



## Developing a non-invasive indicator of pinniped health: Neonate behavior and growth in California sea lions (*Zalophus californianus*)

### Desarrollo de un indicador no invasivo de la salud de pinípedos: Comportamiento y crecimiento de neonatos del lobo marino de California (*Zalophus californianus*)

DS Green<sup>1</sup>, JK Young<sup>1,2</sup>, CJ Hernández-Camacho<sup>1,3</sup>, LR Gerber<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Department of Ecology, Evolution and Environmental Sciences, School of Life Sciences, Arizona State University, Box 874501, Tempe, AZ 85287-4501, USA.

<sup>2</sup> Institute for Wildlife Studies, PO Box 1104, Arcata, 95518, CA, USA.  
E-mail: julie.k.young@aphis.usda.gov

<sup>3</sup> Laboratorio de Ecología de Pinípedos “Burney J. Le Boeuf”, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, Avenida IPN s/n, Colonia Playa Palo de Santa Rita, La Paz, CP 23096, Baja California Sur, México.

**ABSTRACT.** Assessing the health of wildlife populations is critical to achieving conservation goals; however, proper assessments can be complicated when study sites are difficult to reach or when focal species are sensitive to human disturbance. Condition and growth of offspring may indicate population health, but obtaining such data generally relies on invasive techniques. Here, we examine the extent to which non-invasive observations of neonate behaviors could serve as a proxy for traditional approaches to estimating neonate body condition and growth of a wild pinniped, the California sea lion (*Zalophus californianus*), in the Gulf of California, Mexico. Generalized linear models and multiple linear regressions were used to examine the effect of sex, breeding island, year, and neonate behaviors (e.g., nursing, active) on body condition and growth rates. We found a strong correlation between individual growth rates and behaviors of male neonates. Males engaged in proportionally more active behaviors had lower growth rates ( $\beta = -0.0005$ ), whereas males engaged in proportionally more nursing events had higher growth rates ( $\beta = 0.002$ ). There was no relationship between neonate behavior and condition for either sex, nor between behavior and growth rates of female pups. These results provide insight into the possibility of using behavior as an indicator of individual status of males that could facilitate assessments of population status and illustrate the importance of using alternative approaches to measure animal condition for species conservation.

*Key words:* body condition, growth rates, human disturbance, non-invasive techniques, pup behavior.

**RESUMEN.** Evaluar la salud de poblaciones silvestres es crítico para alcanzar metas de conservación; sin embargo, resulta complicado realizar evaluaciones apropiadas cuando los sitios de estudio son de acceso difícil o cuando la especie en cuestión es sensible al disturbio humano. La condición y el crecimiento de las crías pueden ser indicadores de la salud de una población, pero obtener tales datos generalmente requiere de técnicas invasivas. En este estudio se evalúa hasta qué punto se pueden utilizar las observaciones no invasivas del comportamiento de neonatos en lugar de los métodos tradicionales utilizados para estimar la condición corporal y el crecimiento de un pinípedo en vida libre, el lobo marino de California (*Zalophus californianus*), en el Golfo de California, México. Se utilizaron modelos lineales generalizados y regresiones lineales múltiples para evaluar el efecto del sexo, la isla de reproducción, el año y el comportamiento de neonatos (e.g., actividad, amamantamiento) en la condición corporal y las tasas de crecimiento. Se encontró una fuerte correlación entre las tasas de crecimiento individual y el comportamiento de los neonatos machos. Los machos que se involucraron más en comportamientos activos tuvieron menores tasas de crecimiento ( $\beta = -0.0005$ ), mientras que los machos que participaron más en eventos de amamantamiento tuvieron mayores tasas de crecimiento ( $\beta = 0.002$ ). No se observó una relación entre el comportamiento de los neonatos y la condición para ningún sexo, ni entre el comportamiento y las tasas de crecimiento de las crías hembras. Estos resultados proporcionan información sobre la posibilidad de utilizar el comportamiento como un indicador del estatus individual de los machos, la cual podría facilitar la evaluación del estatus de la población e ilustrar la importancia del uso de métodos alternativos para medir la condición de los animales para la conservación de las especies.

*Palabras clave:* condición corporal, tasas de crecimiento, disturbio humano, técnicas no invasivas, comportamiento de crías.

## INTRODUCTION

Neonate condition may be a useful indicator of population health in mammals, yet most studies focus on general demographic indicators such as population size and vital rates (White and Lubow 2002, McMahon *et al.* 2005). While numerical counts of offspring born within a given year explain proximate population health, the growth and body condition of offspring may provide a tool to predict future trends. Here, we use the term population health to define the proximate and long-term livelihood of an isolated or interconnected population, and body condition as the current state affecting short- and long-term fitness of an individual within a population. More in-depth details of neonate condition (e.g., growth rates) may enhance our understanding and predictive capacities of population trends because the condition of individuals is directly related to the population to which they belong (Unsworth *et al.* 1999, Pojar and Bowden 2004).

Body size and condition influence the survival of all age classes (Clutton-Brock *et al.* 1997, Boltnev *et al.* 1998), often with the largest impact on neonates and juveniles because of their inexperience in searching for prey and their undeveloped immune systems (Singer *et al.* 1997). The condition of neonates at birth may be influenced by maternal factors (e.g., age, foraging experience, body size, and condition), along with the quality of the birth colony (Hastings and Testa 1998, Ellis *et al.* 2000). For many long-lived vertebrates, variation in newborn and juvenile survival probabilities may have a higher impact on population growth rate than on other vital rates (Eberhardt 1985, Crone 2001, Underwood *et al.* 2008).

An individual's condition is often used to understand factors influencing population dynamics, including environmental stress, susceptibility to diseases, and predation (Kuiken *et al.* 1994, Burek *et al.* 2005, Le Boeuf and Crocker 2005). Animals in better condition can invest more energy in immune defense, which may increase fitness and lead to positive population growth (Moller *et al.* 1998). Condition has been correlated with maternal investment (Wheatley *et al.* 2006) and genetic factors (Kretzmann *et al.* 2006) in marine mammals. By monitoring the health of a population, it is possible to determine when it may become imperiled and to identify necessary conservation strategies to ensure survival. Measuring body condition in at-risk populations may be an efficient conservation tool. For example, body condition of harbor porpoises (*Phocoena phocoena*) dying from disease and parasites differs from those suffering from starvation, enabling specific preventative actions to halt further changes in population health (Kuiken *et al.* 1994). Even for populations that are not in a state of decline, it may be important to determine a link between condition and behavior for future management. Many emerging diseases have the possibility of causing population declines (Scott 1988, Osterhaus *et al.* 1990); thus, determining a

## INTRODUCCIÓN

La condición de los neonatos puede ser un buen indicador de la salud poblacional de mamíferos, pero la mayoría de los estudios más bien consideran indicadores demográficos generales, como el tamaño de la población y las tasas vitales (White y Lubow 2002, McMahon *et al.* 2005). Mientras que los conteos numéricos de los individuos nacidos en un año dado explican la salud poblacional próxima, el crecimiento y la condición corporal de las crías puede proporcionar una herramienta para predecir futuras tendencias. En este trabajo se utiliza el término salud poblacional para definir la subsistencia a corto y largo plazo de una población aislada o interconectada, y condición corporal como el estado actual que afecta la aptitud a corto y largo plazo de un individuo en una población. Mayores detalles sobre la condición neonatal (e.g., tasas de crecimiento) podrían incrementar nuestro conocimiento y capacidades predictivas de las tendencias poblacionales ya que la condición de los individuos está directamente relacionada con la población a la cual pertenecen (Unsworth *et al.* 1999, Pojar y Bowden 2004).

El tamaño y la condición corporal afectan la supervivencia de todas las clases de edad (Clutton-Brock *et al.* 1997, Boltnev *et al.* 1998), y frecuentemente con mayor impacto en los neonatos y jóvenes debido a su inexperience en la búsqueda de presas y a sus sistemas inmunológicos no desarrollados (Singer *et al.* 1997). La condición de los neonatos puede estar influenciada por factores maternos (e.g., edad, experiencia en la búsqueda de alimento, tamaño y condición corporal), así como por la calidad de la colonia de nacimiento (Hastings y Testa 1998, Ellis *et al.* 2000). Para muchos vertebrados longevos, la variación en la probabilidad de supervivencia de los recién nacidos y jóvenes puede tener un mayor impacto sobre la tasa de crecimiento de la población que sobre otras tasas vitales (Eberhardt 1985, Crone 2001, Underwood *et al.* 2008).

La condición de un individuo es frecuentemente utilizada para entender los factores que afectan la dinámica poblacional, incluyendo el estrés ambiental, la susceptibilidad a enfermedades y la depredación (Kuiken *et al.* 1994, Burek *et al.* 2005, Le Boeuf y Crocker 2005). Los animales en mejor condición pueden canalizar más energía a su defensa inmunológica, lo cual puede incrementar su aptitud y resultar en un crecimiento poblacional positivo (Moller *et al.* 1998). La condición se ha correlacionado con la inversión materna (Wheatley *et al.* 2006) y con factores genéticos (Kretzmann *et al.* 2006) en mamíferos marinos. El monitoreo de la salud de una población permite determinar cuando ésta podría estar en peligro e identificar las estrategias de conservación necesarias para asegurar su supervivencia. La medición de la condición corporal de las poblaciones amenazadas puede ser una eficiente herramienta de conservación. Por ejemplo, la condición corporal de las marsopas (*Phocoena phocoena*) expuestas a enfermedades y parásitos difiere de las que

non-invasive measurement of condition could be important to ensuring their survival. Relationships between behavior and growth exist for vertebrates such as small mammals (e.g., Krebs *et al.* 1973) and bighorn sheep (*Ovis canadensis*; Shackleton 1973). For bighorn sheep, the time spent playing relates to individual growth (Geist 1971). These findings suggest that non-invasive measurements may be used together with direct measurements to assess the relationship between condition and growth in other vertebrate species.

In this study we seek to evaluate the relationship between neonate behavior and two measurements of neonate health—body condition and growth—as a function of the population health of California sea lions, *Zalophus californianus*, in the Gulf of California, Mexico. Current methods to estimate body condition and growth of neonates require capture and handling. Frequent capturing activities may cause disturbances within rookeries, and frequent disturbances at rookeries could disrupt nursing behavior, as observed in harbor seals (Allen *et al.* 1984). Disturbances may also reduce pup survival by causing trampling or abandonment of pups (Richardson *et al.* 1995). If neonate behavior reflects individual condition, determining the relationship between behavior and body condition or growth may reduce stress and disturbances associated with capture activities (e.g., capture and handling), and facilitate the development of a useful tool for monitoring population health. However, handling sea lion pups to estimate growth, body condition, and additional measurements is an activity that may not be eliminated entirely because it is necessary for other research goals. We propose that using a combination of invasive and non-invasive approaches would reduce the potential for negative impacts of handling activities on individual condition. For the purposes of estimating pup growth rates and body conditions, we needed to collect pup weight, length, and girth data in the field (Young *et al.* 2007, see methods section). The behaviors and morphometric data we collected are typical of data available for pinnipeds, and our results may apply to species with similar life history traits.

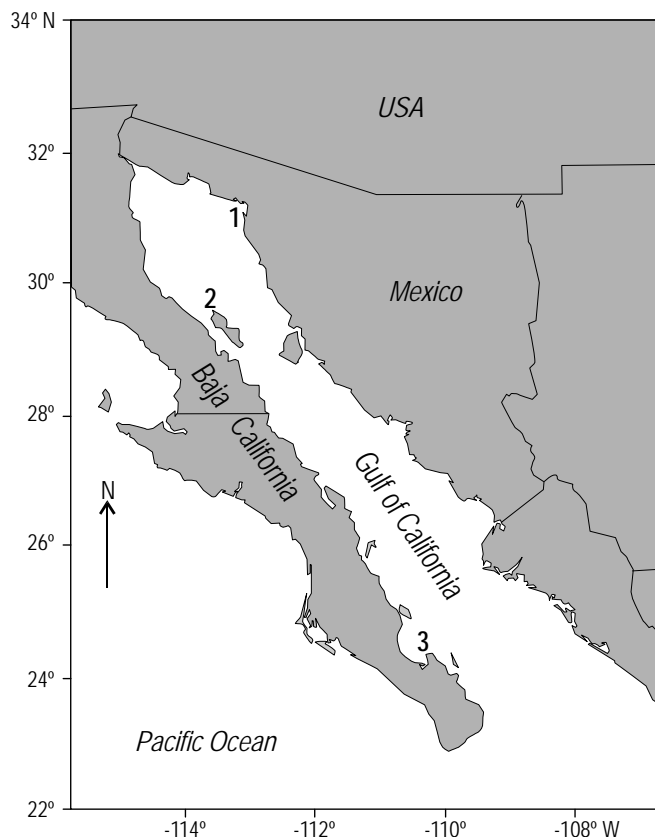
## MATERIAL AND METHODS

### Study area

California sea lions occupy 13 breeding rookery islands in the Gulf of California (GC), Mexico. This population of sea lions has been studied for 30 years, and data indicate differing population trends across islands (González-Suárez *et al.* 2006, Szteren *et al.* 2006). We selected three islands (San Jorge, Granito, and Los Islotes) that span the latitude of the GC for this study (fig. 1). According to the discrete rate of annual population growth ( $\lambda$ ), San Jorge ( $\lambda = 1.009$ ), Granito ( $\lambda = 1.025$ ), and Los Islotes ( $\lambda = 1.043$ ) show increasing populations over the last two decades (Szteren *et al.* 2006). San Jorge, located in the northern part of the GC, is the

están sufriendo de inanición, permitiendo tomar medidas preventivas para detener cambios adicionales en la salud de la población (Kuiken *et al.* 1994). Aun en el caso de las poblaciones que no se encuentran en estado de declive, sería importante determinar la conexión entre condición y comportamiento para futuros planes de manejo. Muchas enfermedades emergentes son capaces de causar declives poblacionales (Scott 1988, Osterhaus *et al.* 1990), y poder determinar una medida no invasiva de la condición podría ser importante para asegurar su supervivencia. Se han encontrado relaciones entre el comportamiento y el crecimiento en vertebrados tales como mamíferos pequeños (e.g., Krebs *et al.* 1973) y la oveja *Ovis canadensis* (Shackleton 1973); en el caso de esta última, el tiempo que pasa jugando se relaciona con el crecimiento individual (Geist 1971). Estos resultados sugieren que se pueden utilizar mediciones no invasivas junto con mediciones directas para evaluar la relación entre la condición y el crecimiento en otras especies de vertebrados.

El objetivo del presente estudio fue evaluar la relación entre el comportamiento neonatal y dos medidas de la salud neonatal—condición corporal y crecimiento—como función de la salud de la población del lobo marino de California, *Zalophus californianus*, en el Golfo de California, México. Los métodos actuales para estimar la condición corporal y el crecimiento de neonatos implica su captura y manipulación. Frecuentes actividades de captura pueden causar disturbios en las colonias, y tales disturbios pueden perturbar los patrones de amamantamiento, como se ha observado en focas comunes (Allen *et al.* 1984). Estos disturbios también pueden reducir la supervivencia de las crías al provocar el aplastamiento o abandono de las crías (Richardson *et al.* 1995). Si el comportamiento neonatal refleja la condición individual, entonces el determinar la relación entre el comportamiento y la condición corporal o crecimiento podría ser importante para reducir el estrés y los disturbios asociados con las actividades de captura (e.g., captura y manipulación) y facilitar el desarrollo de una herramienta eficaz para el monitoreo de la salud poblacional. Aun así, la manipulación de los lobos marinos para evaluar el crecimiento y la condición corporal, así como obtener otras mediciones de las crías, es una actividad que no se puede eliminar por completo ya que se requiere para otros objetivos de investigación. Proponemos que el uso de una combinación de métodos invasivos y no invasivos podría reducir la posibilidad de los efectos negativos asociados con las actividades de manipulación sobre la condición de los individuos. Para estimar las tasas de crecimiento y las condiciones corporales de las crías, fue necesario recolectar datos sobre su peso, longitud y ancho corporal en el campo (Young *et al.* 2007, ver sección de métodos). Los datos morfométricos y de comportamiento que se recolectaron son típicos de datos disponibles para pinnípedos, y nuestros resultados podrían aplicarse a otras especies con características de historia de vida similares.



**Figure 1.** Location of the three breeding islands occupied by *Zalophus californianus* in the Gulf of California (Mexico).

**Figura 1.** Localización de las tres islas de reproducción ocupadas por *Zalophus californianus* en el Golfo de California (México).

(1) San Jorge, (2) Granito, (3) Los Islotes.

largest of the three rookeries and comprised of rocky beaches with large boulders. Granito is centrally located and comprised of both rocky and sandy beaches backed by vertical cliffs and large boulders. Because it is the most remote of the three islands, it has a lower rate of human disturbance than Los Islotes and San Jorge (LR Gerber, unpublished data). Los Islotes is located in the southern part of the GC. Formed originally from volcanoes, the beaches are comprised predominately of rock platforms surrounded by rocky inlet channels. Mean temperatures at each island during the study ranged between 32°C and 39°C.

### Surveys and animal measurements

Data were collected from two replicate sites on each island during two nine-day periods in June and July of 2005, 2006, and 2007. At each site we observed sea lions from a platform approximately 30–50 m away from the nearest animal to minimize disturbance (Labrada-Martagón *et al.* 2005).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Colonias reproductivas del lobo marino de California ocupan 13 islas en el Golfo de California (GC), México. Se ha estudiado esta población de lobos marinos durante 30 años y los datos indican diferentes tendencias poblacionales entre las islas (González-Suárez *et al.* 2006, Szteren *et al.* 2006). Para este estudio se seleccionaron tres islas (San Jorge, Granito y Los Islotes) ubicadas a lo largo del GC (fig. 1). Según la tasa discreta del crecimiento anual de la población ( $\lambda$ ), las poblaciones de San Jorge ( $\lambda = 1.009$ ), Granito ( $\lambda = 1.025$ ) y Los Islotes ( $\lambda = 1.043$ ) han aumentado en las dos últimas décadas (Szteren *et al.* 2006). San Jorge, la más grande de las tres zonas de crianza, se localiza en la parte norte del GC y está compuesta de playas con rocas grandes. Granito se localiza en la parte central y consiste de playas rocosas y arenosas, respaldadas por acantilados verticales y rocas grandes; es la más remota de las tres islas, por lo que presenta una menor tasa de perturbaciones humanas que Los Islotes y San Jorge (LR Gerber, datos no publicados). Los Islotes se localiza en la parte sur del GC; es de origen volcánico y las playas consisten principalmente de plataformas rocosas rodeadas de canales rocosos. La temperatura media en cada isla durante el estudio osciló entre 32°C y 39°C.

### Muestras y mediciones de lobos marinos

Los datos se recolectaron en dos sitios similares en cada isla durante dos periodos de nueve días en junio y julio de 2005, 2006 y 2007. En cada sitio, se observaron los lobos marinos desde una plataforma localizada a una distancia de aproximadamente 30–50 m del animal más cercano para minimizar el disturbio (Labrada-Martagón *et al.* 2005).

Para medir el crecimiento y la condición de las crías durante sus primeros meses de vida, los individuos fueron capturados en junio y recapturados en julio (tabla 1). Los individuos tenían aproximadamente un mes de edad al ser capturados en julio; el máximo medio de nacimientos sucede alrededor del 15 al 21 de junio (García-Aguilar y Auriolles-Gamboa 2003). Se registraron el peso, largo y ancho corporal de cada cría capturada. Para determinar el ancho, se midió la circunferencia del tórax (Luque y Auriolles-Gamboa 2001). Las crías fueron marcadas con una etiqueta de plástico en la aleta (Dalton ID Systems Jumbo Tags) para su identificación a largo plazo. Todas las técnicas de captura y manipulación fueron aprobadas por el Comité Institucional para el Cuidado y Uso de Animales de la Universidad del Estado de Arizona (permiso 07-918R a Gerber).

La tasa de crecimiento se calculó como  $(w_2 - w_1)/d$ , donde  $w_1$  es el peso de primera captura,  $w_2$  es el peso de segunda captura y  $d$  es el número de días entre las dos mediciones (Ono *et al.* 1987). Por tanto, sólo se obtuvieron tasas de crecimiento para las crías etiquetadas que fueron capturadas

**Table 1.** Number of tagged pups that were recaptured.**Tabla 1.** Número de crías marcadas que fueron recapturadas.

Year	Island	Days on island	Males	Females
2005	San Jorge	15–20 July	6	3
2005	Granito	15–20 July	4	4
2005	Los Islotes	17–27 July	9	2
2006	San Jorge	09–14 July	4	5
2006	Granito	09–14 July	1	2
2006	Los Islotes	07–12 July	5	4
2007	San Jorge	22–27 July	6	3
2007	Granito	–	–	–
2007	Los Islotes	22–27 July	1	8

To measure pup growth and condition during their first few months of life, individuals were captured in June and recaptured in July (table 1). Individuals were approximately one month old when they were captured in July; mean peak of births occurs ~15–21 June (García-Aguilar and Auriolles-Gamboa 2003). We recorded body length, weight, and girth for each pup that was captured. Girth was calculated by measuring the circumference around the thorax (Luque and Auriolles-Gamboa 2001). Pups were given a unique plastic flipper tag (Dalton ID Systems Jumbo Tags) for long-term identification. All capture and handling techniques were approved by the Institutional Animal Care and Use Committee at Arizona State University (permit 07-918R to Gerber).

Growth rate was calculated as  $(w_2 - w_1)/d$ , where  $w_1$  is the weight at first capture,  $w_2$  is the weight at second capture, and  $d$  is the number of days between weighing events (Ono *et al.* 1987). Thus, growth rates are only available for tagged pups that we were able to capture in June and recapture in July. We used density (weight/volume) to determine the overall condition of pups sampled (Luque and Auriolles-Gamboa 2002). Volume was calculated as:  $(l \times 0.0265) \times G_t^2$ , where  $l$  is the length,  $G_t$  is the thoracic girth, and 0.0265 is a constant derived from calculations for Weddell seals, *Leptonychotes weddelli* (Castellini and Kooyman 1990, Castellini *et al.* 1993).

Behavioral observations were conducted 1–5 days before the July captures so we could accurately correlate the behaviors observed in July with current pup condition and observed growth rates that were calculated from the June and July captures. We conducted four 30-min focal observations in 2005 and four 15-min focal observations in 2006 and 2007 on four marked sea lion pups per day (Altmann 1974). We reduced the length of focal observations between years based on a preliminary power analysis that indicated 15-min intervals provided sufficient data for statistical analysis (LR Gerber, pers. comm.). For focal observations collected in 2006, we randomly selected a start time within the first

en junio y recapturadas en julio. Se determinó la densidad (peso/volumen) para evaluar la condición general de las crías muestreadas (Luque y Auriolles-Gamboa 2002). El volumen se calculó de la siguiente forma:  $(l \times 0.0265) \times G_t^2$ , donde  $l$  es la longitud,  $G_t$  es el ancho torácico y 0.0265 es una constante derivada de los cálculos realizados para la foca de Weddell, *Leptonychotes weddelli* (Castellini y Kooyman 1990, Castellini *et al.* 1993).

Las observaciones de comportamiento se llevaron a cabo 1–5 días antes de las capturas de julio para poder correlacionar de forma precisa los comportamientos observados en julio con las condiciones actuales de las crías y las tasas de crecimiento observadas que se calcularon de las capturas de junio y julio. Diariamente se realizaron cuatro observaciones focales de 30 min en 2005 y cuatro de 15 min en 2006 y 2007, de cuatro crías etiquetadas (Altmann 1974). El tiempo de las observaciones focales se redujo ya que un análisis de poder preliminar indicó que un intervalo de 15 min proporcionaba suficientes datos para el análisis estadístico (LR Gerber, datos no publicados). Para las observaciones focales realizadas en 2006, se seleccionó aleatoriamente un tiempo de inicio dentro de los primeros 15 min de cada periodo de observación de 30 min, utilizándose los siguientes 15 min para todos los análisis. Así, todas las observaciones focales usadas para los análisis fueron de 15 min. En todos los años, las crías fueron seleccionadas diariamente de forma aleatoria, sin repetición, y las observaciones se realizaron durante diferentes tiempos del día. Se utilizaron computadoras portátiles con la paquetería Pocket Observer (Noldus) para registrar el comportamiento de las crías (tabla 2). Esto permitió registrar los comportamientos al centésimo segundo más cercano, aunque se redondeó la duración al minuto más cercano. Antes de cada salida de campo, los observadores fueron capacitados en la clasificación de los diferentes tipos de comportamiento, así como en el uso de las computadoras. Las observaciones focales fueron descartadas del análisis final si la cría se perdía de vista o si no era posible determinar un tipo de comportamiento. Para los análisis estadísticos, se agruparon los comportamientos en tres categorías según la ganancia o pérdida de energía, de acuerdo con Ono y Boness (1996): comportamiento activo (agresión, vocalización entre hembras y crías, inquietud, locomoción, intento de amamantar, peleando, acicalando, jugando y rascándose); comportamiento inactivo (aleta hacia arriba, descansando y sentado); y comportamiento de amamantamiento. El agrupar los comportamientos redujo la posibilidad de que surgieran errores por parte de los observadores al clasificar incorrectamente los comportamientos más sutiles.

### Análisis estadísticos

Se comprobó el supuesto de normalidad de los datos, y se utilizaron modelos lineales generalizados para evaluar el efecto del sexo, el año, la isla y el comportamiento (i.e., activo vs amamantamiento o inactivo vs amamantamiento,

15 min of each 30-min observation and used the proceeding 15-min period for all analyses. Thus, all pup focal observations used for analysis were for 15-min observations. In all years, pups were selected each day at random, without replacement, and focals were conducted at different times of the day. We used hand-held computers with observation software (Noldus Pocket Observer) to record pup behavior (table 2). This allowed behaviors to be recorded to the nearest one-hundredth second, although we rounded duration to the nearest minute. Observers were trained in classifying pup behavior prior to each field trip so they were able to identify different pup behaviors and use the hand-held computers for this study. Focal observations were removed from final analyses if the pup moved out of sight or if a behavior could not be determined. For statistical analyses, we grouped behaviors into three categories based on energy gains and losses, following Ono and Boness (1996): active (aggression, female-pup calls, fidgeting, fighting, locomotion, nursing intent, nuzzling, play, and scratching self), inactive (flipper up, resting, and sitting), and nursing. Aggregating behaviors reduced the chance of errors arising from observers classifying more fine-scale behaviors incorrectly.

### Statistical analyses

We tested our data for normality and they met this assumption. We thus used generalized linear models (GLM) to explore the effect of sex, year, island, and behavior (i.e., active vs nursing or inactive vs nursing, global model) on sea lion pup condition and growth rates. Each replicate site within each individual island was aggregated because we found no statistical difference between sites at a given island. We fitted multiple linear regression models and used stepwise regression to identify the best model (Kutner *et al.* 2005). Dummy variables were created for categorical data (i.e., island and year). All statistical analyses were performed in SAS, and results were defined as significant if  $P \leq 0.05$ .

### RESULTS

During focal observations, pups generally spent most time engaged in active behaviors (mean  $\pm$  SE: 40.9%  $\pm$  4.3%) and inactive behaviors (40.7%  $\pm$  4.5%), and less time nursing (12.4%  $\pm$  3.3%). There were differences in behavioral activities by sex. Although the trend was not statistically significant, in comparison to females, male pups spent less time nursing ( $t$ -test: 6.7%  $\pm$  3.1% vs 19.1%  $\pm$  6.0%;  $P = 0.07$ ). Males and females engaged in similar levels of active behaviors ( $t$ -test: 40.1%  $\pm$  5.5% vs 41.9%  $\pm$  6.7%;  $P = 0.83$ ) and inactive behaviors ( $t$ -test: 44.9%  $\pm$  5.9% vs 35.9%  $\pm$  6.7%;  $P = 0.32$ ).

The global model (all variables included) represented a good fit for growth (active vs nursing,  $P = 0.003$ ; inactive vs nursing,  $P = 0.004$ ) but not for condition (active vs nursing,  $P = 0.38$ ; inactive vs nursing,  $P = 0.39$ ); thus, we focused

modelo global) en la condición y las tasas de crecimiento de las crías del lobo marino de California. Se agruparon los dos sitios de cada isla ya que no se encontraron diferencias estadísticas entre ellos. Se ajustaron modelos de regresión lineal múltiple, empleándose la regresión por pasos (*stepwise*) para identificar el mejor modelo (Kutner *et al.* 2005). Se crearon variables indicadoras (*dummy*) para los datos categóricos (i.e., isla y año). Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa SAS, y los resultados se consideraron significativos si  $P \leq 0.05$ .

### RESULTADOS

Durante las observaciones focales, las crías generalmente pasaron la mayor parte del tiempo en comportamientos activos (media  $\pm$  EE: 40.9%  $\pm$  4.3%) e inactivos (40.7%  $\pm$  4.5%), y menos tiempo amamantando (12.4%  $\pm$  3.3%). Se observaron diferencias en las actividades de comportamiento entre sexos. Aunque la tendencia no fue estadísticamente significativa, en comparación con las hembras, los machos pasaron menos tiempo amamantando (prueba  $t$ : 6.7%  $\pm$  3.1% vs 19.1%  $\pm$  6.0%;  $P = 0.07$ ). Los machos y las hembras mostraron niveles similares de comportamientos activos (prueba  $t$ : 40.1%  $\pm$  5.5% vs 41.9%  $\pm$  6.7%;  $P = 0.83$ ) e inactivos (prueba  $t$ : 44.9%  $\pm$  5.9% vs 35.9%  $\pm$  6.7%;  $P = 0.32$ ).

El modelo global (incluyendo todas las variables) mostró un buen ajuste para crecimiento (activo vs amamantamiento,  $P = 0.003$ ; inactivo vs amamantamiento,  $P = 0.004$ ), pero no para condición (activo vs amamantamiento,  $P = 0.38$ ; inactivo vs amamantamiento,  $P = 0.39$ ); por tanto, el análisis se enfocó en el crecimiento de las crías. Se encontró que las variables sexo (activo vs amamantamiento,  $P = 0.05$ ; inactivo vs amamantamiento,  $P = 0.05$ ) e isla (activo vs amamantamiento e inactivo vs amamantamiento,  $P = 0.0001$ ) tuvieron un efecto significativo sobre crecimiento. Los datos se separaron por sexo para determinar si las mismas variables (año, isla y comportamiento) presentaban un efecto sobre crecimiento al eliminar del modelo el efecto del sexo; sin embargo, no fue posible eliminar el efecto de sexo de isla ya que se hubiera reducido significativamente el tamaño de muestra.

El modelo global mostró un ajuste relativamente bueno a los datos para los machos (activo vs amamantamiento,  $R^2 = 0.5$ ; inactivo vs amamantamiento,  $R^2 = 0.5$ ), pero no para las hembras (activo vs amamantamiento,  $R^2 = 0.2$ ; inactivo vs amamantamiento,  $R^2 = 0.2$ ). Todas las variables fueron significativas excepto isla entre San Jorge y Los Islotes ( $P = 0.74$ ) en el modelo de activo vs amamantamiento, e isla entre San Jorge y Los Islotes ( $P = 0.85$ ) e inactivo ( $P = 0.1$ ) en el modelo inactivo vs amamantamiento ( $P = 0.1$ ) para los machos. Al eliminar las variables no significativas del modelo global, el ajuste del modelo alternativo fue muy bajo ( $R^2 = 0.2$ ), por lo que se concluyó que el modelo global era el mejor. Por otro lado, todas las variables excepto isla entre San Jorge y Los Islotes fueron significativas para

**Table 2.** Description of the behaviors monitored to determine the potential relationships between the behavior of California sea lion pups and their individual growth rates and body conditions.

**Tabla 2.** Descripción de los comportamientos estudiados para determinar las relaciones potenciales entre el comportamiento de las crías del lobo marino de California y sus tasas de crecimiento y condiciones corporales.

Behavior	Description
Aggression	Open mouth displays and vocalizations from one individual to another without physical contact, threats.
Female-pup calls	Female and pup calling for each other in search of recognition.
Fidgeting	Individuals moving around and accommodating their posture, not specifically directional locomotion or resting.
Fighting	Individuals grabbing, pushing, or biting one another. Physical contact must be present.
Flipper up	Animal in a resting position but with front and/or hind flippers elevated vertically.
Locomotion	Movement from one place to another (walking, running, or swimming).
Nursing	Pup or juvenile actively suckling from a female.
Nursing intent	Pups touching females with their nose trying to achieve successful nursing; no nursing occurs.
Nuzzling	Individuals nudging, passing snout repeatedly over each other, sniffing each other, and scratching. Also includes females and pups touching noses as 'recognition' behavior.
Play	Pups or juveniles simulating adult behaviors together or splashing.
Resting	Animal is lying down, both front and hind flippers resting on ground.
Scratching self	Grooming or scratching self with flippers or against a substrate.
Sitting	The animal's front flippers are supporting upper body, lower body resting on ground.

our analyses on pup growth. We found that sex (active *vs* nursing,  $P = 0.05$ ; inactive *vs* nursing,  $P = 0.05$ ) and island (active *vs* nursing and inactive *vs* nursing,  $P = 0.0001$ ) had a significant effect on growth. We separated our dataset by sex to determine whether the same variables (year, island, and behavior) had an effect on growth once the effect of sex had been removed from the model. We were unable to extract the effect of sex from island because the sample size would have been significantly reduced.

The global model represented a relatively good fit to our data for males (active *vs* nursing,  $R^2 = 0.5$ ; inactive *vs* nursing,  $R^2 = 0.5$ ) but not for females (active *vs* nursing,  $R^2 = 0.2$ ; inactive *vs* nursing,  $R^2 = 0.2$ ). All variables were significant except island between San Jorge and Los Islotes ( $P = 0.74$ ) in the active *vs* nursing model, and island between San Jorge and Los Islotes ( $P = 0.85$ ) and inactive ( $P = 0.1$ ) in the inactive *vs* nursing model ( $P = 0.1$ ) for males. When non-significant variables were dropped from the global model, the fit of the alternative model was very low ( $R^2 = 0.2$ ), so we concluded that the global model was the best. On the other hand, all variables except island between San Jorge and Los Islotes were significant for both active *vs* nursing ( $P = 0.03$ ) and inactive *vs* nursing ( $P = 0.03$ ) in females. Active behaviors were negatively correlated with male growth ( $\beta = -0.0005$ ), whereas nursing was positively correlated with this parameter ( $\beta = 0.002$ ; active *vs* nursing model). Inactive and nursing behaviors were both positively correlated ( $\beta = 0.0004$  and  $\beta = 0.002$ , respectively) with male growth.

amamantamiento *vs* activo ( $P = 0.03$ ) y *vs* inactivo ( $P = 0.03$ ) en hembras. Se observó una correlación negativa entre el comportamiento activo y el crecimiento de machos ( $\beta = -0.0005$ ), mientras que amamantamiento estuvo positivamente correlacionado con este parámetro ( $\beta = 0.002$ ; modelo de activo *vs* amamantamiento). El comportamiento inactivo y el de amamantamiento estuvieron positivamente correlacionados ( $\beta = 0.0004$  y  $\beta = 0.002$ , respectivamente) con el crecimiento de los machos.

## DISCUSIÓN

Es importante identificar las relaciones no invasivas entre la condición y el comportamiento de los animales debido al efecto que pueden tener las perturbaciones humanas en sus comportamientos (e.g., Allen *et al.* 1984, Boydston *et al.* 2003, Rode *et al.* 2006). En el caso del lobo marino de California, los disturbios causados por turistas y pescadores afectan el éxito reproductivo y las tasas de crecimiento de la población (French *et al.*, in press). Por tanto, el desarrollo de técnicas no invasivas para evaluar la salud de la población podría ser de utilidad para los administradores de recursos que están interesados en determinar la demografía y salud poblacional sin influenciar las tendencias poblacionales actuales y futuras que podrían resultar impactadas por perturbaciones humanas.

La variable sexo fue el factor que más afectó las tasas de crecimiento de los lobos marinos de California en el

## DISCUSSION

Identifying non-invasive relationships between animal condition and behavior is important in light of the effects of human disturbance on animal behaviors (e.g., Allen *et al.* 1984, Boydston *et al.* 2003, Rode *et al.* 2006). In California sea lions, human disturbances in the form of tourists and fishermen influence reproductive success and population growth rates (French *et al.*, in press). Thus, the development of non-invasive approaches to assess population health may assist resource managers interested in determining current population demography and health without influencing current and future population trends that may be affected by human disturbance.

The sex variable was the most important factor influencing growth rates in California sea lions in the GC. We also found that behavioral surrogates were positively related to growth rates of male pups, although there was no relationship between behaviors of females and their growth or condition. Our measurements may be more accurate in predicting male growth rates because of their faster growth within the first few months of life (Ono and Boness 1996). Female pups grow more steadily throughout their first year, whereas male pups grow at a much faster rate for a longer period of time due to differing metabolic rates, larger size at birth, and increased milk intake compared with female pups, making males more efficient at nursing (Ono and Boness 1996). Behavioral correlates of female growth may still exist, but on a year-long time scale rather than during the neonate time period measured in this study, and warrant further investigation.

Although our findings indicate that neonate growth of females is not correlated with our selected measurements of behavior, the significant relationship between measurements of male pup behaviors and their growth rates suggests that measurements of behavioral activity may serve as a proxy to measurements of individual growth rates. Thus, we have gained insight into the relationship between the behavior of male pups and growth rates that could benefit studies of sea lion population trends. Our findings suggest that resource managers interested in assessing the population health of sea lions could use non-invasive behavioral observations of male pups as an alternative to capture and handling techniques, reducing overall human disturbance.

Understanding the relationship between male behavior and growth using our non-invasive measurements may enhance our understanding of the population as a whole and improve estimates of future viability (Gerber 2006, Le Galliard *et al.* 2006). By acquiring this information using non-invasive measurements, we can gain insight without the potentially negative consequences of frequently using more invasive techniques. Our approach may be particularly important for pinnipeds that are more sensitive to human disturbances (e.g., seals) by providing a non-invasive method for researchers to obtain information on their current status

GC. También se observó una relación positiva entre el comportamiento y las tasas de crecimiento de los neonatos machos, pero no se observó una relación entre el comportamiento de las hembras y su crecimiento o condición. Nuestras mediciones posiblemente sean más precisas para predecir las tasas de crecimiento de los machos ya que éstos crecen de forma más rápida durante sus primeros meses de vida (Ono y Boness 1996). Las crías hembras crecen de forma más constante durante su primer año de vida, mientras que los machos crecen a un paso más rápido durante un periodo de tiempo más largo debido a sus distintas tasas metabólicas, mayor tamaño al nacer y mayor consumo de leche en comparación con las hembras, lo cual los hace más eficientes para amamantar (Ono y Boness 1996). Podrían existir correlaciones entre el comportamiento y el crecimiento de las hembras, pero a escala de un año más que durante el periodo neonatal registrado en este estudio, las cuales ameritan mayor investigación.

Aunque nuestros resultados indican que el crecimiento de las hembras neonatas no se correlaciona con los comportamientos seleccionados, la fuerte correlación entre las tasas de crecimiento y el comportamiento de las crías de machos sugiere que las mediciones de su comportamiento pueden ser representativas de las mediciones de las tasas individuales de crecimiento. La información obtenida sobre la relación entre el comportamiento y las tasas de crecimiento de las crías macho podría ser útil para otros estudios de las tendencias poblacionales de lobos marinos. Los resultados sugieren que los administradores de recursos, interesados en evaluar la salud de la población, podrían realizar observaciones no invasivas del comportamiento de los neonatos machos como una alternativa de las técnicas de captura y manipulación, reduciendo de esta manera el disturbio humano.

La evaluación de la relación entre el comportamiento y el crecimiento de los machos usando técnicas no invasivas mejoraría nuestro conocimiento de la población global así como las estimaciones de su viabilidad posterior (Gerber 2006, Le Galliard *et al.* 2006). Si se adquiere esta información mediante mediciones no invasivas se evitarían las potenciales consecuencias negativas frecuentemente asociadas con las técnicas invasivas. Nuestro enfoque podría ser particularmente importante en el caso de los pinípedos que son más sensibles a los disturbios humanos, como las focas, al proporcionar un método no invasivo que permitiría obtener información de su estatus actual (Allen *et al.* 1984, Richardson *et al.* 1995). Sin embargo, debido a las incertidumbres en la evaluación de las tasas de crecimiento de las crías hembras, las actividades de captura y manipulación probablemente sigan siendo necesarias para obtener una idea completa de la salud de la población. Por otro lado, para obtener información próxima de la salud poblacional, las mediciones no invasivas de comportamiento ofrecen un método sencillo para determinar las tasas de crecimiento de las crías macho.



(Allen *et al.* 1984, Richardson *et al.* 1995). However, because of caveats associated with understanding female pup growth rates, capture and handling activities may still be necessary to yield a complete picture of population health. But for a proximate view of population health, our non-invasive measurements of behavior offer an easy method to determine growth rates of male pups.

Our findings may differ to other studies that found strong relationships between behavior and condition and growth rates (Geist 1971, Krebs *et al.* 1973, Shackleton 1973) for several reasons. First, our results may differ between sexes because of the starting points in terms of health and condition for male and female pups at birth. Also, we focused on the neonate period rather than on the entire period of pup development, so the relationship between those variables may be apparent if we extended our study to the entire lactation phase of approximately one year and took multiple measurements to detect differences in those variables. Finally, we estimated body condition using a model developed for a species of seal and it may not adequately fit sea lions.

Although our results were significant for male pups and their behaviors related to individual growth rates, further studies would enrich our understanding of this relationship by addressing behavior in different ways. Each individual pup was sampled once, and due to the relatively similar birth dates of pups in a given season, age was not considered to be a significant factor (Ono *et al.* 1987). However, to better incorporate behavior into demographic modeling, behavior and growth rates should be determined for all age classes and sexes. While investigating the growth rates of pups may provide a snapshot of how the pup population is doing that year, by including all age classes and growth rates it may be possible to determine the overall population health for a longer period of time. Our results contribute to the general understanding of mammalian conservation, and build upon previous studies that demonstrate relationships between behavior and growth rates (e.g., Krebs *et al.* 1973, Shackleton 1973). These results have broad implications for developing approaches to minimize human disturbances in animal populations, while still accurately assessing population health. Non-invasive methods are particularly relevant for populations that are sensitive to human disturbances, although further research is needed in light of the threatened status of such populations.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

This material is based upon work supported by the National Science Foundation under grant No. 0347960 to LR Gerber. DS Green was supported by grants from the ASU Office of the Provost through the School of Life Sciences Undergraduate Biology Enrichment Program (SOLUR), and CJ Hernández-Camacho was supported by a grant from the Mexican Council for Science and Technology (CONACYT). This study was conducted under SGPA/DGVS/04160, 05325,

Los resultados obtenidos en este trabajo podrían diferir de los de otros estudios que encontraron una fuerte relación entre el comportamiento y la condición y las tasas de crecimiento (Geist 1971, Krebs *et al.* 1973, Shackleton 1973) por varias razones. Primero, nuestros resultados para machos y hembras pueden diferir debido a los puntos de partida en cuanto a la salud y condición de los neonatos de ambos sexos al nacer. Asimismo, nos enfocamos en el periodo neonatal más que en todo el periodo de desarrollo de las crías, por lo que la relación entre esas variables podría ser aparente si nuestro estudio se extendiera a cubrir toda la fase de lactancia que dura aproximadamente un año y si se tomaran mediciones múltiples para detectar las diferencias entre esas variables. Finalmente, se estimó la condición corporal usando un modelo desarrollado para una especie de foca, la cual podría no ser adecuada para lobos marinos.

Aunque nuestros resultados fueron significativos para las crías macho y su comportamiento relacionado con las tasas de crecimiento individual, estudios adicionales enriquecerían nuestro conocimiento de esta relación al estudiar el comportamiento de diferentes formas. Cada individuo se muestreó una sola vez, y debido a que las fechas de nacimiento eran relativamente similares, no se consideró que la edad fuera un factor significativo (Ono *et al.* 1987). No obstante, para un mejor incorporamiento del comportamiento en los modelos demográficos, sería útil determinar el comportamiento y las tasas de crecimiento para todas las clases de edad y ambos sexos. Mientras que la evaluación de las tasas de crecimiento de las crías puede proporcionar una idea de su estado actual, si se incluyeran todas las clases de edad y tasas de crecimiento, sería posible determinar la salud poblacional global para un mayor periodo de tiempo. Nuestros resultados contribuyen al conocimiento general de la conservación de mamíferos y confirman lo publicado en otros estudios que demuestran relaciones entre el comportamiento y las tasas de crecimiento (e.g., Krebs *et al.* 1973, Shackleton 1973). Estos resultados tienen amplias implicaciones en el desarrollo de métodos para minimizar las perturbaciones humanas de las poblaciones de animales y al mismo tiempo poder evaluar de forma precisa la salud poblacional. Las técnicas no invasivas son particularmente relevantes en el caso de las poblaciones que son sensibles a los disturbios humanos, pero se requieren estudios adicionales considerando el estatus de estas poblaciones amenazadas.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue apoyado por la Fundación Nacional de Ciencias de los Estados Unidos (subvención No. 0347960 a LR Gerber). DS Green recibió una beca de la Universidad Estatal de Arizona, a través del School of Life Sciences Undergraduate Biology Enrichment Program (SOLUR), y CJ Hernández-Camacho recibió una beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México).

and 02709 research permits in the Gulf of California, Mexico. We are grateful to the members of the Gerber lab, K McGraw and A Smith, for insightful comments on the manuscript. We also thank the Lobos field crews for excellent field assistance and M Zuo for statistical advice.

## REFERENCES

Allen SG, Ainley DG, Page GW, Ribic CA. 1984. The effect of disturbance on harbor seal haul out patterns at Bolinas Lagoon, California. *Fish B-NOAA* 82: 493–500.

Altmann J. 1974. Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour* 49: 227–267.

Boltnev AI, York AE, Antonelis GA. 1998. Northern fur seal young: Interrelationships among birth size, growth, and survival. *Can. J. Zool.* 76: 843–854.

Boydston EE, Kapheim KM, Watts HE, Szykman M, Holekamp KE. 2003. Altered behaviour in spotted hyenas associated with increased human activity. *Anim. Conserv.* 6: 207–219.

Burek KA, Gulland FMD, Sheffield G, Beckmen KB, Keyes E, Spraker TR, Smith AW, Skilling DE, Evermann JF, Stott JL, Saliki JT, Trites AW. 2005. Infectious disease and the decline of Steller sea lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska, USA: Insights from serologic data. *J. Wildl. Dis.* 41: 512–524.

Castellini MA, Kooyman GL. 1990. Length, girth and mass relationships in Weddell seals (*Leptonychotes weddellii*). *Mar. Mamm. Sci.* 6: 75–77.

Castellini MA, Davis RW, Loughlin TR, Williams TM. 1993. Blood chemistries and body condition of Steller sea lion pups at Marmot Island, Alaska. *Mar. Mamm. Sci.* 9: 202–208.

Clutton-Brock TH, Ilius AW, Wilson K, Grenfell BT, MacColl ADC, Albon SD. 1997. Stability and instability in ungulate populations: An empirical analysis. *Am. Nat.* 149: 195–219.

Crone EE. 2001. Is survivorship a better fitness surrogate than fecundity? *Evolution* 55: 2611–2614.

Eberhardt LL. 1985. Assessing the dynamics of wild populations. *J. Wildl. Manage.* 49: 997–1012.

Ellis SL, Bowen WD, Boness DJ, Iverson SJ. 2000. Maternal effects on offspring mass and stage of development at birth in the harbor seal, *Phoca vitulina*. *J. Mammal.* 81: 1143–1156.

French SS, González-Suárez M, Young JK, Durham S, Gerber LR. Human disturbance influences reproductive success and growth in California sea lions (*Zalophus californianus*). *Conserv. Biol.* (in press).

García-Aguilar MC, Aurióles-Gamboa D. 2003. Breeding season of the California sea lion (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. *Aquat. Mamm.* 29: 573–583.

Geist V. 1971. *The Mountain Sheep: A study in behaviour and evolution*. Chicago Univ. Press, Chicago, 399 pp.

Gerber LR. 2006. Including behavioral data in demographic models improves estimates of population viability. *Front. Ecol. Environ.* 4: 419–427.

González-Suárez M, McCluney KE, Aurióles D, Gerber LR. 2006. Incorporating uncertainty in spatial structure for viability predictions: A case study of California sea lions (*Zalophus californianus californianus*). *Anim. Conserv.* 9: 219–227.

Hastings KK, Testa JW. 1998. Maternal and birth colony effects on survival of Weddell seal offspring from McMurdo Sound, Antarctica. *J. Anim. Ecol.* 67: 722–740.

Krebs CJ, Gaines MS, Keller BL, Myers JH, Tamarin RH. 1973. Population cycles in small rodents. *Science* 179: 35–41.

Este estudio se desarrolló en el Golfo de California, México, bajo los permisos de investigación SGPA/DGVS/04160, 05325 y 02709. Se agradece a K McGraw y A Smith sus valiosos comentarios al manuscrito, así como a los asistentes de campo su excelente ayuda y a M Zuo sus consejos estadísticos.

Traducido al español por Christine Harris.

Kretzmann M, Mentzer L, DiGiovanni R, Leslie MS, Amato G. 2006. Microsatellite diversity and fitness in stranded juvenile harp seals (*Phoca groenlandica*). *J. Hered.* 97: 555–560.

Kuiken T, Bennett PM, Allchin CR, Kirkwood JK, Baker JR, Lockyer CH, Walton MJ, Shedrick MC. 1994. PCBs, cause of death and body condition in harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from British waters. *Aquat. Toxicol.* 28: 13–28.

Kutner MH, Nachtsheim CJ, Neter J, Li W. 2005. *Applied Linear Statistical Models*. McGraw-Hill, New York, 1396 pp.

Labrada-Martagón V, Aurióles-Gamboa D, Martínez-Díaz SF. 2005. Natural and human disturbance in a rookery of the California sea lion (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. *Latin Am. J. Aquat. Mamm.* 4: 175–185.

Le Boeuf BJ, Crocker DE. 2005. Ocean climate and seal condition. *BMC Biol.* 3: 9.

Le Galliard JF, Gundersen G, Andreassen HP, Stenseth NC. 2006. Natal dispersal, interactions among siblings and intrasexual competition. *Behav. Ecol.* 17: 733–740.

Luque SP, 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. Mamm. Sci.* 17: 147–160.

Luque SP, Aurióles-Gamboa D. 2002. Estimation of body volume and body density in California sea lion pups. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 82: 1019–1022.

McMahon CR, Hindell MA, Burton HR, Bester MN. 2005. Comparison of southern elephant seal populations, and observations of a population on a demographic knife-edge. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 288: 273–283.

Moller AP, Christe P, Erritzoe J, Mavarez J. 1998. Condition, disease and immune defense. *Oikos* 83: 301–306.

Ono KA, Boness DJ. 1996. Sexual dimorphism in sea lion pups: Differential maternal investment, or sex-specific differences in energy allocation? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 31–41.

Ono KA, Boness DJ, Oftedal OT. 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.

Osterhaus ADME, Groen J, Spijkers HEM, Broeders HWJ, UytdeHaag FGCM, de Vries P, Teppema JS, Visser IKG, van de Bildt MWG, Vedder EJ. 1990. Mass mortality in seals caused by a newly discovered virus-like morbillivirus. *Vet. Microbiol.* 23: 343–350.

Pojar TM, Bowden DC. 2004. Neonatal mule deer fawn survival in west-central Colorado. *J. Wildl. Manage.* 68: 550–560.

Richardson WJ, Greene CR, Malme CI, Thomson DH. 1995. *Marine Mammals and Noise*. Academic Press, San Diego, 576 pp.

Rode KD, Farley SD, Robbins CT. 2006. Behavioral responses of brown bears mediate nutritional effects of experimentally introduced tourism. *Biol. Conserv.* 133: 70–80.

- Scott ME. 1988. The impact of infection and disease on animal populations: Implications for conservation biology. *Conserv. Biol.* 2: 40–56.
- Shackleton DM. 1973. Population quality and bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis* Shaw). Ph.D. dissertation, University of Calgary, Alberta.
- Singer FJ, Harting A, Symonds KK, Coughenour MB. 1997. Density dependence, compensation, and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park. *J. Wildl. Manage.* 61: 12–25.
- Szteren D, Aurióles D, Gerber LR. 2006. Population status and trends of the California sea lion (*Zalophus californianus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. Sea Lions of the World: Alaska Sea Grant College Program.
- Underwood JG, Hernández-Camacho CJ, Aurióles-Gamboa D, Gerber LR. 2008. Estimating sustainable bycatch rates for California sea lion populations in the Gulf of California. *Conserv. Biol.* 22: 701–710.
- Unsworth JW, Pac DF, White GC, Bartmann RM. 1999. Mule deer survival in Colorado, Idaho, and Montana. *J. Wildl. Manage.* 63: 315–326.
- Wheatley KE, Bradshaw CJA, Davis LS, Harcourt RG, Hindell MA. 2006. Influence of maternal mass and condition on energy transfer in Weddell seals. *J. Anim. Ecol.* 75: 724–733.
- White GC, Lubow BC. 2002. Fitting population models to multiple sources of observed data. *J. Wildl. Manage.* 66: 300–309.
- Young, JK, Hernández-Camacho CJ, Gerber LR. 2007. Long-distance movement of a pinniped neonate. *Mar. Mamm. Sci.* 23: 926–930.

*Received November 2009;  
accepted June 2010.*