

Cuidado materno en el lobo marino de California de Los Islotes, Golfo de California, México

Maternal care in the California sea lion at Los Islotes, Gulf of California, Mexico

María Concepción García-Aguilar*

David Auriolles-Gamboa

Laboratorio de Ecología de Mamíferos Marinos

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional CICIMAR-IPN

Av. IPN s/n

Colonia Playa Palo de Santa Rita

Apartado postal 592

La Paz, CP 23096, Baja California Sur, México

*E-mail: mcgarcia@ipn.mx

Recibido en abril de 2002; aceptado en julio de 2003

Resumen

Se analizaron algunos componentes conductuales del cuidado materno en el lobo marino de California en una colonia pequeña del sur del Golfo de California, comparándolos entre un año de condiciones ambientales normales (1996) y uno con condiciones afectadas por El Niño (1998). Los componentes que se consideraron fueron frecuencia, duración, intensidad y tasa del amamantamiento, y frecuencia y duración de los viajes de alimentación. Los parámetros de la intensidad de la inversión materna que se emplearon fueron peso, densidad y tasa de crecimiento de las crías. En ningún año se encontraron diferencias significativas entre el peso de las crías machos y hembras, en la tasa de crecimiento ni en la densidad corporal; al comparar estos parámetros entre años tampoco hubo diferencias. La tasa diaria de amamantamiento y la intensidad disminuyeron en 1996 conforme las crías crecían, pero en 1998 la tasa de amamantamiento se mantuvo constante y la intensidad se incrementó. Los resultados indican que la diferencia en 1998 posiblemente sea una estrategia alternativa de crianza cuando las condiciones ambientales se encuentran empobrecidas. La duración de los viajes de alimentación fue significativamente mayor en 1998 que en 1996 (2.05 ± 0.87 d y 1.3 ± 0.60 d, respectivamente); para 1996 se estimó la duración del ciclo (tiempo en viaje de alimentación + periodo de atención en tierra) en 2.07 ± 1.5 d. Dos variables se relacionaron con la tasa de crecimiento de las crías: la intensidad del amamantamiento y la frecuencia de los viajes de alimentación.

Palabras clave: cuidado materno, lobo marino de California, Golfo de California.

Abstract

Behavioural components of maternal assistance in the California sea lion at a small colony in the southern part of the Gulf of California were analyzed and compared between one year with normal environmental conditions (1996) and one influenced by El Niño (1998). The components considered were the frequency, duration, intensity and rate of lactation, and the frequency and duration of the feeding trips. The parameters employed to measure the intensity of the maternal investment were the weight, density and growth rate of the pups. No significant differences were found in both years between the weight of female and male pups, growth rate and body density; when comparing these parameters between the years, no significant differences were found either. In 1996, the daily lactation rate and the intensity decreased while the pups grew, but in 1998 the lactation rate remained constant and the intensity increased. The results indicate that the difference found in 1998 is probably due to the use of an alternative breeding strategy when the environmental conditions are poor. The duration of the feeding trips was significantly greater in 1998 than in 1996 (2.05 ± 0.87 d and 1.3 ± 0.60 d, respectively). For 1996, the estimation of the cycle duration (time of feeding trip + time of assistance in rookery) was 2.07 ± 1.5 d. Two variables were associated with the growth rate of the pups: intensity of lactation and frequency of the feeding trips.

Key words: maternal care, California sea lion, Gulf of California.

Introducción

En muchas especies de mamíferos el sistema de apareamiento es la poliginia, y la supervivencia de las crías depende exclusivamente de sus madres ya que el cuidado parental de los machos es escaso o nulo, por lo que las hembras deben buscar

Introduction

The mating system of many mammal species is polygyny and pups depend exclusively on their mothers for survival; males provide little or no parental care and the females must therefore develop strategies that will enable them to satisfy

estrategias que les permitan satisfacer sus necesidades energéticas y las de sus crías (Krebs y Davies, 1981; Barash, 1982). La inversión materna en los pinnípedos está influenciada por factores como la disponibilidad de alimento, los patrones de asistencia materna, la duración de la crianza, y la edad y experiencia materna (Lunn *et al.*, 1993). En términos generales, en las focas la lactancia dura algunos días o semanas y las hembras permanecen sin alimentarse desde el parto hasta el destete; para los otáridos ésta es más prolongada (de meses o años) y las hembras alternan periodos de amamantamiento en tierra con viajes de alimentación al mar (King, 1983; Bonner, 1984; Trillmich, 1990). El periodo de crianza ha sido descrito a grandes rasgos para todas las especies de pinnípedos (Riedman, 1990); sin embargo, a pesar de que la asociación madre-cría determina el desarrollo de las crías, este periodo es conocido con precisión en tan sólo 14 de las 34 especies de pinnípedos (8 fócidos y 6 otáridos) (fuentes originales en Bowen, 1991; Boness y Bowen, 1996; Berta y Sumich, 1999).

El ciclo reproductivo del lobo marino de California (*Zalophus californianus*) es anual, las hembras paren en los meses de mayo y junio, y el destete ocurre aproximadamente 12 meses más tarde, posiblemente de manera gradual (Peterson y Bartholomew, 1967; Ono *et al.*, 1987; Bowen, 1991). En este periodo, las hembras alternan sus estancias en tierra con viajes de alimentación al mar (fig. 1). Los factores que se relacionan con el desarrollo de las crías son la producción de leche materna, el contenido energético de la leche, la energía neta aprovechada por las crías y su gasto energético (Costa, 1991, 1993). En estudios realizados en una colonia reproductiva ubicada en la Isla San Nicolás (California), la duración de los viajes de alimentación varió entre 1.7 y 3.2 días (Heath, 1989; Heath *et al.*, 1991) y la tasa de crecimiento para el primer bimestre de vida se reportó en 0.132 kg d^{-1} (Boness *et al.*, 1991).

Los objetivos de este trabajo fueron: (1) analizar las variables del cuidado materno del lobo marino (en términos de atención a la cría y viajes de alimentación) en una colonia localizada al sur del Golfo de California y su influencia en el desarrollo de las crías, y (2) analizar los cambios en el cuidado materno entre un año con condiciones ambientales normales y uno con condiciones ambientales adversas.

Materiales y métodos

La lobera Los Islotes se localiza en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México ($24^{\circ}35' \text{N}$; $110^{\circ}23' \text{W}$), y durante la temporada reproductiva reúne a alrededor de 400 individuos. Los lobos marinos se distribuyen en dos áreas: en la parte este se encuentran las zonas de reproducción, mientras que la parte oeste es una zona de solteros (sólo machos adultos y subadultos). El estudio se llevó a cabo en las temporadas reproductivas de 1996 y 1998. En 1996 se realizaron cuatro visitas a la lobera: del 15 al 24 de junio, del 4 al 12 de julio, del 28 de julio al 4 de agosto y del 16 al 23 de agosto. En cada una de estas visitas (etapas de muestreo) se trabajó continuamente entre las

their energy needs and those of their young (Krebs and Davies, 1981; Barash, 1982). Maternal investment in pinnipeds is influenced by factors such as food availability, maternal attendance patterns, duration of pup rearing, and maternal age and experience (Lunn *et al.*, 1993). In general, lactation in seals lasts a few days or weeks and females fast since giving birth until the pups are weaned; in otariids, the lactation period is longer (from months to years), and females alternate nursing periods on land with feeding trips at sea (King, 1983; Bonner, 1984; Trillmich, 1990). The breeding season has been roughly described for all species of pinnipeds (Riedman, 1990); however, even though the mother-pup association determines pup development, this period is precisely known for only 14 of the 34 species (8 phocids and 6 otariids) (original sources in Bowen, 1991; Boness and Bowen, 1996; Berta and Sumich, 1999).

The reproductive cycle of the California sea lion, *Zalophus californianus*, is annual; females give birth in May and June, and weaning occurs approximately 12 months later, probably in a gradual manner (Peterson and Bartholomew, 1967; Ono *et al.*, 1987; Bowen, 1991). During this period, females alternate their time on land with feeding trips at sea (fig. 1). The factors associated with pup development are the production of maternal milk, the energetic content of the milk, the net energy intake of the pups and energy expenditure (Costa, 1991, 1993). In studies on a breeding colony on San Nicolás Island (California), the length of the feeding trips ranged from 1.7 to 3.2 d (Heath, 1989; Heath *et al.*, 1991), and the growth rate reported for the first two months of life was 0.132 kg d^{-1} (Boness *et al.*, 1991).

The objectives of this study were: (1) to analyze the variables of maternal care of the California sea lion (in terms of pup attendance and feeding trips) at a colony located in the southern Gulf of California and their influence on pup development, and (2) to compare the changes in maternal care during one year with normal environmental conditions and another with adverse environmental conditions.

Materials and methods

The rookery at Los Islotes is located in La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico ($24^{\circ}35' \text{N}$; $110^{\circ}23' \text{W}$), and around 400 individuals gather there during the breeding season. The sea lions are distributed in two areas: the breeding zones are found in the eastern part, whereas single adult and subadult males gather in the western part. This study was conducted during the breeding seasons of 1996 and 1998. In 1996, four visits were made to the rookery: from 15 to 24 June, from 4 to 12 July, from 28 July to 4 August, and from 16 to 23 August. During each of these sampling periods, we worked continuously from 06:00 to 20:00 h, and observations were made at night for 30-min periods at 21:00, 00:00, 03:00 and 05:00 h. In 1998, the rookery was visited three times: from 17 to 20 June, 25 to 29 July, and 20 to 25 August. Uninterrupted observations were made between 07:00 and 18:00 h.

06:00 y 20:00 h, y durante la noche se realizaron periodos de observación de 30 min cada uno a las 21:00, 00:00, 03:00 y 05:00 h. En 1998 se visitó la lobera en tres ocasiones: del 17 al 20 de junio, del 25 al 29 de julio y del 20 al 25 de agosto. Las observaciones se realizaron de manera continua entre las 07:00 y 18:00 h.

Crecimiento y condición de las crías

En 1996 se capturaron 15 crías (13.6% del total de crías producidas en la colonia durante ese año) y se les marcó rasurando una parte de la superficie dorsal del cuerpo. Las crías fueron recapturadas en las otras tres visitas. Se les tomaron las medidas de longitud estándar (L) y perímetro axilar (P) con cintas métricas flexibles (Luque-Flores y Auriolles-Gamboa, 2001), se les determinó el sexo y peso colocándolas en una red y utilizando una pesola de 20 kg (error de precisión ± 0.5 kg). Con las medidas de L y P se obtuvo el índice de volumen ($L \times P^2$) y se estimó la densidad (g/cm^3) dividiendo el peso conocido (g) entre el volumen corporal estimado (cm^3) (Castellini y Kooyman, 1990; Castellini y Calkins, 1993). Estas estimaciones se realizaron por separado para hembras y machos en cada captura. La tasa de crecimiento diaria (kg d^{-1}) de las crías se calculó dividiendo la ganancia de peso entre el número de días transcurridos desde la captura anterior. En 1998 se capturaron y recapturaron 19 crías (15.8% del total de crías producidas ese año) y se estimó la tasa de crecimiento. Se aplicaron pruebas *t* de Student para evaluar las diferencias en la tasa de crecimiento entre sexos y años. La edad aproximada de las crías se estimó considerando el 8 de junio como la fecha media de nacimientos (García-Aguilar y Auriolles-Gamboa, 2003).

Comportamiento de atención y alimentación

Se registraron los eventos de amamantamiento y viajes de alimentación de hembras adultas. En 1996 se registró el comportamiento de amamantamiento de las 15 parejas madre-cría y en 1998 de las 19 parejas. Los eventos de amamantamiento en ambos años se registraron utilizando muestreos focales y registro de eventos (Altmann, 1974). Un evento de amamantamiento se consideró como el tiempo transcurrido desde que la cría unía el hocico al pezón de la madre hasta que se retiraba. Se calculó duración, frecuencia (número de eventos/tiempo de observación), proporción de tiempo (tiempo destinado a amamantar/tiempo de observación) e intensidad (frecuencia $\times$ proporción entre número de hembras). La tasa diaria de amamantamiento se estimó como el número de eventos de cada hembra en un día por la duración media.

Los viajes de alimentación (fig. 1) en 1996 se registraron por muestreos focales de 4 hembras (madres de 4 de las crías capturadas) y datos de presencia y ausencia de otras 16 hembras identificadas por su marcaje entre 1980 y 1984 (Auriolles-Gamboa y Sinsal, 1988); 20 hembras representaron el 9.95% del total de hembras de la colonia en 1996. Para asegurar la



Figura 1. Hembras de lobo marino de California, de la lobera Los Islotes, Bahía de La Paz, Baja California Sur, partiendo en viaje de alimentación. Fotografía de D. Auriolles-Gamboa.

Figure 1. Female California sea lions from Los Islotes rookery, in La Paz Bay, Baja California Sur (Mexico), departing in a feeding trip. Photo by D. Auriolles-Gamboa.

Growth and condition of pups

In 1996, 15 pups were captured (representing 13.6% of the total number of pups produced in the colony that year); they were marked by shaving part of their body's dorsal surface and recaptured on the other three visits. Flexible tape measures were used to measure their standard length (L) and axillary perimeter (P) (Luque-Flores and Auriolles-Gamboa, 2001); their sex was determined and they were weighed by placing them in a net and using a 20-kg scale (precision error ± 0.5 kg). With the L and P measurements, the volume index was obtained ($L \times P^2$), and density (g/cm^3) was estimated as known weight (g) divided by estimated body volume (cm^3) (Castellini and Kooyman, 1990; Castellini and Calkins, 1993). These estimates were made separately for males and females in each catch. The daily growth rate (kg d^{-1}) of the pups was calculated by dividing weight gain by the number of days elapsed since the previous capture. In 1998, 19 pups were caught and recaptured (15.8% of the pups produced in that year) and the growth rate was estimated. Student's *t*-test was applied to determine the differences in growth rates between sexes and years. The approximate age of the pups was estimated by considering 8 June the mean date of birth (García-Aguilar and Auriolles-Gamboa, 2003).

Attendance and feeding behaviour

The foraging and attendance cycle of lactating females was recorded. The suckling behaviour was recorded for the 15 mother-pup pairs captured in 1996 and for the 19 pairs captured in 1998. In both years, suckling bouts were determined using a focal sampling scheme and recording the bouts

validez de los registros se ubicaba la localización de las crías y se realizaban búsquedas exhaustivas de las hembras en las zonas de reproducción. Se consideró que una hembra se encontraba en viaje de alimentación solamente cuando no se le observaba en las zonas reproductivas ni en los recorridos diarios realizados en una embarcación menor con motor fuera de borda alrededor de la lobera. Se estimó la duración, en días, de los viajes de alimentación, la frecuencia (número de viajes por hembra), la proporción de tiempo en viaje (sumatoria de la duración de los viajes entre el tiempo total de observación) y el tiempo de permanencia en la lobera entre viajes de alimentación (únicamente para 4 hembras). En 1998 se registraron los viajes de alimentación de 22 hembras marcadas a hierro (Aurioles-Gamboa y Sinsel, 1988), que representaron el 14.9% del total de hembras en la colonia. Durante este año únicamente se realizaron registros de presencia-ausencia de los que se obtuvo el número de viajes, su duración y frecuencia; sin embargo, no fue posible estimar el tiempo de permanencia entre viajes ya que no se realizó un muestreo intensivo como en 1996. Se realizaron análisis de varianza para evaluar si existían diferencias entre los diferentes parámetros a través de cada temporada de reproducción, y pruebas *t* de Student para comparar entre años. Las frecuencias y proporciones se analizaron por pruebas no paramétricas.

Resultados

Crecimiento y condición de las crías

De las 15 crías capturadas en 1996, 8 fueron hembras y 7 machos. El peso de los machos en la primer captura (cuando las crías tenían aproximadamente 10 días de nacidas) fue ligeramente superior al de las hembras (9.71 ± 1.44 kg vs. 9.00 ± 1.71 , respectivamente), sin ser significativo ($t = -0.87$, $n_1 = 8$, $n_2 = 7$, $P = 0.40$). La longitud de las crías machos también fue superior a la de las hembras (76.00 ± 6.68 cm vs. 73.25 ± 3.88 cm, respectivamente), sin que la diferencia fuera significativa ($t = -0.99$, $n_1 = 8$, $n_2 = 7$, $P = 0.34$). La tasa de crecimiento tampoco fue diferente entre los sexos (machos: 0.15 ± 0.06 kg d⁻¹; hembras: 0.17 ± 0.05 kg d⁻¹) ($t = 0.83$, $n_1 = 8$, $n_2 = 7$, $P = 0.41$), y no varió en los tres primeros meses de edad ($F_{3, 25} = 1.29$, $P = 0.30$). La ecuación de la relación masa-índice de volumen fue: masa = 4.98×10^{-5} (LP²) ($r = 0.952$, $P = 0.0001$) (fig. 2). No se encontraron diferencias en la densidad entre hembras y machos (1.98 ± 0.25 g/cm³ y 1.97 ± 0.22 g/cm³, respectivamente) ($t = -0.154$, $n_1 = 17$, $n_2 = 20$, $P = 0.878$), ni entre las etapas de muestreo para cada sexo ($F_{3, 13} = 0.223$, $P = 0.147$ para hembras y $F_{3, 16} = 0.739$, $P = 0.765$ para machos). En 1998, 17 crías fueron machos y solamente 2 fueron hembras, por lo que no fue posible hacer la comparación entre sexos para ese año. El peso cuando las crías tenían aproximadamente 10 días de nacidas fue de 9.33 ± 1.58 kg para 1996 y de 9.27 ± 1.42 kg para 1998. La tasa de crecimiento también fue superior en 1996 (0.16 ± 0.06 kg d⁻¹ vs. 0.15 ± 0.03 kg d⁻¹). Ni el peso ni la tasa de crecimiento fueron

(Altmann, 1974). A suckling bout was considered the time elapsed since the pup attached to the mother's teat until it withdrew. The duration, frequency (number of bouts/observation time), proportion of time (time destined to suckling/observation time) and intensity (frequency $\times$ proportion divided by the number of females) were calculated. The daily rate of lactation was estimated as the number of bouts of each female in one day times the mean duration.

In 1996, the feeding trips (fig. 1) were recorded by focal samplings of 4 females (mothers of 4 pups captured) and using presence and absence data of another 16 females identified by markings made between 1980 and 1984 (Aurioles-Gamboa and Sinsel, 1988); 20 females represented 9.95% of the total number of females at the colony in 1996. To ensure the validity of the recordings, the location of the pups was determined and an intensive search of the females was made in the breeding zones. A female was considered to be on a feeding trip only when she was not observed in the breeding zones or during the daily runs made around the rookery in a small, outboard-motor-driven boat. Estimates were made of the duration in days of the feeding trips, the frequency (number of trips per female), the proportion of time on the trip (sum of the duration of the trip/total observation time), and the time spent in the rookery between feeding trips (only for 4 females). In 1998, the feeding trips of 22 branded females (Aurioles-Gamboa and Sinsel, 1988) were recorded; they represented 14.9% of the total number of females in the colony. Only presence and absence data were taken during this year, from which the number, duration and frequency of the trips were obtained; however, it was not possible to estimate the time spent at the rookery between trips, since an intensive sampling as that conducted in 1996 was not made. Analyses of variance were made to determine whether there were differences between the different parameters in each breeding season, and Student's *t*-test was used to compare between years. The frequencies and proportions were analyzed with non-parametric tests.

Results

Growth and condition of pups

Of the 15 pups captured in 1996, 8 were females and 7 were males. The weight of the males in the first catch, when the pups were approximately 10 days old, was slightly higher than that of the females (9.71 ± 1.44 kg vs. 9.00 ± 1.71 kg, respectively), without being significant ($t = -0.87$, $n_1 = 8$, $n_2 = 7$, $P = 0.40$). The length of the male pups was also greater than that of the females (76.00 ± 6.68 cm vs. 73.25 ± 3.88 cm, respectively), but the difference was not significant ($t = -0.99$, $n_1 = 8$, $n_2 = 7$, $P = 0.34$). The growth rate was similar for both sexes (males: 0.15 ± 0.06 kg d⁻¹; females: 0.17 ± 0.05 kg d⁻¹) ($t = 0.83$, $n_1 = 8$, $n_2 = 7$, $P = 0.41$), and did not vary in the first three months of age ($F_{3, 25} = 1.29$, $P = 0.30$). The equation of the mass-volume index relation was mass = 4.98×10^{-5} (LP²) ($r = 0.952$, $P = 0.0001$) (fig. 2). Differences were not found

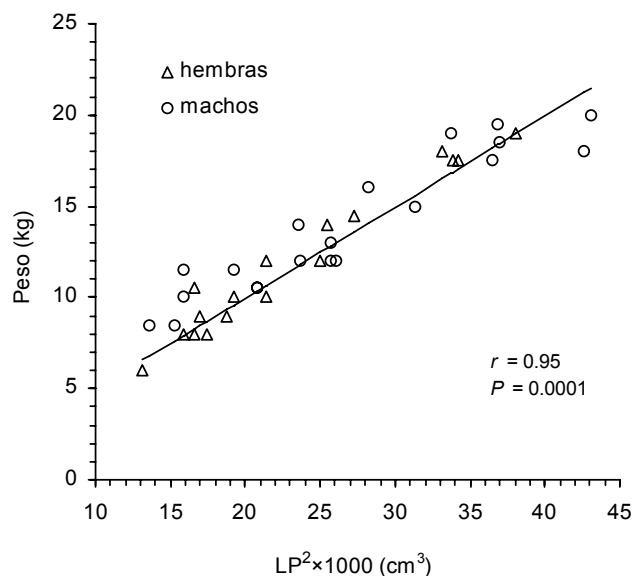


Figura 2. Relación masa-índice de volumen en crías de lobo marino de California, Los Islotes (1996).

Figure 2. Mass-volume index relation in California sea lion pups at Los Islotes (1996).

significativamente diferentes entre años ($t = 0.13$, $n_1 = 15$, $n_2 = 19$, $P = 0.90$ y $t = 0.65$, $n_1 = 15$, $n_2 = 19$, $P = 0.53$, respectivamente).

Comportamiento de atención y alimentación

Se registraron 144 eventos de amamantamiento en 1996 y 81 en 1998. La duración de los eventos de amamantamiento fue significativamente diferente entre 1996 y 1998 ($t = -12.07$, $n_1 = 143$, $n_2 = 81$, $P = 0.001$), siendo superior en 1996, y en ambos años se observó la tendencia de incrementar la duración de cada evento conforme transcurrió el tiempo (tabla 1). En 1996 el incremento en la duración no fue significativo ($F_{3,139} = 1.78$, $P = 0.52$), pero en 1998 sí lo fue ($F_{2,79} = 12.92$, $P = 0.03$). La tasa de amamantamiento promedio fue similar en ambos años, pero en 1996 la variación fue extremadamente elevada (coeficiente de variación de 0.79), a diferencia de 1998 cuando la variación fue mucho menor (coeficiente de variación 0.15) (tabla 1). La intensidad (eventos h^{-1}) fue 32% mayor en 1998 respecto a 1996 (0.57 vs. 0.18, respectivamente). El comportamiento de la intensidad presentó patrones diferentes en cada año: en 1996 los valores más altos de la intensidad ocurrieron entre el 15 y 24 de junio, y el 28 de julio y 4 de agosto; en 1998, la intensidad fue similar entre el 17 y 20 de junio y el 25 y 29 de julio, aumentando para el periodo del 20 al 25 de agosto.

En 1996 el periodo perinatal (el tiempo entre el parto y el primer viaje de alimentación) tuvo una duración de 4.31 ± 1.52 d ($n = 9$). Se registraron 111 viajes de alimentación con duración promedio de 1.33 ± 0.60 d sin que hubiera cambios a lo largo de la temporada ($F_{3,107} = 0.51$, $P = 0.68$) (tabla 1). Para comparar la duración de los viajes entre las hembras se agruparon los viajes de las 16 hembras marcadas en un solo

entre la densidad de machos y hembras (1.98 ± 0.25 g/cm³ and 1.97 ± 0.22 g/cm³, respectivamente) ($t = -0.154$, $n_1 = 17$, $n_2 = 20$, $P = 0.878$), or between the sampling stages of each sex ($F_{3,13} = 0.223$, $P = 0.147$ for females, and $F_{3,16} = 739$, $P = 0.765$ for males). In 1998, 17 of the pups captured were males and only 2 were females, so a comparison of the sexes was not possible for this year. The pups born in 1996 were slightly heavier than those of 1998; approximately 10-day-old pups weighed 9.33 ± 1.58 kg in 1996 and 9.27 ± 1.42 kg in 1998. The growth rate was also greater in 1996 (0.16 ± 0.06 kg d⁻¹ vs 0.15 ± 0.03 kg d⁻¹). Neither the weight nor the growth rate were significantly different between years ($t = 0.13$, $n_1 = 15$, $n_2 = 19$, $P = 0.90$; and $t = 0.65$, $n_1 = 15$, $n_2 = 19$, $P = 0.53$, respectively).

Attendance and feeding behaviour

A total of 144 suckling bouts were recorded in 1996 and 81 in 1998. The duration of the bouts was significantly different in 1996 and 1998 ($t = -12.07$, $n_1 = 143$, $n_2 = 81$, $P = 0.001$), and was greater in 1996; a tendency to increase the duration of each bout as time passed was observed in both years (table 1). In 1996 the increase in duration was not significant ($F_{3,139} = 1.78$, $P = 0.52$), but in 1998 it was ($F_{2,79} = 12.92$, $P = 0.03$). The mean rate of lactation was similar in both years, but in 1996 it was extremely high (coefficient of variation, 0.79), whereas in 1998 the variation was not so great (coefficient of variation, 0.15) (table 1). The intensity (bouts h^{-1}) was 32% greater in 1998 than in 1996 (0.57 vs 0.18, respectively). The intensity presented different patterns of behaviour in each year: in 1996 the highest intensity values occurred from 15 to 24 June and from 28 July to 4 August; in 1998, the intensity was similar in the periods of 17 to 20 June and 25 to 29 July, and increased in the period of 20 to 25 August.

In 1996, the perinatal period (the time between birth and the first feeding trip) had a duration of 4.31 ± 1.52 d ($n = 9$). A total of 111 feeding trips were recorded with an average duration of 1.33 ± 0.60 d, and there were no changes throughout the season ($F_{3,107} = 0.51$, $P = 0.68$) (table 1). To compare the duration of the trips between females, the trips of the 16 marked females were grouped together and the trips of the 4 females with known pups were considered individually; no differences were found ($F_{4,106} = 0.39$, $P = 0.81$). In 1998, 55 trips were recorded with an average duration of 2.05 ± 0.87 d, and there were no changes in their duration ($F_{2,52} = 0.0006$, $P > 0.05$) (table 1). The duration of the trips was different in 1996 and 1998 ($t = -6.22$, $n_1 = 111$, $n_2 = 55$, $P = 0.001$), and in both years the frequency with which the females left to feed increased as the season advanced, though there were no differences between the sampling years (table 1). The proportion of time spent on a feeding trip and the time spent on land between trips was only estimated for the 4 females with known pups recorded in 1996. The proportion of time spent on feeding trips increased constantly without being significant ($H = 2.80$, d.f. = 3, $P = 0.42$).

grupo y los viajes de las cuatro hembras de crías conocidas se consideraron individualmente, sin que se encontrara diferencia ($F_{4,106} = 0.39$, $P = 0.81$). En 1998 se registraron 55 viajes con una duración promedio de 2.05 ± 0.87 d y tampoco hubo cambios a trav ($F_{2,52} = 0.0006$, $P > 0.05$) (tabla 1). La duración de los viajes fue diferente entre 1996 y 1998 ($t = -6.22$, $n_1 = 111$, $n_2 = 55$, $P = 0.001$) y, en ambos años, la frecuencia con la que las hembras salieron a alimentarse se incrementó conforme avanzó la temporada, aunque no fue diferente entre los años de muestreo (tabla 1). La proporción de tiempo en viaje de alimentación y el tiempo de permanencia en tierra entre viajes se estimó únicamente para las cuatro hembras de crías conocidas registradas en 1996. La proporción en viaje de alimentación se incrementó permanentemente sin ser este incremento significativo ($H = 2.80$, g.l. = 3, $P = 0.42$). El promedio del tiempo de permanencia entre viajes fue de 1.22 ± 1.33 d y, aunque la proporción de tiempo en tierra fue disminuyendo, la diferencia tampoco fue significativa ($H = 2.58$, g.l. = 3, $P = 0.42$).

Usando los datos de 1996, se analizó la relación entre el tiempo de permanencia en tierra de cuatro hembras y la intensidad del amamantamiento sin que se encontrara correlación ($r = 0.306$, $n = 15$, $P = 0.267$). La tasa de crecimiento de las crías se correlacionó linealmente con dos variables: con la intensidad de amamantamiento la relación fue positiva y con la proporción de tiempo en viajes de alimentación la relación fue negativa (datos de 1996) (fig. 3a, b).

Discusión

El lobo marino de California es un otárido de lactancia prolongada (ca. 12 meses), por lo que las hembras alternan periodos de atención a sus crías en tierra con viajes de

The average time spent on land between trips was 1.22 ± 1.33 d, and even though the time on land decreased, the difference was not significant ($H = 2.58$, d.f. = 3, $P = 0.42$).

Using the 1996 data, the relation between time spent on land of the 4 females and the intensity of lactation was analyzed and no correlation was found ($r = 0.306$, $n = 15$, $P = 0.267$). The growth rate of the pups presented a linear correlation with two variables: with the intensity of lactation the relation was positive and with the proportion of time spent on feeding trips the relation was negative (fig. 3a, b).

Discussion

The California sea lion is an otariid with a long lactation period (ca. 12 months), so the females alternate their time on land caring for their young with feeding trips at sea (foraging-cycle strategy). Lactation represents high energetic expenditure in the reproduction of mammals (Gittleman and Thompson, 1988; Clutton-Brock, 1991), and in polygynous species where males do not provide any parental care (such as pinnipeds), females have to be able to apportion their resources between themselves and their pups to assure the survival of both (Arnould, 1997).

The weight of the pups, rate of growth (increase in mass) and body density are indicators of maternal investment. In 1996, the weight of the male pups was greater than that of the female pups in all the captures; however, the difference was never significant. These results suggest that maternal investment during the last months of gestation was not related to the sex of the pups. On the other hand, the growth rate and density of pups 1–3 months old did not differ in time or between sexes, indicating that the investment of females was similar regardless of the sex of their pups and that the production of maternal

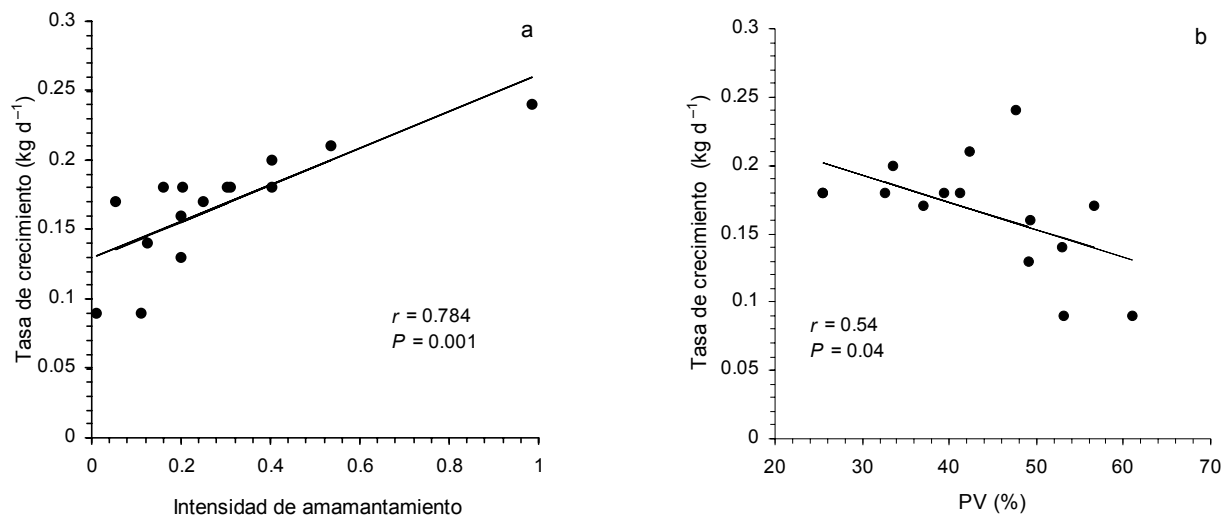


Figura 3. Relación de la tasa de crecimiento de crías de lobo marino de California con la intensidad de amamantamiento (a) y la proporción en viaje de alimentación (b).

Figure 3. Relation between the growth rate of California sea lion pups and the intensity of lactation (a) and the proportion of time spent on feeding trips (b).

Tabla 1. Comparación entre años (1996 y 1998) de los parámetros del cuidado materno en el lobo marino de California. Los números entre paréntesis representan la desviación estándar y el tamaño de la muestra ($\pm$ DE, n). Pruebas t -Student y Kruskal-Wallis a $P < 0.05$. * Edad aproximada de las crías en días.**Table 1.** Comparison between years (1996 and 1998) of the parameters of maternal care in the California sea lion (duration of suckling bouts and rate of lactation, and frequency and duration of feeding trips). The numbers in parentheses represent the standard deviation and the sample size ($\pm$ SD, n). Student's t -test and Kruskal-Wallis at $P < 0.05$. * Approximate age of pups in days.

Edad* (d)	Alimentación a la cría				Viajes de alimentación			
	Duración amamantamientos (min)		Tasa de amamantamiento (h d^{-1})		Frecuencia (viajes por hembra)		Duración (d)	
	1996	1998	dif.	1996	1998	dif.	1996	1998
8–16	16.18 (5.67, 87)	7.47 (3.54, 34)	**	0.84	0.47	**	1.00	1.34 (0.62, 17)
27–35	19.65 (4.74, 17)	---	---	0.17	---	---	1.82	1.24 (0.49, 29)
48–58	18.37 (6.91, 30)	11.33 (4.21, 21)	**	0.33	0.35	n.s.	2.29	1.43 (0.69, 17)
68–79	22.10 (5.92, 10)	12.19 (3.77, 26)	**	0.20	0.39	**	2.55	1.33 (0.58, 17)
Promedio	17.46 (6.08, 144)	9.99 (4.34, 81)	**	0.39 (0.31)	0.40 (0.06)	n.s.	1.33 (0.60, 111)	2.05 (0.87, 55)

** = significativa, n.s. = no significativa.

alimentación en el mar (estrategia del “ciclo alimentario”). La lactancia representa un alto gasto energético en la reproducción de los mamíferos (Gittleman y Thompson, 1988; Clutton-Brock, 1991) y, en especies poliginicas en las que el cuidado de los machos es inexistente (como en los pinnípedos), las hembras deben ser capaces de repartir adecuadamente los recursos entre ellas y sus crías para asegurar la supervivencia de ambos (Arnould, 1997).

El peso de las crías, la tasa de crecimiento (incremento en masa) y la densidad corporal son indicadores de la inversión materna. En 1996 el peso de las crías machos fue superior al de las hembras en todas las capturas; sin embargo, la diferencia nunca fue significativa. Estos resultados sugieren que la inversión materna durante los últimos meses de gestación no tuvo relación con el sexo de las crías. Por otra parte, la tasa de crecimiento y la densidad de crías de 1 a 3 meses no difirieron a través del tiempo ni entre sexos, lo que sugiere que las hembras realizaron inversión semejante, independientemente del sexo de sus crías, y que durante el primer trimestre de vida de las crías la producción de leche materna probablemente se mantuvo constante. Se han presentado resultados similares en ésta y otras especies de pinnípedos en la tasa de crecimiento (e.g., Kretzmann *et al.*, 1993; Davis *et al.*, 1996; Arnould, 1997; Oftedal *et al.*, 1997), el peso (e.g., Le Boeuf *et al.*, 1983; Boltenev *et al.*, 1998) y la densidad (e.g., Davis *et al.*, 1996). En 1998 tampoco se encontraron diferencias en la tasa de crecimiento y el peso entre capturas, y no hubo variación de lo encontrado en 1996, a diferencia de lo que otros autores han reportado para estudios similares realizados en condiciones ambientales empobrecidas (e.g., Trillmich, 1990; Boness *et al.*, 1991; Lunn *et al.*, 1993). Esto sugiere que la población de lobos marinos residente de Los Islotes no se vio seriamente afectada por el fenómeno oceanográfico de El Niño, tal como lo habían reportado previamente Auriolles-Gamboa y Le Boeuf (1991) y Samaniego-Herrera (1999).

La duración media de los eventos de amamantamiento en 1996 (17.46 min) fue superior a la reportada para la especie (10.7 min) durante años con condiciones ambientales normales (Oftedal *et al.*, 1987), y en 1998 fue ligeramente inferior (9.99 min), pero en ambos años la duración de los eventos aumentó conforme las crías crecían. La variación en la duración de los eventos de amamantamiento ha sido reportada en varias especies de pinnípedos (e.g., Stewart, 1983; Bowen, 1991; Arnould *et al.*, 1996), aunque es común que en las especies de “ciclo alimentario” se presente la tendencia hacia el aumento de la duración (Boness y Bowen, 1996) debido en gran medida a la disminución en la frecuencia de amamantamiento. Por otra parte, en 1996 la tasa diaria de amamantamiento y la intensidad disminuyeron, aunque en ambos casos existió mucha variabilidad. En 1998 la tasa se mantuvo relativamente constante y la intensidad tendió a incrementarse. Los cambios observados en 1996 siguieron un patrón normal que implica la disminución de la frecuencia con que las crías amamantaron ya que, como se ha descrito para otras especies de otáridos (Francis *et al.*, 1998; Georges y Guinet, 2000), la

milk during the first three months of lactation remained constant. Similar results have been reported for this and other species of pinnipeds regarding growth rate (e.g., Kretzmann *et al.*, 1993; Davis *et al.*, 1996; Arnould, 1997; Oftedal *et al.*, 1997), weight (e.g., Le Boeuf *et al.*, 1983; Boltenev *et al.*, 1998), and density (e.g., Davis *et al.*, 1996). Likewise, in 1998 differences were not found in the growth rate and weight among captures, and there was no variation relative to that found in 1996, contrary to that reported by other authors for similar studies conducted in adverse environmental conditions (e.g., Trillmich, 1990; Boness *et al.*, 1991; Lunn *et al.*, 1993). This suggests that the resident population of sea lions at Los Islotes was not seriously affected by the El Niño phenomenon, as has been reported by Auriolles-Gamboa and Le Boeuf (1991) and Samaniego-Herrera (1999).

The average duration of the suckling bouts in 1996 (17.46 min) was greater than that reported for the species (10.7 min) during years with normal environmental conditions (Oftedal *et al.*, 1987), and in 1998 it was slightly lower (9.99 min), but in both years the duration of the bouts increased as the pups grew. Variation in the duration of the suckling bouts has been reported for several species of pinnipeds (e.g., Stewart, 1983; Bowen, 1991; Arnould *et al.*, 1996), though the duration tends to increase in species with a foraging-cycle strategy (Boness and Bowen, 1996), mainly because of a decrease in the suckling frequency. In 1996, the daily lactation rate and the intensity decreased, though there was a lot of variability in both cases. In 1998, the lactation rate remained relatively constant and the intensity tended to increase. The changes observed in 1996 followed a normal pattern, indicating a reduction in the suckling frequency. As has been described for other otariid species (Francis *et al.*, 1998; Georges and Guinet, 2000), the investment of the females during the perinatal period is high because the pups do not have a thick layer of fat that serves as an energy reserve and therefore need to ingest large amounts of milk; as the pups grow, their energy reserves increase and so does their ability to fast. The difference found in 1998 indicates that the suckling frequency did not decrease significantly, possibly as an alternative breeding strategy when the environmental conditions are poor.

The duration of the feeding trips reflects the distance the females must cover between the colony and the feeding areas (Gentry *et al.*, 1986). The duration of the trips during the first three months of lactation did not vary in either year, though it was different between years (1.3 d in 1996 and 2.05 d in 1998). This difference may be due to changes in the availability of prey between years, because even though the 1997/98 El Niño event did not result in greater mortality of the pups or a decrease in their growth and development, it may have affected the ease with which the females find food. The duration of the trips may be inversely related to prey availability (Croxall *et al.*, 1988), and a general increasing trend has been observed in the duration of the trips during El Niño years (Trillmich, 1990;

inversión de las hembras durante el periodo perinatal es elevada debido a que las crías no cuentan con una capa gruesa de grasa que les sirva como reserva energética, por lo que necesitan ingerir grandes cantidades de leche; conforme las crías crecen sus reservas energéticas también se incrementan y, con ello, su capacidad para ayunar. La diferencia encontrada en 1998 indica que la frecuencia de amamantamientos no disminuyó significativamente, posiblemente como una estrategia alternativa de crianza cuando las condiciones ambientales se encuentran empobrecidas.

La duración de los viajes de alimentación refleja la distancia que las hembras deben recorrer entre la ubicación de la colonia y las zonas de alimentación (Gentry *et al.*, 1986). La duración de los viajes de alimentación durante los tres primeros meses de crianza no varió en ningún año, aunque sí fue diferente entre años (1.3 d en 1996 y 2.05 d en 1998). Esta diferencia pudo deberse a los cambios en la disponibilidad de presas entre años, ya que aunque el efecto de El Niño 1997/98 no causó mayor mortalidad en las crías ni disminución en su crecimiento y desarrollo, sí pudo haber afectado la facilidad con la que las hembras conseguían alimento. La duración de los viajes puede estar inversamente relacionada con la disponibilidad de presas (Croxall *et al.*, 1988), por lo que durante años de El Niño se ha observado el patrón general de incrementar la duración de los viajes (Trillmich, 1990; Lunn *et al.*, 1993; Davis *et al.*, 1996). El hecho de que en ningún año la duración de los viajes se haya incrementado durante los periodos de estudio sugiere que la distribución de las presas no varió significativamente y que las hembras realizaron posiblemente los mismos trayectos en cada viaje. Esta suposición se basa en los resultados presentados por Durán-Lizárraga (1998), quien reportó que las hembras de lobo marino de California de Los Islotes realizaban viajes similares cada vez que salían a alimentarse, y de Loughlin *et al.* (1987), quienes reportaron que las hembras de lobo fino del norte (*Callorhinus ursinus*) realizaban siempre los mismos trayectos a las zonas de alimentación.

La duración de los viajes en 1996 fue de 1.3 d y el periodo de atención en tierra de 1.22 d, dando una duración del ciclo de 2.07 ± 1.5 d. El periodo de atención fue mayor a inicios de la temporada de reproducción, disminuyendo conforme las crías crecían; sin embargo, la diferencia no fue significativa. Boyd *et al.* (1991) reportaron que los periodos de atención se modificaron a lo largo de la lactancia en el lobo fino antártico (*Arctocephalus gazella*), pero Georges y Guinet (2000) no encontraron diferencias en el lobo fino subantártico (*Arctocephalus tropicalis*). La diferencia encontrada en Los Islotes refleja el aumento de la frecuencia de los viajes de alimentación; el hecho de no haber encontrado diferencias significativas pudiera ser efecto del tamaño de la muestra (4 hembras). La frecuencia con la que las hembras salieron a alimentarse se incrementó en ambos años conforme las crías crecieron. El aumento en la frecuencia sugiere que las demandas energéticas de las crías aumentaron (Costa, 1991) y, además, se relaciona con la mayor habilidad de ayuno de las crías (Georges y Guinet, 2000). Como resultado del aumento

Lunn *et al.*, 1993; Davis *et al.*, 1996). The fact that in this study the duration of the trips did not increase during the sampling periods of either year suggests that the distribution of the prey did not vary significantly and that females probably followed the same routes during the trips. This assumption is based on the results of Durán-Lizárraga (1998), who reported that California sea lion females at Los Islotes made similar trips each time they left to feed, and of Loughlin *et al.* (1987), who reported that female northern fur seals (*Callorhinus ursinus*) always followed the same routes to the feeding areas.

In 1996, the duration of the trips was 1.3 d and the time of attendance on land was 1.22 d, giving a duration of the cycle of 2.07 ± 1.5 d. The nursing period was greater at the beginning of the breeding season and decreased as the pups grew, but the difference was not significant. Boyd *et al.* (1991) reported that the nursing periods changed throughout the lactation period of the Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*), but Georges and Guinet (2000) did not find differences in the subantarctic fur seal (*Arctocephalus tropicalis*). The difference found at Los Islotes reflects the increase in the frequency of the feeding trips; however, the fact that significant differences were not found may be because of the sample size (4 females). The frequency with which the females left to feed increased in both years as the pups grew. The increased frequency suggests greater energy demands of the pups (Costa, 1991) and an improvement in their ability to fast (Georges and Guinet, 2000). As a result of the increased frequency, the proportion of time that the females spent feeding themselves also increased.

The growth rate of the pups correlated with two variables: intensity of lactation and frequency of the feeding trips; the former, as well as the daily lactation rate, can be used as an indirect measure of the amount of milk ingested (Trillmich, 1986). For example, if the intensity of lactation is considered to be 0.31 bouts h^{-1} , the mean duration of each bout to be 17.9 min and the time of attendance to be 1.22 d, then the approximate total lactation time would be 2.7 h per period and the lactation rate would be 2.2 h d^{-1} . On the other hand, at an intensity of 0.12, the lactation rate would be 0.88 h d^{-1} . Oftedal *et al.* (1997) estimated that the amount of milk ingested by California sea lion pups was about 670 g d^{-1} ; hence, a pup that suckles 2.2 h d^{-1} would ingest about 2400 kcal d^{-1} , while a pup that suckles 0.88 h d^{-1} would ingest 970 kcal d^{-1} . In summary, the relation between intensity and growth rate is an indirect representation of the relation between growth rate and amount of milk ingested. On the other hand, the relation between growth rate and the proportion of time spent on feeding trips was negative. Studies conducted on other otariid species (*A. gazella*, *A. tropicalis* and *A. philippii*) have shown that the growth rate is related to the duration of the feeding trips (e.g., Lunn *et al.*, 1993; Francis *et al.*, 1998; Georges and Guinet, 2000) and to the mother's length (Guinet *et al.*, 2000). In a study on Antarctic fur seals, Lunn *et al.* (1993) reported that this relation only occurred under environmental stress conditions, but Georges and Guinet (2000) found that in subantarctic

en la frecuencia, la proporción de tiempo que las hembras emplean alimentándose también se incrementó.

La tasa de crecimiento de las crías se correlacionó con dos variables: la intensidad de amamantamiento y la proporción en viaje de alimentación. La intensidad, al igual que la tasa diaria de amamantamiento, puede ser usada como medida indirecta de la cantidad de leche ingerida (Trillmich, 1986). Por ejemplo, si se considera que la intensidad de amamantamiento fuera de 0.31 eventos h^{-1} , la duración media de cada evento de 17.9 min y el periodo de atención de 1.22 d, el tiempo total de amamantamiento aproximado será de 2.7 h por periodo, lo que implicaría una tasa de 2.2 h d^{-1} . Por otra parte, a una intensidad de 0.12, la tasa de amamantamiento sería de 0.88 h d^{-1} . Oftedal *et al.* (1997) estimaron que la cantidad de leche ingerida por crías de lobo marino de California se encontraba alrededor de 670 g d^{-1} , por lo que una cría que amamante 2.2 h d^{-1} podría estar ingiriendo alrededor de 2400 kcal d^{-1} , mientras que una que amamante 0.88 h d^{-1} ingeriría 970 kcal d^{-1} . En resumen, la relación entre la intensidad y la tasa de crecimiento es una representación indirecta de la relación entre la tasa de crecimiento y la cantidad de leche ingerida. Por otra parte, la relación entre la tasa de crecimiento y la proporción en viaje de alimentación fue negativa. En estudios realizados con otras especies de otáridos (*A. gazella*, *A. tropicalis* y *A. philippii*) se ha observado que la tasa de crecimiento se relacionaba con la duración de los viajes de alimentación (e.g., Lunn *et al.*, 1993; Francis *et al.*, 1998; Georges y Guinet, 2000) y la longitud materna (Guinet *et al.*, 2000). Lunn *et al.* (1993), en su trabajo realizado con el lobo fino antártico, reportaron que esta relación se presentó únicamente bajo condiciones de estrés ambiental, pero Georges y Guinet (2000) encontraron que en el lobo fino subantártico la relación ocurría en condiciones ambientales normales. Debido a que en Los Islotes la duración de los viajes se mantuvo constante, la proporción en viajes varió por cambios en la frecuencia con la que las hembras salían. La relación con la tasa de crecimiento sugiere que la capacidad de transferencia de energía a las crías en esta colonia, estuvo influenciada más por la condición nutricional individual de las hembras que por la disponibilidad de alimento.

Agradecimientos

Los autores agradecen al personal y estudiantes del Laboratorio de Ecología de Mamíferos Marinos del CICIMAR-IPN su ayuda en la toma de datos; al Dr. Tomo Eguchi y al MVZ David Berrón por su ayuda en la captura e inmovilización en 1996, y a Manuel Álvarez de la Universidad Autónoma de Baja California Sur el haber proporcionado los datos de 1998. También agradecen a CONABIO por el apoyo financiero en 1996 a través del proyecto con clave H081/96 y a CONACYT en 1998 por el proyecto con clave 26430-N. El trabajo de campo se realizó amparado por los permisos DOO 700(2)-1775/96 y DOO 750-4443/98 de la SEMARNAP.

fur seals the relation occurred in normal environmental conditions. Since the duration of the trips remained constant at Los Islotes, the proportion of trips varied as a result of changes in the frequency with which the females left. The relation with the growth rate suggests that the ability of energy transfer to the pups in this colony was influenced more by the individual nutritional condition of the females than by the availability of food.

Acknowledgements

The authors thank the staff and students of the Marine Mammal Laboratory of CICIMAR-IPN for their help in the taking of data; Dr. Tomo Eguchi and MVZ David Berrón for their help with in the 1996 captures; and Manuel Álvarez (Universidad Autónoma de Baja California Sur) for providing the 1998 data. Thanks also to CONABIO for the financial support through the project H081/96 and to CONACYT project 26430-N in 1998. The field work was carried out under SEMARNAP DOO 700(2)-1775/96 and DOO 750-4443/98 permits.

English translation by Christine Harris.

Referencias

- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behavior*, 49: 227–265.
- Arnould, J.P.Y. (1997). Lactation and the cost of pup-rearing in Antarctic fur seals. *Mar. Mammal Sci.*, 13: 516–526.
- Arnould, J.P.Y., Boyd, I.L. and Socha, D.G. (1996). Milk consumption and growth efficiency in Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*). *Can. J. Zool.*, 74: 254–266.
- Aurioles-Gamboa, D. and Sinsal, F. (1988). Mortality of California sea lion pups at Los Islotes, Baja California Sur, Mexico. *J. Mammal.*, 69: 180–183.
- Aurioles-Gamboa, D. and Le Boeuf, B. (1991). Effects of the El Niño 1982–1983 on the California sea lions in Mexico. In: F. Trillmich and K.A. Ono (eds.), *Pinnipeds and El Niño: Responses to Environmental Stress*. Ecological Studies, 88. Springer-Verlag, Berlin, pp. 112–117.
- Barash, D.P. (1982). *Sociobiology and Behavior*. Elsevier Science Publ. Co., New York, 426 pp.
- Berta, A. and Sumich, J.L. (1999). *Marine Mammals*. Evolutionary Biology. Academic Press, San Diego, 494 pp.
- Boltnev, A.I., York, A.E. and Antonelis, G.A. (1998). Northern fur seals young: Interrelationships among birth size, growth, and survival. *Can. J. Zool.*, 76: 843–854.
- Boness, D.J. and Bowen, W.D. (1996). The evolution of maternal care in pinnipeds. *Biosciences*, 46: 645–654.
- Boness, D.J., Oftedal, O.T. and Ono, K.A. (1991). The effect of El Niño on pup development in the California sea lion (*Zalophus californianus*). I. Early postnatal growth. In: F. Trillmich and K.A. Ono (eds.), *Pinnipeds and El Niño: Responses to Environmental Stress*. Ecological Studies, 88. Springer-Verlag, Berlin, pp. 173–179.

- Bonner, W.G. (1984). Lactation strategies in pinnipeds: Problems for a marine mammal group. Symp. Zool. Soc. London, No. 51. Clarendon Press, Oxford, pp. 253–272.
- Bowen, W.D. (1991). Behavioral ecology of pinniped neonates. In: D. Renouf (ed.), *The Behavior of Pinnipeds*. Cambridge Univ. Press, New York, pp. 66–127.
- Boyd, I.L., Lunn, N.J. and Barton, T. (1991). Time budget and foraging characteristics of lactating Antarctic fur seals. *J. Animal Ecol.*, 60: 577–592.
- Castellini, M.A. and Kooyman, G.L. (1990). Length, girth and mass relationships in Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*). *Mar. Mammal Sci.*, 6: 75–77.
- Castellini, M.A. and Calkins, D.G. (1993). Mass estimates using body morphology in Steller sea lions. *Mar. Mammals Sci.*, 9: 48–54.
- Clutton-Brock, T. (1991). *The Evolution of Parental Care*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Costa, D. (1991). Reproductive and foraging energetics of pinnipeds: Implications for life history patterns. In: D. Renouf (ed.), *The Behavior of Pinnipeds*. Cambridge Univ. Press, New York, pp. 300–444.
- Costa, D. (1993). The relationship between reproductive and foraging energetic and the evolution of the Pinnipedia. In: I.L. Boyd (ed.), *Marine Mammals: Advances in Behavioral and Population Biology*. Symp. Zool. Soc. London, No. 66. Clarendon Press, Oxford, pp. 293–315.
- Croxall, J.P., McCann, T.S., Prince, P.A. and Rothery, P. (1988). Reproductive performance of seabirds and seals at South Georgia and Signy Island, South Orkney Islands, 1976–1987: Implication for Southern Oceans Monitoring Studies. In: D. Sahrhage (ed.), *Antarctic Ocean and Resources Variability*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 261–285.
- Davis, R.W., Brandon, E.A.A., Adams, T.C., Williams, T.M., Castellini, M.A., Loughlin T.R. and Calkins, D.G. (1996). Indices of reproductive effort, body condition, and pup growth for Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) in Alaska. In: *Steller sea lion recovery investigations in Alaska, 1992–1994*. Alaska Dept. Fish Game, Wildlife Tech. Bull. No. 13, May 1996.
- Durán-Lizárraga, M.E. (1998). Caracterización de los buceos de alimentación del lobo marino *Zalophus californianus* y su relación con variables ambientales en la Bahía de La Paz, BCS. Tesis de maestría, CICIMAR-IPN, México, 82 pp.
- Francis, J.M., Boness, D.J. and Ochoa-Acuña, H. (1998). A protracted foraging and attendance cycle in female Juan Fernández fur seals. *Mar. Mammal Sci.*, 14: 552–574.
- García-Aguilar, M.C. y Aurióles-Gamboa, D. (2003). Breeding season of the California sea lion (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. *Aquat. Mammals*, 29: 67–73.
- Gentry, R.L., Costa, D.P., Croxall, J.P., David, J.H.M., Davis, R.W., Kooyman, G.L., Majluf, P., McCann, T.S. and Trillmich, F. (1986). Synthesis and conclusions. In: R.L. Gentry and G.L. Kooyman (eds.), *Fur Seals: Maternal Strategies on Land and at Sea*. Princeton Univ. Press, Princeton, pp. 220–264.
- Georges, J-Y. and Guinet, C. (2000). Maternal care in the subantarctic fur seals on Amsterdam Island. *Ecology*, 81: 295–308.
- Gittleman, J.L. and Thompson, S.D. (1988). Energy allocation in mammalian reproduction. *Am. Zool.*, 28: 863–875.
- Guinet, C., Lea, M.A. and Goldsworthy, S.D. (2000). Mass change in Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*) pups in relation to maternal characteristics at the Kerguelen Islands. *Can. J. Zool.*, 78: 476–483.
- Heath, C. (1989). The behavioral ecology of the California sea lion, *Zalophus californianus*. Ph.D. thesis, University of California, Santa Cruz, 255 pp.
- Heath, C., Ono, K.A., Boness, D.J. and Francis, J.M. (1991). The influence of El Niño on female attendance patterns in the California sea lion. In: F. Trillmich and K.A. Ono (eds.), *Pinnipeds and El Niño: Responses to Environmental Stress*. Ecological Studies, 88. Springer-Verlag, Berlin, pp. 138–145.
- King, J. (1983). *Seals of the World*. British Museum (Nat. Hist.), London, 154 pp.
- Krebs and Davies. (1981). *An Introduction to Behavioral Ecology*. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts, 292 pp.
- Kretzmann, M.B., Costa, D.P. and Le Bouef, B. (1993). Maternal energy investment in elephant seal pups: Evidence for sexual equality? *Am. Nat.*, 141: 466–480.
- Le Boeuf, B., Aurióles-Gamboa, D., Fox, C., Gisiner, R., Romero, R., and Sinsal, F. (1983). Size and distribution of California sea lion population in Mexico. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 43: 77–85.
- Loughlin, T.R., Bengston, J.L. and Merrick, R.L. (1987). Characteristics of feeding trips of female northern fur seals. *Can. J. Zool.*, 65: 2079–2084.
- Lunn, N.J., Boyd, I.L., Barton, T. and Croxall, J.P. (1993). Factors affecting the growth and mass at weaning of Antarctic fur seals at Bird Island, South Georgia. *J. Mammal.*, 74: 908–919.
- Luque-Flores, S. and Aurióles-Gamboa, D. (2001). Sex differences in body size and body condition of California sea lion (*Zalophus californianus*) pups from the Gulf of California. *Mar. Mammal Sci.*, 17: 146–160.
- Oftedal, O.T., Boness, D.J. and Tedman, R.A. (1987). The behavior, physiology, and anatomy of lactation in the Pinnipedia. *Curr. Mammal.*, 1: 175–245.
- Oftedal, O.T., Iverson, S.J. and Boness, D.J. (1997). Milk and energy intakes of suckling California sea lion, *Zalophus californianus*, pups in relation to sex, growth, and predicted maintenance requirements. *Physiol. Zool.*, 60: 560–575.
- Ono, K., Boness, D.J. and Oftedal, O.T. (1987). The effect of a natural environmental disturbance on maternal investment and pup behavior in the California sea lion. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 21: 109–118.
- Peterson, R.S. and Bartholomew, G.A. (1967). The natural history and behavior of the California sea lion. *Am. Soc. Mammal., Spec. Publ. No. 1*, 79 pp.
- Riedman, M. (1990). *The Pinnipeds: Seals, Sea Lions, and Walruses*. Univ. California Press, Berkeley, 439 pp.
- Samaniego-Herrera, A. (1999). El efecto de El Niño (1997–1998) sobre la población de lobo marino (*Zalophus californianus* Lesson 1828) en la Bahía de La Paz, BCS, México. Tesis de licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México, 54 pp.
- Stewart, R.E. (1983). Behavioral and energetic aspects of reproductive effort in female harp seals, *Phoca groenlandica*. Ph.D. thesis, University of Guelph, Guelph, 146 pp.
- Trillmich, F. (1986). Maternal investment and sex-allocation in the Galapagos fur seal, *Arctocephalus galapagoensis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 19: 157–164.
- Trillmich, F. (1990). The behavioral ecology of maternal effort in fur seals and sea lions. *Behaviour*, 114 (1–4): 3–20.