springer-Verlag.
- Aurioles-Gamboa, D. y A. Zavala-González. 1994. Algunos factores que determinan la distribución y abundancia del lobo marino *Zalophus californianus*, en el Golfo de California. *Ciencias Marinas* 20: 535-553.
- Aurioles-Gamboa, D., C.J. Hernández-Camacho y D.J. Croll. 1995. Cambios en la sobrevivencia de cinco generaciones de lobo marino de California, Los Islotes, Baja California Sur, México. Trabajo presentado en la XX Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos, 18-22 Abril, La Paz, México.
- Aurioles-Gamboa, D., F.J. García-Rodríguez y M. Ramírez. 1997. Comparación de la biomasa y composición específica extraída por la población de lobo marino y por la pesquería artesanal en Bahía de La Paz B.C.S., México. Trabajo presentado en la XXII Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos, 18-22 Abril, La Paz, México.
- Badan-Dangon, A., C. J. Koblinsky y T. Baumgartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: observations of surface thermal patterns. *Oceanologica Acta* 8: 13-22.
- Baker, J. D. y C. W. Fowler. 1992. Pup weight and survival of northern fur seals *Callorhinus ursinus*. *Journal of Zoology* 227: 231-238.
- Baker, J. D., C. H. Fowler y G. A. Antonelis. 1994. Body weight and growth of juvenile male Northern Fur Seals, *Callorhinus ursinus*. *Marine Mammal Science* 10: 151-162.
- Bartholomew, G. A. y R. A. Boolootian. 1960. Numbers and population structure of the pinnipeds on the California Channel islands. *Journal of Mammalogy* 41: 366-375.
- Beck, G. G., T. G. Smith y M. O. Hammill. 1993. Evaluation of body condition in the Northwest Atlantic Harp seal (*Phoca groenlandica*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1372-1381.
- Boness, D. J. 1991. Determinants of mating systems in the otariidae (Pinnipedia). Pag. 1-44 *en* D. Renouf, ed. *The Behavior of Pinnipeds*. Chapman and Hall.
- Boness, D. J., O. T. Oftedal y K. A. Ono. 1991. The effect of El Niño on pup development in the California sea lion (*Zalophus californianus*): I. Early postnatal growth. Pag. 173-179 *en* F. Trillmich y K. A. Ono, editores, *Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress*. Springer-Verlag, Berlin.
- Bonnell, M.L., B.J. Le Boeuf, M.O. Pierson, D.H. Dettman, y G.D. Farrens. 1978. Pinnipeds of the southern California Bight. Pag. 1-535 *en* K.S. Norris, B.J. Le Boeuf y G.L. Hunt, Jr., editores, *Marine mammal and seabird surveys of the Southern California Bight area, 1975-*

1978. Bureau of Land Management, Dept. of Interior Contract AA550-CT7-37, Government Printing Office, Washington, D.C. Vol. III, Part I, 535 p.
- Bonner, W. N. 1981. Southern fur seals - *Arctocephalus*. Pag. 161-208 *en* S. H. Ridgway y R. J. Harrison, editores, Handbook of Marine Mammals. Academic Press.
- Bonner, W. N. 1984. Lactation strategies in pinnipeds: problems for a marine mammalian group. Symposium of the Zoological Society of London 51: 253-272.
- Bowen, W. D. 1991. Behavioural ecology of pinniped neonates. Pag. 66-127 *en* D. Renouf, editor, The Behavior of Pinnipeds. Chapman and Hall.
- Bowen, W. D., O. T. Oftedal, D. J. Boness y S. J. Iverson. 1994. The effect of maternal age and other factors on birth mass in the harbour seal. Canadian Journal of Zoology 72: 8-14.
- Boyd, I. L. 1984. The relationship between body condition and the timing of implantation in pregnant Grey seals (*Halichoerus grypus*). Journal of Zoology (London) 203: 113-123.
- Boyd, I. L. y T. S. McCann. 1989. Pre-natal investment in reproduction by female Antarctic fur seals. Behavioral Ecology and Sociobiology 24: 377-385.
- Boyd, I. L. 1991. Environmental and physiological factors controlling the reproductive cycles of pinnipeds. Canadian Journal of Zoology 69: 1135-1148.
- Boyd, I. L. 1996a. Temporal scales of foraging in a marine predator. Ecology 77: 426-434.
- Boyd, I. L. 1996b. Individual variation in the duration of pregnancy and birth date in Antarctic fur seals: the role of environment, age, and sex of fetus. Journal of Mammalogy 77: 124-133.
- Boyd, I. L. y C. D. Duck. 1991. Mass changes and metabolism in territorial male Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). Physiological Zoology 64: 375-392.
- Boyd, I. L., N. J. Lunn y T. Barton. 1991. Time budgets and foraging characteristics of lactating Antarctic fur seals. Journal of Animal Ecology 60: 577-592.
- Brandon, E. E. A., R. W. Davis, S. Kanatous, D. G. Calkins y T. R. Loughlin. 1996. Pup condition and growth rates in declining and stable populations of Steller sea lions in Alaska. Steller sea lion recovery investigations in Alaska 1992-1994, Wildlife Technical Bulletin. Alaska Department of Fish and Game, 62-68 p.
- Bykov, V.P. 1983. Marine fishes: chemical composition and processing properties. Amerind Publishing Co., New Delhi.
- Calkins, D. G., E. F. Becker y K. W. Pitcher. 1998. Reduced body size of female Steller sea lions from a declining population in the Gulf of Alaska. Marine Mammal Science 14: 232-244.
- Campbell, N. A. y W. R. Atchley. 1981. The geometry of canonical variate analysis. Systematic Zoology 30: 268-280.
- Cappozzo, H. L., C. Campagna y J. Monserrat. 1991. Sexual dimorphism in newborn southern sea lions. Marine Mammal Science 7: 395-394.

- Castellini, M. A. y G. L. Kooyman. 1990. Length, girth and mass relationships in Weddell seals (*Leptonychotes weddelli*). *Marine Mammal Science* 6: 75-77.
- Castellini, M. A. y D. G. Calkins. 1993. Mass estimates using body morphology in Steller sea lions. *Marine Mammal Science* 9: 48-54.
- Castellini, M. A., R. W. Davis, T. R. Loughlin y T. M. Williams. 1993. Blood chemistries and body condition of Steller sea lion pups at Marmot island, Alaska. *Marine Mammal Science* 9: 202-208.
- Caughley, G. 1977. *Analysis of Vertebrate Populations*. Wiley & Sons.
- Chabot, D. 1994. Relationship between mass and body length in Australian fur seals. *Marine Mammal Science* 10: 250-251.
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon y F. E. Guinness. 1989. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337: 260-262.
- Costa, D. P. y R. L. Gentry. 1986. Free-ranging energetics of Northern fur seals. Pag. 79-101 *en* R. L. Gentry y G. L. Kooyman, eds. *Fur Seals: Maternal strategies on land and at sea*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Costa, D. P., B. J. Le Boeuf, A. C. Huntley y C. L. Ortiz. 1986. The energetics of lactation in the Northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *Journal of Zoology*, London: 101-113.
- Costa, D. P., J. P. Croxall y C. D. Duck. 1989. Foraging energetics of Antarctic Fur Seals in relation to changes in prey availability. *Ecology* 70: 596-606.
- Costa, D. P. 1991. Reproductive and foraging energetics of pinnipeds: Implications for life history patterns. Pag. 300-344 *en* D. Renouf, ed. *The Behavior of Pinnipeds*. Chapman and Hall.
- Costa, D. P., G. A. Antonelis y R. L. DeLong. 1991. Effects of El Niño on the foraging energetics of the California sea lion. Pag. 156-165 *en* F. Trillmich y K. A. Ono, eds. *Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress*. Springer-Verlag, Berlin.
- Crawley, M. C. y G. J. Wilson. 1976. The natural history and behaviour of the New Zealand fur seal (*Arctocephalus forsteri*). *Tuatara* 22: 1-29.
- Croxall, J. P. y R. L. Gentry. 1987. Status, biology, and ecology of fur seals: Proceedings of an international workshop, Cambridge, England, 23-27 April 1984. NOAA Technical Report NMF'S 51. U.S. Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, 212 p.
- Davis, R. W., E. E. A. Brandon, T. C. Adams, T. M. Williams, M. A. Castellini, T. R. Loughlin y D. G. Calkins. 1996. Indices of reproductive effort, body condition and pup growth for Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska. Steller sea lion recovery investigations in Alaska 1992-1994, Wildlife Technical Bulletin. Alaska Department of Fish and Game, 53-61.
- DeLong, R. L. y G. A. Antonelis. 1991. Impact of the 1982-83 El Niño on the Northern fur seal population at San Miguel island, California. Pag. 84-93 *en* F. Trillmich y K. A. Ono, eds. *Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress*. Springer-Verlag, Berlin.

- DeLong, R. L., G. A. Antonelis, C. W. Oliver, B. S. Stewart, M. S. Lowry y P. K. Yochem. 1991. Effects of the 1982-83 El Niño on several population parameters and diet of California sea lions on the California channel islands. Pag. 166-172 *en* F. Trillmich y K. A. Ono, eds. Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress. Springer-Verlag, Berlin.
- Doidge, D. W., J. P. Croxall y C. Ricketts. 1984. Growth rates of Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* pups at South Georgia. *Journal of Zoology* 203: 87-93.
- Durán Lizarraga, M.E. 1998. Caracterización de los buceos de alimentación del lobo marino. *Zalophus californianus*, y su relación con las variables ambientales en la Bahía de La Paz. Baja California Sur. Tesis de Maestría, CICIMAR-IPN. 82 p.
- Eckert, R., D. Randall y G. Augustine. 1988. *Animal Physiology: Mechanisms and adaptations*. W.H. Freeman and Company, New York.
- Fairbanks, W. S. 1993. Birthdate, birthweight, and survival in Pronghorn fawns. *Journal of Mammalogy* 74: 129-135.
- Fedak, M. A., T. A. Arnomb, B. J. McConnell, C. Chambers, I. L. Boyd, J. Harwood y T. S. McCann. 1994. Expenditure, investment, and acquisition of energy in southern elephant seals. Pag. 354-373 *en* B. J. Le Boeuf y R. M. Laws, eds. *Elephant seals: population ecology, behavior, and physiology*. University of California Press.
- Fedak, M. A., T. Arnomb y I. L. Boyd. 1995. The relationship between the size of Southern elephant seal mothers, the growth of their pups, and the use of maternal energy, fat, and protein during lactation. *Physiological Zoology* 69: 887-951.
- Fowler, C. W. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. Pag. 401-441 *en* H. H. Genoways, ed. *Current Mammalogy*. Plenum Press.
- Fowler, C.W. 1990. Density dependence in northern fur seals (*Callorhinus ursinus*). *Marine Mammal Science* 6: 171-195.
- Francis, J. y D. Boness. 1998. A protracted foraging and attendance cycle in female Juan Fernández fur seals. *Marine Mammal Science* 14: 552-574.
- Frank, S. A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 21: 13-55.
- Frimodt, C. 1995. *Multilingual illustrated guide to the world's commercial coldwater fish*. Fishing New Books.
- Furness, R. W. 1982. Modelling relationships among fisheries, seabirds, and marine mammals. Pag. 117-126 *en* D. N. Nettleship, G. A. Sanger y P. F. Springer, eds. *Proceedings of the Pacific Seabird Group Symposium*. Canadian Wildlife Service Special Publication, Seattle, Washington, 6-8 Jan. 1982.
- Fry, D.H., Jr. 1939. A winter influx of sea lions from lower California. *California Fish and Game* 25: 245-250.
- 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.

Gales, N.J., and H.R. Burton. 1987. Ultrasonic measurement of blubber thickness of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (Linn.). *Australian Journal of Zoology* 35: 207-217.

Gales, R., D. Renouf y G. A. J. Worthy. 1994. Use of bioelectrical impedance analysis to assess body composition of seals. *Marine Mammal Science* 10: 1-12.

Gallo-Reynoso, J. P. y A. L. Figueroa-Carranza. 1996. Size and weight of Guadalupe fur seals. *Marine Mammal Science* 12: 318-321.

García-Aguilar, M.C. y D. Aurióles-Gamboa. 1997. Patrones de conducta en hembras reproductoras 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, 27 Abril-1 Mayo, Nuevo Vallarta, México.

García-Rodríguez, F.J. 1995. Ecología alimentaria del lobo marino de California, *Zalophus californianus californianus* en Los Islotes, B.C.S., México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S. 106 p.

García-Rodríguez, F.J. 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, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas - Instituto Politécnico Nacional. 72 p.

Gentry, R. L. 1998. Behavior and Ecology of the Northern fur seal. Princeton University Press.

Gentry, R. L., D. P. Costa, J. P. Croxall, J. H. M. David, R. W. Davis, G. L. Kooyman, P. Majluf, T. S. McCann y F. Trillmich. 1986. Synthesis and conclusions. Pag. 220-264 *en* R. L. Gentry y G. L. Kooyman, eds. *Fur Seals: Maternal strategies on land and at sea*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Green-Ruiz, Y. A. y A. Hinojosa-Corona. 1997. Study of the spawning area of the northern anchovy in the Gulf of California from 1990 to 1994, using satellite images of sea surface temperatures. *Journal of Plankton Research* 19: 957-968.

Hammill, M. O., M. C. S. Kingsley, G. G. Beck y T. G. Smith. 1995. Growth and condition in the Northwest Atlantic harp seal. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 478-488.

Hanks, J. 1981. Characterization of population condition. Pag. 47-73 *en* C. W. Fowler y T. D. Smith, eds. *Dynamics of Large Mammal Population*. John Wiley & Sons, New York, NY.

Heath, C.B. 1989. The behavioral ecology of the California sea lion, *Zalophus californianus*. Tesis de doctorado. University of California Santa Cruz. 255 p.

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. Pag. 138-145 *en* F. Trillmich y K. A. Ono, eds. *Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress*. Springer-Verlag, Berlin.

- Hernández-Camacho, C.J. En preparación. Tabla de vida y fecundidad tardía en el lobo marino de California, *Zalophus californianus*, en la lobera Los Islotes, Baja California Sur. Tesis de Maestría, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas - Instituto Politécnico Nacional.
- Higgins, L. V., D. P. Costa, A. C. Huntley y B. J. LeBoeuf. 1988. Behavioral and physiological measurements of maternal investment in the Steller sea lion, *Eumetopias jubatus*. *Marine Mammal Science* 4: 44-58.
- Horning, M. y F. Trillmich. 1997. Ontogeny of diving behaviour in the Galapagos fur seal. *Behaviour* 134: 1211-1257.
- Innes, S., R.E.A. Stewart, y D. Lavigne. 1981. Growth in the Northwest Atlantic harp seals (*Phoca groenlandica*). *Journal of Zoology, London* 194: 11-24.
- Iverson, S. J., W. D. Bowen, D. J. Boness y O. T. Oftedal. 1993. The effect of maternal size and milk energy output on pup growth in grey seals (*Halichoerus grypus*). *Physiological Zoology* 66: 61-88.
- Jet Propulsion Laboratory (JPL). 1998. NOAA/NASA AVHRR Oceans Pathfinder Sea Surface Temperature Data Set. Version 4.0, 80 p.
- King, J. E. 1983. *Seals of the world*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, NY.
- Kovacs, K. M. y D. M. Lavigne. 1986a. Growth of grey seal (*Halichoerus grypus*) neonates: differential maternal investment in the sexes. *Canadian Journal of Zoology* 64: 1937-1943.
- Kovacs, K. M. y D. M. Lavigne. 1986b. Maternal investment and neonatal growth in phocid seals. *Journal of Animal Ecology* 55: 1035-1051.
- Kovacs, K. M. y D. M. Lavigne. 1992. Maternal investment in otariid seals and walruses. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1953-1964.
- Krebs, C. J. y G. R. Singleton. 1993. Indices of condition for small mammals. *Australian Journal of Zoology* 41: 317-323.
- Kretzmann, M. B., D. P. Costa y B. J. LeBoeuf. 1993. Maternal energy investment in elephant seal pups: evidence for sexual equality? *The American Naturalist* 141: 466-480.
- Laws, R. M. 1978. Monitoring whale and seal populations. Pag. 115-139 *en* D. Nichols, ed. *Monitoring the Marine Environment*. Institute of Biology, London.
- Leberg, P. L. y M. H. Smith. 1993. Influence of density on growth of white-tailed deer. *Journal of Mammalogy* 74: 723-731.
- Le Boeuf, B. J., D. Aurióles, R. Condit, C. Fox, R. Gisiner, R. Romero y F. Sinsel. 1983. Size and distribution of the California sea lion population in Mexico. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 43: 77-85.
- Limberger, D., F. Trillmich, H. Biebach y R. D. Stevenson. 1986. Temperature regulation and microhabitat choice by free-ranging Galapagos fur seal pups (*Arctocephalus galapagoensis*). *Oecologia* 69: 53-59.
- Lin, Y.C., D.T. Matsuura y G.C. Whittow. 1972. Respiratory variation of heart rate in the California Sea Lion. *American Journal of Physiology* 222(2): 260-264.

- Litvaitis, J. A., A. G. Clark y J. H. Hunt. 1986. Prey selection and fat deposits of bobcats (*Felis rufus*) during autumn and winter in Maine. *Journal of Mammalogy* 67: 389-392.
- Lluch-Belda, D. 1969. El lobo marino de California *Zalophus californianus californianus* (Lesson, 1828) Allen, 1880. Observaciones sobre su ecología y explotación. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables.
- Lluch-Belda, D. 1970. Crecimiento y mortalidad del lobo marino de California. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 18: 167-189.
- Lockyer, C. 1986. Body Fat Condition in Northeast Atlantic Fin Whales, *Balaenoptera physalus*, and its Relationship with Reproduction and Food Resource. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 43: 142-147.
- Lockyer, C. H. 1987. Evaluation of the role of fat reserves in relation to the ecology of north Atlantic fin and sei whales. Pag. 183-204 *en* A. C. Huntley, D. P. Costa, G. A. J. Worthy y M. A. Castellini, eds. *Approaches to Marine Mammal Energetics*. Society for Marine Mammalogy, Lawrence, KS.
- Lockyer, C. H., L. C. McConnell y T. D. Waters. 1985. Body Condition in Terms of Anatomical and Biochemical Assessment of Body Fat in North Atlantic Fin and Sei Whales. *Canadian Journal of Zoology* 63: 2328-2338.
- Lunn, N. J. y I. L. Boyd. 1993a. Effects of maternal age and condition on parturition and the perinatal period of Antarctic fur seals. *Journal of Zoology (London)* 229: 55-67.
- Lunn, N. J. y I. L. Boyd. 1993b. Influence of maternal characteristics and environmental variation on reproduction in Antarctic fur seals. Pag. 115-129 *en* Boyd, I.L., editor, *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Biology*, London, Clarendon Press - Oxford.
- 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. *Journal of Mammalogy* 74: 908-919.
- 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. *Journal of Animal Ecology* 63: 827-840.
- Lunn, N. J. y J. P. Y. Arnould. 1997. Maternal investment in Antarctic fur seals: evidence for equality in the sexes? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 351-362.
- Mattlin, R. H. 1978. Pup mortality of the New Zealand fur seal (*Arctocephalus forsteri* Lesson). *New Zealand Journal of Ecology* 1: 138-144.
- McCann, T. S. 1987. Male fur sea tenure. Pag. 197-198 *en* J.P. Croxall y R.L. Gentry, eds. *Satatus, biology, and ecology of fur seals*. NOAA Tech. Rep. NMFS 51.
- McLaren, I. A. y T. G. Smith. 1985. Population ecology of seals: retrospective and prospective views. *Marine Mammal Science* 1: 54-83.
- McNab, B. N. 1980. Food habits, energetics, and the population biology of mammals. *The American Naturalist* 116: 106-124.

- Maluf, L. Y. 1983. The physical oceanography. Pag. 26-45 *en* T. J. Case y M. L. Cody, eds. Island biogeography in the sea of Cortéz. University of California Press.
- Markussen, N.H., A. Bjørge y N.A. Øritsland. 1989. Growth in harbour seals (*Phoca vitulina*) on the Norwegian coast. Journal of Zoology, London 219: 433-440.
- Merrick, R. L., R. Brown, D. G. Calkins y T. R. Loughlin. 1995. A comparison of Steller sea lion, *Eumetopias jubatus*, pup masses between rookeries with increasing and decreasing populations. Fishery Bulletin 93: 753-758.
- 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: 113-119.
- Morales-Vela, B. 1985. Aspectos del ciclo de vida del lobo marino *Zalophus californianus* en el islote El Rasito, Golfo de California, México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. 75 p.
- Morales-Vela, B. 1990. Parámetros reproductivos del lobo marino en la isla Ángel de la Guarda, Golfo de California, México. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. 110 p.
- 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: 109-123.
- Muelbert, M. C. y W. D. Bowen. 1993. Duration of lactation and postweaning changes in mass and body composition of harbour seal, *Phoca vitulina*, pups. Canadian Journal of Zoology 71: 1405-1414.
- Oftedal, O. T., S. J. Iverson y D. J. Boness. 1987. Milk and energy intakes of suckling California sea lion *Zalophus californianus* pups in relation to sex, growth, and predicted maintenance requirements. Physiological Zoology 60: 560-575.
- Ono, K. O. y D. J. Boness. 1996. Sexual dimorphism in sea lion pups: differential maternal investment, or sex-specific differences in energy allocation? Behavioral Ecology and Sociobiology 38: 31-41.
- Pemberton, D., R. Kirkwood, R. Gales y D. Renouf. 1993. Size and shape of male Australian fur seals, *Arctocephalus pusillus doriferus*. Marine Mammal Science 9: 99-103.
- Peters, R. H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge University Press.
- Peterson, R. S. y G. A. Bartholomew. 1967. The natural history and behavior of the California sea lion. The American Society of Mammalogists.
- Pitcher, K. W. 1986. Variation in blubber thickness of harbor seals in Southern Alaska. Journal of Wildlife Management 50: 463-466.
- Pond, C. 1978. Morphological aspects and the ecological and mechanical consequences of fat deposition in wild vertebrates. Annual Review of Ecology and Systematics 9: 519-570.
- Read, A. J. 1990. Estimation of body condition in harbour porpoises, *Phocoena phocoena*. Canadian Journal of Zoology 68: 1962-1966.
- Reilly, J. J. y M. A. Fedak. 1990. Measurement of the body composition of living gray seals by

- hydrogen isotope dilution. *Journal of Applied Physiology* 69: 885-891.
- Renouf, D., R. Gales y E. Noseworthy. 1993. Seasonal variation in energy intake and condition of harp seals: Is there a harp seal morph? *Problems for bioenergetic modelling. Journal of Zoology (London)* 230: 513-528.
- Ridgway, S. H. y R. J. Harrison (editores). 1981. *Handbook of Marine Mammals, Volume I: The walrus, fur seals, sea lions and sea otter* Academic Press.
- Robinson, J. G. y K. H. Redford. 1986. Body size, diet, and population density of neotropical forest mammals. *The American Naturalist* 128: 665-680.
- Roden, G. I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. Pag. 30-58 *en* T. H. van Andel y J. Shor, G.G., eds. *Marine Geology of the Gulf of California: A Symposium*. American Association of Petrological Geology.
- Roemmich, D. y J. McGowan. 1995. Climatic warming and the decline of zooplankton in the California current. *Science* 267: 1324-1326.
- Rosen, D. A. S. y D. Renouf. 1997. Seasonal changes in blubber distribution in Atlantic Harbor Seals: Indications of thermodynamic considerations. *Marine Mammal Science* 13: 229-240.
- Ryg, M., T. G. Smith y N. A. Oritsland. 1988. Thermal significance of the topographical distribution of blubber in Ringed seals (*Phoca hispida*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 985-992.
- Ryg, M., C. Lydersen y N. H. Markussen. 1990. Estimating the blubber content of phocid seals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1223-1227.
- Santamaría-del-Angel, E. y S. Alvarez-Borrego. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research* 99: 7411-7421.
- Santamaría-del-Angel, E., S. Alvarez-Borrego y F. E. Muller-Karger. 1994. The 1982-1984 El Niño in the Gulf of California as seen in coastal zone scanner imagery. *Journal of Geophysical Research* 99: 7423-7431.
- Sidwell, V.H., P.F. Foncannon, N.S. Moore y J.C. Bonnet. 1974. Composition of the edible portion of raw (fresh or frozen) crustaceans, finfish and mollusks. I. Protein, fat, moisture, ash, carbohydrate, energy value and cholesterol. *Marine Fisheries Review* 36: 21-35.
- Soto-Mardones, L., S. G. Marinone y A. Parés-Sierra. 1999. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el golfo de California. *Ciencias Marinas* 25: 1-30.
- Stephens, D. W. y J. R. Krebs. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Stewart, B. S. y R. L. DeLong. 1993. Seasonal dispersion and habitat use of foraging northern elephant seals. Pag. 179-194 *en* I.L Boyd, ed. *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Biology*, Clarendon Press - Oxford, London.
- Stirling, I. 1983. The evolution of mating systems in pinnipeds. Pag. 489-527 *en* J. F. Eisenberg y D. G. Kleiman, eds. *Advances in the study of mammalian behavior*. The

American Society of Mammalogists.

- Sweitzer, R. A. y J. Berger. 1993. Seasonal dynamics of mass and body condition in Great Basin porcupines (*Erethizon dorsatum*). *Journal of Mammalogy* 74: 198-203.
- Sydeman, W. J. y S. G. Allen. 1999. Pinniped population dynamics in central California: correlations with sea surface temperature and upwelling indices. *Marine Mammal Science* 15: 446-461.
- Tabachnick, B. G. y L. S. Fidell. 1996. Using multivariate statistics. HarperCollins College Publishers.
- Temte, J. L. 1993. Latitudinal variation in the birth timing of captive California sea lions and other captive North Pacific pinnipeds. *Fishery Bulletin* 91: 710-717.
- Temte, J. L. y J. Temte. 1993. Photoperiod defines the phenology of birth in captive California sea lions. *Marine Mammal Science* 9: 301-308.
- Thompson, S. D., K. A. Ono, O. T. Oftedal y D. J. Boness. 1987. Thermoregulation and resting metabolic rate of California sea lion (*Zalophus californianus*) pups. *Physiological Zoology* 60: 730-736.
- Thunnel, R., C. Pride, P. Ziveri, F. Muller-Karger, C. Sancetta y D. Murray. 1996. Plankton response to physical forcing in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research* 18: 2017-2026.
- Trillmich, F. 1986. Maternal investment and sex-allocation in the Galapagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 157-164.
- Trillmich, F. 1990. The behavioral ecology of maternal effort in fur seals and sea lions. *Behaviour* 114: 3-19.
- Trillmich, F. 1993. Influence of rare ecological events on pinniped social structure and population dynamics. Pag. 95-114 *en* I.L. Boyd, ed. *Marine Mammals: Advances in Behavioural and Population Biology*, Clarendon Press - Oxford, London.
- Trillmich, F., K. A. Ono, D. P. Costa, R. L. DeLong, S. D. Feldkamp, J. M. Francis, R. L. Gentry, C. B. Heath, B. J. LeBoeuf, P. Majluf y A. E. York. 1991. The effects of El Niño on pinniped populations in the Eastern Pacific. Pag. 247-270 *en* F. Trillmich y K. A. Ono, eds. *Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress*. Springer-Verlag, Berlin.
- Trillmich, F. y K. A. Ono. 1991. *Pinnipeds and El Niño: responses to environmental stress*. Springer-Verlag, Berlin. 293 p.
- Trites, A. W. 1991a. Does tagging affect the growth of Northern fur seal pups (*Callorhinus ursinus*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 2436-2442.
- Trites, A. W. 1991b. Fetal growth of northern fur seals: life history strategy and sources of variation. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2608-2617.
- Trites, A.W. 1993. Biased estimates of fur seal pup mass: origins and implications. *Journal of Zoology (London)* 229: 515-525.
- Trites, A. W. y G. A. Antonelis. 1994. The influence of climatic seasonality on the life cycle of

- the Pribilof Northern fur seal. *Marine Mammal Science* 10: 311-324.
- Trivers, R.L. y D.E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- Vaz-Ferreira, R. 1981. South American sea lion - *Otaria flavescens*. Pag. 39-65 *en* S. H. Ridgway y R. J. Harrison, eds. *Handbook of Marine Mammals*. Academic Press.
- Watt, B.K. y A.L. Merrill. 1963. Composition of foods: raw, processed, prepared. *Agricultural handbook*, vol. 8. Agric. Res. Serv. U.S. Dep. Agric. U.S. Gov. Print off, Washington, D.C.
- Worthy, G. A. J. 1987. Ecological energetics of harp and gray seals: Implications from a simulation model. Pag. 227-246 *en* A. C. Huntley, D. P. Costa, G. A. J. Worthy y M. A. Castellini, eds. *Approaches to Marine Mammal Energetics*. Society for Marine Mammalogy, Lawrence, KS.
- York, A. E. 1991. Sea surface temperatures and their relationship to the survival of juvenile male Northern fur seals from the Pribilof islands. Pag. 94-108 *en* F. Trillmich y K. A. Ono, eds. *Pinnipeds and El Niño: Responses to environmental stress*. Springer-Verlag, Berlin.
- Young, R. A. 1976. Fat energy and mammalian survival. *American Zoologist* 16: 699-710.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc., Upper Saddle River, New Jersey.