

**EL DESARROLLO DEL CRÁNEO DEL LOBO MARINO DE CALIFORNIA  
(*Zalophus californianus californianus*)**

**SKULL DEVELOPMENT OF THE CALIFORNIA SEA LION  
(*Zalophus californianus californianus*)**

María de Jesús Vázquez-Cuevas

Anelio Aguayo-Lobo<sup>†</sup>

Luis Medrano-González\*

Laboratorio de Mamíferos Marinos, Facultad de Ciencias  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Circuito exterior, Ciudad Universitaria  
México, DF, 04510, México

\* E-mail: [lmg@hp.ciencias.unam.mx](mailto:lmg@hp.ciencias.unam.mx)

Recibido en enero de 1998; aceptado en octubre de 1999.

**RESUMEN**

En este trabajo se describe el desarrollo craneal en machos y hembras del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*) mediante el examen de 87 cráneos recolectados en el Golfo de California entre 1982 y 1991. Se registraron 43 medidas, 9 características cualitativas y se contó el número de bandas de dentina de los caninos superiores adicionales a la banda natal. Se calcularon parámetros de crecimiento con la ecuación de von Bertalanffy y se usaron distorsiones cartesianas para esquematizar el crecimiento del cráneo. Para simplificar la descripción del crecimiento, se hicieron las siguientes agrupaciones: (1) caja craneana, (2) aparato auditivo, (3) aparato masticatorio y (4) aparato nasal. Los machos con cero bandas de dentina presentan cráneos ligeramente menores que los de las hembras pero se desarrollan más rápido. El cráneo de los machos alcanza un tamaño mayor que el de las hembras y en los machos más viejos parece haber reducción ósea en la muestra analizada. La caja craneana es la parte más desarrollada cerca del nacimiento y la que tiene menos cambios posteriores. El puente frontal es la parte que presenta mayores cambios durante el crecimiento. El puente frontal y la cresta sagital son estructuras donde la asimetría es evidente. El dimorfismo sexual puede reconocerse en las proporciones craneales desde el nacimiento. El cráneo de las hembras presenta un crecimiento relativamente uniforme en tiempo así como en ancho y largo. En los machos el cráneo después del nacimiento crece más en longitud y posteriormente más en ancho. Esta heterogeneidad es más marcada en el aparato masticador. La capacidad de remodelación ósea de las distintas partes es independiente de su grado de dimorfismo sexual. La variación en la muestra examinada indica la necesidad de estudiar el desarrollo craneal con relación a variaciones geográficas y ambientales, así como con relación a los hábitos de los animales durante su vida.

**Palabras clave:** lobo marino de California, dimorfismo sexual, desarrollo craneal, distorsiones cartesianas, modelos de crecimiento

<sup>†</sup> Adscripción actual: Instituto Antártico Chileno.

**ABSTRACT**

This work describes the skull development in males and females of the California sea lion (*Zalophus californianus californianus*) examined in 87 specimens collected in the Gulf of California between 1982 and 1991. Forty-three measurements, nine qualitative characters and the number of upper-canine-tooth dentine layers, in addition to the natal layer, were recorded. Growth parameters were calculated with the von Bertalanffy equation and Cartesian distortions were used to schematize the skull development. To simplify the description of development, the skull was divided into the following parts: (1) braincase, (2) auditive apparatus, (3) masticatory apparatus and (4) nasal apparatus. Males with zero tooth dentine layers have skulls slightly smaller than those of females but they grow faster. Male skulls grow larger than those of females but the older males in the sample examined seem to have bone reduction. The most developed part of the skull at birth is the braincase, which also shows the smallest change thereafter. The frontal ridge shows the most changes during postnatal growth. The frontal ridge and sagittal crest are structures with evident asymmetry. Sexual dimorphism may be recognized in the skull proportions since birth. The female skulls grow fairly uniform in time, as well as in length and width. In the males, the skull grows more in length after birth and more in width thereafter. This heterogeneity is more marked in the masticatory apparatus. The capacity of bone remodelling in the different parts is not related to their degree of sexual dimorphism. The variation in the sample examined shows the need to study skull development in relation to geographic and environmental variations, as well as in relation to the habits of the animals throughout their life.

**Key words:** California sea lion, sexual dimorphism, skull development, Cartesian distortions, growth models.

**INTRODUCCIÓN**

El dimorfismo sexual y la poliginia de los otáridos han evolucionado con relación a la competencia entre los machos por un número restringido de sitios y momentos adecuados para la reproducción, definidos por factores diversos entre los que destacan la estacionalidad y los depredadores terrestres (Bartholomew, 1970; Stirling, 1982), así como una optimización de la energía disponible para la reproducción en relación con la masa corporal (Reiss, 1989). La poliginia y el dimorfismo sexual son temas importantes para la investigación y la conservación de especies con estas características. En el caso del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus* Lesson, 1828) en el Golfo de California, se tiene una población que se recupera luego de reducirse por un periodo de captura comercial durante la segunda mitad del

**INTRODUCTION**

Sexual dimorphism and polygyny in otariids have evolved in relation to competition between males for a restricted number of sites and times adequate for reproduction, which are defined by several factors that include seasonality, terrestrial predators (Bartholomew, 1970; Stirling, 1982) and optimization of the energy devoted to reproduction in relation to body mass (Reiss, 1989). Polygyny and sexual dimorphism are key considerations in the research and conservation of species with these characteristics. The population of the California sea lion (*Zalophus californianus californianus* Lesson, 1828), in the Gulf of California, is in recovery after being reduced by commercial catches during the second half of the 19th century and the first half of the 20th century. Even though these catches probably did not remove a significant number of animals

siglo XIX y la primera mitad del siglo XX. Aunque esta captura pudo no haber representado una remoción significativa de animales y esta población actualmente está cerca de su tamaño pristino, como el lobo marino es una especie poliginica, pudieron haber alteraciones en la capacidad de respuesta poblacional ante fenómenos de mortalidad si los machos adultos fueron una clase de sexo/edad particularmente afectada (Lluch-Belda, 1969; Zavala-González, 1993). Aunque el estudio específico de este conjunto de problemas se aborda principalmente a través de la ecología y genética poblacional, investigaciones sobre morfología pueden dar información de efectos fenotípicos de sucesos diversos en otros niveles fenomenológicos. Ejemplo de ello es el efecto de la contaminación en la asimetría craneal de las focas grises, *Halichoerus grypus*, en el Mar Báltico (Zakharov y Yablokov, 1990). En general, como reflejo de la biología de especies poliginicas, el dimorfismo sexual de *Z. californianus* es una consideración potencialmente útil en la investigación sobre la ecología y la biología reproductiva de esta especie que enfrenta varios problemas de conservación en México descritos por Aurióles-Gamboa *et al.* (1993).

Este trabajo describe el desarrollo craneal del lobo marino de California como una base para contextualizar un criterio morfológico en el estudio de la ecología de esta especie. El cráneo brinda mucha información sobre la vida de los vertebrados; es una estructura que se preserva bien y eso posibilita usar su estudio en inferencias históricas. Las principales características craneales de *Z. californianus* son la presencia de una cresta sagital bien desarrollada y fácilmente distinguible en los machos adultos; cráneos alargados en hembras y machos juveniles, con huesos nasales elongados; presencia del canal aliesfenoides y proceso supraorbital; paladar ancho con piso ligeramente cóncavo y superficie de la bula timpánica irregular; y presencia del hueso lacrimal (King, 1954, 1971).

and the present population is close to its pristine size, since the California sea lion is a polygynic species, alterations in the population's response capacity to mortality events might have occurred if the adult males were a particular sex/age class affected (Lluch-Belda, 1969; Zavala-González, 1993). The study of this set of problems is primarily approached through population ecology and genetics but morphological research may provide insight on phenotypic effects of other phenomenological levels. An example of this is the effect of pollution on the skull asymmetry of the gray seal, *Halichoerus grypus*, in the Baltic Sea (Zakharov and Yablokov, 1990). In general, due to the biology of polygynic species, sexual dimorphism of *Z. californianus* is potentially useful for insight on the ecology and reproductive biology of this species, which faces several conservation problems in Mexico as described by Aurióles-Gamboa *et al.* (1993).

This work describes the skull development of the California sea lion as a basis to contextualize a morphological criterion for ecological research of this species. The skull is quite an informative structure about the life of vertebrates. It can be well preserved and this allows its use in studies for historic inferences. The main cranial characteristics of *Z. californianus* are the presence of a well-developed sagittal crest that is easily distinguished in adult males; long skulls with elongate nasal bones in females and young males; an alisphenoid groove and supraorbital process; a broad palate with slightly concave floor; an irregular surface of the tympanic bulla; and a lacrimal bone (King, 1954, 1971). Scheffer (1958, 1967) also identified a mastoid process surface not continuous with the tympanic bulla, dentaries not solidly fused, more than one mentoid foramen, a hollowed orbit-antemedial-wall, narrow snout and short pterygeid process. For *Z. californianus californianus*, Hall (1981) considered the

Adicionalmente, Scheffer (1958, 1967) identificó una superficie del proceso mastoideo no continua con la bula timpánica, dentarios no fusionados sólidamente, más de un foramen mentoideo, pared anteromedial de la órbita perforada, rostro estrecho y proceso pterigoideo corto. Para la subespecie *Z. californianus californianus*, Hall (1981) agregó como característica las raíces del arco cigomático estrechas. Lowry y Folk (1990) propusieron la utilización de cinco medidas de los dientes caninos para identificar el sexo en estos animales. El primer informe que conocen los autores de este trabajo sobre el crecimiento craneal en *Z. californianus* es el de Orr *et al.* (1970), quienes compararon la población de la costa Pacífica norteamericana con la del Golfo de California. Estos autores registraron diez medidas, contaron las estrías o bandas de dentina de los dientes caninos para estimar la edad y la correlacionaron con nueve zonas de suturación craneal. Tovar-Aguilar (1989) describió el crecimiento en longitud y ancho del cráneo, así como el incremento en la longitud y ancho de la cresta sagital en lobos marinos machos del Golfo de California. Recientemente, Maldonado-Orozco (1997) ha descrito el desarrollo de medidas craneales en lobos marinos de California de ambos sexos provenientes del Golfo de California y de la costa Pacífica de la península de Baja California para determinar indicadores craneométricos de edad y sexo.

Con base en Vázquez-Cuevas (1993), en este trabajo se analiza el desarrollo craneal del lobo marino de California, como se observa en ejemplares del Golfo de California, atendiendo a caracterizar el crecimiento diferencial de machos y hembras de esta especie dimórfica. Se describe el desarrollo craneal aplicando distorsiones cartesianas (Thompson, 1942) y la ecuación de von Bertalanffy (1976) ya que ésta tiene una base fisiológica. Se desarrolla una descripción del crecimiento por regiones

narrow zygomatic arch roots as characteristic for this subspecies. Lowry and Folk (1990) proposed the usage of five measurements of the canine teeth to identify sex in these animals. The first report we know of about the skull development of *Z. californianus* is that of Orr *et al.* (1970), who compared the populations from the North American Pacific coast and the Gulf of California. They recorded ten measurements, counted the canine-tooth dentine layers to estimate age and correlated these data with nine zones of cranial suturation. Tovar-Aguilar (1989) described skull growth in length and width, as well as the length and width of the sagittal crest in adult male sea lions of the Gulf of California. Recently, Maldonado-Orozco (1997) described the development of skull measurements in California sea lions of both sexes from the Gulf of California and the Pacific coast of the Baja California peninsula to determine craniometric indicators of age and sex.

Based on Vázquez-Cuevas (1993), the skull development of specimens of California sea lions from the Gulf of California is analyzed in order to characterize the differential growth in males and females of this dimorphic species. Skull development is described using Cartesian distortions (Thompson, 1942) and the von Bertalanffy equation (1976) since it has a physiological basis. A regional growth description is made to synthesize the complex process of skull development in this mammal.

## METHODS

The materials examined belong to the Osteological Collection of Marine Mammals at the Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (FCMM). The skulls were collected between 1982 and 1991 at Estanque, San Esteban, Granito and Ángel de la Guarda islands and in Bahía de los Ángeles, Gulf of California. The sample was composed

con la que se intenta sintetizar el complejo proceso de desarrollo del cráneo de este mamífero.

## MÉTODOS

El material examinado pertenece a la Colección Osteológica de Mamíferos Marinos de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (FCMM) y se recolectó entre 1982 y 1991, en las islas Estanque, San Esteban, Granito y Ángel de la Guarda, así como en la Bahía de los Ángeles, Golfo de California. La muestra se compuso de 47 cráneos de machos y 40 de hembras, con edades de cero a 14 bandas de dentina adicionales a la banda natal. Los cráneos se sumergieron en agua hirviendo con detergente para retirar tejidos no óseos y eliminar la grasa contenida en el hueso, se lavaron con agua corriente, se blanquearon con agua oxigenada y se secaron al sol. Los cráneos se cubrieron con una mezcla de pegamento blanco y agua en proporción 1:1 (Vázquez-Cuevas, 1993).

Los elementos óseos que componen al cráneo se denominaron con las nomenclaturas para mamíferos de Kowalski (1981) y Vaughan (1986) en castellano e inglés, respectivamente (fig. 1). Se registró un total de 43 medidas con uso de un antropómetro y regla metálica graduada en milímetros (tabla 1). La medición de cada ejemplar se hizo dos veces en días diferentes y todas las mediciones se hicieron por sólo una persona para controlar el error de medición (Palmeirim, 1998). Se midieron 37 cráneos de machos y 29 de hembras y se examinaron otros 10 cráneos de machos y 11 de hembras para registrar las características mencionadas más abajo. Las medidas se basaron en 15 utilizadas por De Blase y Martin (1979), 16 de King (1954, 1972), 4 de Scheffer (1958), 3 de Orr *et al.* (1970) y 5 de Vázquez-Cuevas (1993). El error de repeticiones de medición, cuando lo hubo, correspondió a la

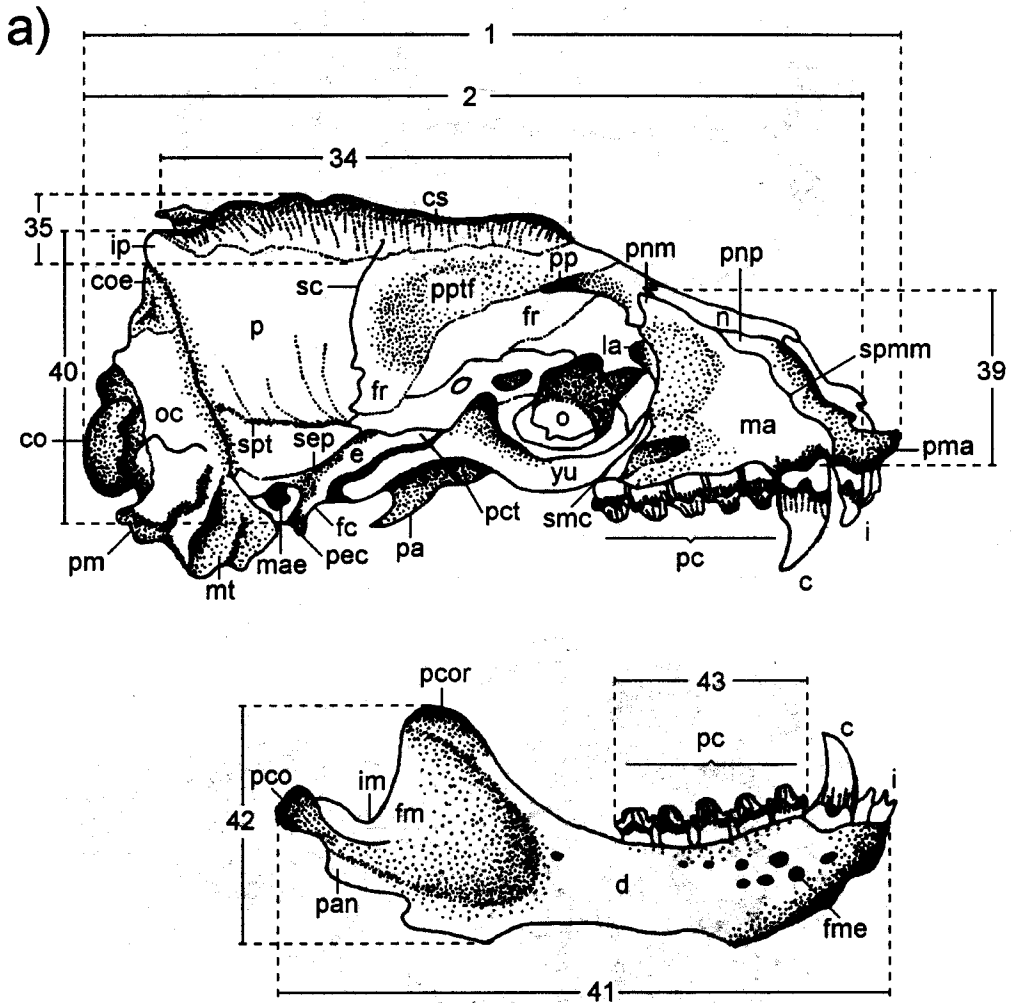
of 47 male and 40 female skulls, with ages ranging from zero to 14 canine tooth dentine layers in addition to the natal layer. The skulls were submerged in boiling water with detergent to remove the soft tissues and fat embedded in the bone. After rinsing with water, the skulls were destained with hydrogen peroxide and then dried in the sun. The skulls were covered with a mixture of white glue and water in a 1:1 proportion (Vázquez-Cuevas, 1993).

The skull bones were denominated with the nomenclatures used by Kowalski (1981) and Vaughan (1986) in Spanish and English, respectively (fig. 1). A total of 43 measurements were taken with an anthropometer and a millimetric metal ruler (table 1). Each specimen was measured twice on different days and all measurements were made by the same person to control measurement error (Palmeirim, 1998). Thirty-seven male skulls and 29 female skulls were measured. Another 10 male skulls and 11 female skulls were also examined to register the characteristics mentioned below. Fifteen measurements were based on De Blase and Martin (1979), sixteen on King (1954, 1972), four on Scheffer (1958), three on Orr *et al.* (1970) and five on Vázquez-Cuevas (1993). The error between measurement repetitions, when it occurred, corresponded to the resolution of the measurement instrument (1 mm). The average relative error was 1.0% with a maximum for measurement 13 (magnitud ~ 10 mm; error ~ 10%).

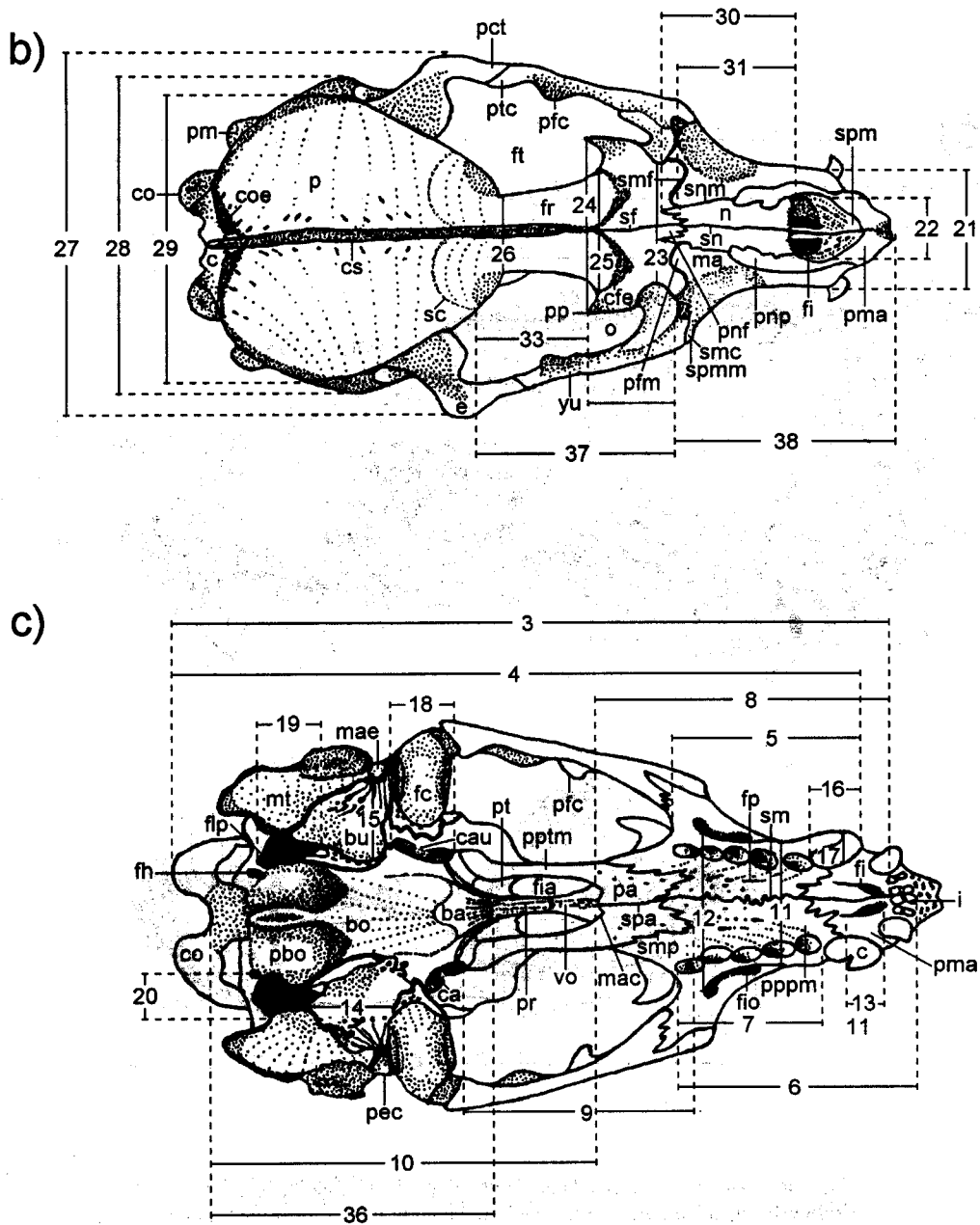
Sex was identified at the collection site, when possible, or by *a posteriori* observations of the sagittal crest, which is distinctive in adult males (King, 1954). Sex was also identified following the inference of Lowry and Folk (1990), which is based on the fact that male canine teeth are larger, wider and more curved than those of females. The age of each individual was defined as the number of dentine layers in the upper canine teeth in addition to

**Figura 1.** Cráneo de un macho adulto del lobo marino de California, indicando los elementos óseos y las medidas registradas en la tabla I. (a) Vista lateral, (b) vista dorsal y (c) vista ventral. **ba:** basiesfenoides, **bo:** basioccipital, **bs:** borde supraorbital, **bu:** bula timpánica, **c:** canino, **ca:** canal aliesfenoides, **cau:** conducto auditivo, **cfe:** cresta frontal externa, **co:** cóndilo occipital, **coe:** cresta occipital externa, **cs:** cresta sagital, **d:** dentario, **e:** escamoso, **fc:** fosa cóndilar, **fh:** forámenes hipoglosos, **fi:** forámenes incisivos, **fia:** fosa interalar, **fio:** foramen intraorbital, **flp:** foramen lacerado posterior, **fm:** fosa mandibular, **fme:** forámenes mentoideos, **fp:** fisura palatina, **fr:** frontal, **ft:** fosa temporal, **i:** incisivos, **im:** incisura mandibular, **ip:** interparietal, **la:** lacrimal, **ma:** maxilar, **mac:** margen anterior de la coana, **mae:** meato auditivo externo, **mt:** mastoideo, **n:** nasal, **o:** órbita ocular, **oc:** occipital, **p:** parietal, **pa:** palatino, **pan:** proceso angular, **pbo:** pars basilis del occipital, **pc:** postcaninos, **pco:** proceso condilar, **pcor:** proceso coronoides, **pct:** proceso cigomático del temporal, **pec:** proceso extracetabular, **pfc:** proceso frontal del cigomático, **pfm:** proceso frontal del maxilar, **pm:** proceso mastoideo, **pma:** premaxilar, **pnf:** proceso nasal del frontal, **pnm:** proceso nasal del maxilar, **pnp:** proceso nasal del premaxilar, **pp:** proceso postorbital, **pppm:** proceso palatino del premaxilar, **pptf:** parte parieto-temporal del frontal, **ptc:** proceso temporal del cigomático, **sc:** sutura coronal, **sf:** sutura frontal, **pptm:** proceso pterigoides del maxilar, **pr:** presfenoides, **pt:** pterigoides, **sep:** sutura escamoso parietal, **sm:** sutura maxilar, **smc:** sutura maxilocigomática, **smf:** sutura maxilofrontal, **smp:** sutura maxilopalatina, **sn:** sutura nasal, **snm:** sutura nasomaxilar, **spa:** sutura palatina, **spm:** sutura premaxilar, **spmm:** sutura premaxilar-maxilar, **spt:** sutura parietotemporal, **vo:** vómer, **yu:** yugal. Tomado de Vázquez-Cuevas (1993).

**Figure 1.** Skull of an adult male California sea lion, indicating bone elements and the measurements recorded in table I. (a) Lateral view, (b) dorsal view and (c) ventral view. **ba:** basisphenoid, **bo:** basioccipital, **bs:** supraorbital border, **bu:** tympanic bulla, **c:** canine, **ca:** alisphenoid canal, **cau:** auditory duct, **cfe:** frontal external crest, **co:** occipital condyle, **coe:** occipital external crest, **cs:** sagittal crest, **d:** dentary, **e:** squamosal, **fc:** condyloid fossa, **fh:** hypoglossal foramen, **fi:** incisor foramen, **fia:** interalar fossa, **fio:** intraorbital foramen, **flp:** posterior lacerate foramen, **fm:** mandible fossa, **fme:** mentoid foramen, **fp:** palatine fissure, **fr:** frontal, **ft:** temporary fossa, **i:** incisors, **im:** mandible incision, **ip:** interparietal, **la:** lacrimal, **ma:** maxillary, **mac:** hindmost margin of palatal openings, **mae:** external auditory meatus, **mt:** mastoid, **n:** nasal, **o:** eye orbit, **oc:** occipital, **p:** parietal, **pa:** palatine, **pan:** angular process, **pbo:** occipital pars basilis, **pc:** molars, **pco:** condyloid process, **pcor:** coronoid process, **pct:** temporary zygomatic process, **pec:** extracetabular process, **pfc:** zygomatic frontal process, **pfm:** maxillary frontal process, **pm:** mastoid process, **pma:** premaxillary, **pnf:** frontal nasal process, **pnm:** maxillary nasal process, **pnp:** premaxillary nasal process, **pp:** postorbital process, **pppm:** premaxillary palatine process, **pptf:** frontal parietotemporary part, **ptc:** zygomatic temporary process, **sc:** coronary suture, **sf:** frontal suture, **pptm:** maxillary pterygoid process, **pr:** presphenoid, **pt:** pterygoid, **sep:** parietal squamosal suture, **sm:** maxillary suture, **smc:** zygomatic maxillary suture, **smf:** frontal maxillary suture, **smp:** maxillary palatine suture, **sn:** nasal suture, **snm:** maxillary nasal suture, **spa:** palatine suture, **spm:** premaxillary suture, **spmm:** premaxillary-maxillary suture, **spt:** parietal temporary suture, **vo:** vomer, **yu:** jugal. Taken from Vázquez-Cuevas (1993).



**Figura 1. (a)** Vista lateral del cráneo de un macho del lobo marino de California.  
**Figure 1. (a)** Lateral view of the skull of an adult male California sea lion.



**Figura 1.** (b) Vista dorsal del cráneo de un macho del lobo marino de California.  
 (c) Vista ventral del cráneo de un macho del lobo marino de California.  
**Figure 1.** (b) Dorsal view of the skull of an adult male California sea lion.  
 (c) Ventral view of the skull of an adult male California sea lion.



resolución del instrumento de medida (1 mm), siendo el error relativo promedio de 1.0% con un máximo en la medida 13 (magnitud ~ 10 mm; error ~ 10%).

El sexo se identificó en el sitio de recolección cuando fue posible y *a posteriori* mediante la observación de la cresta sagital cuya forma y desarrollo son distintivos en los machos adultos (King, 1954). Asimismo, el sexo se identificó examinando los dientes caninos siguiendo la inferencia sugerida por Lowry y Folk (1990), basada en que los caninos de los machos son más grandes, anchos y curvos en comparación con los de las hembras. La edad de cada individuo se caracterizó como el número de bandas de dentina presentes en los caninos superiores adicionales a la banda natal (Laws, 1953). No se asignó ningún periodo a la formación de las bandas ya que éste es incierto y sujeto a debate (King, 1983; Lowry y Folk, 1990; Vázquez-Cuevas, 1993). Para contar las bandas de dentina, se extrajo un canino de cada ejemplar que se rebajó longitudinalmente con un esmeril hasta la mitad para dejar una superficie perfectamente lisa que luego se lavó con agua corriente. Los dientes se descalcificaron sumergiéndolos en ácido fórmico (10%) con tiempos variables, dependiendo del tamaño del diente, para luego lavar y enjuagar con agua. Los dientes se frotaron con papel carbón para tomar una impresión con cinta adhesiva transparente que se pegó sobre papel blanco. Tanto los dientes como las impresiones se examinaron en un microscopio de disección para contar las bandas.

La capacidad craneana se determinó con el método descrito por King (1972), rellenando la bóveda craneal con frijoles luego de tapar con cinta adhesiva los forámenes. El volumen ocupado por los frijoles se midió en una probeta graduada con resolución de 5 mL. Se registró el grado de suturación de acuerdo con Doult (1942, citado por King, 1972), del modo que sigue: grado de fusión 1 para la sutura

the natal layer (Laws, 1953). No real time was assigned to layer formation as such a relationship is still uncertain and under debate (King, 1983; Lowry and Folk, 1990; Vázquez-Cuevas, 1993). To count the dentine layers, a canine tooth was removed from each specimen and longitudinally reduced by half, leaving a smooth surface which was rinsed with water. Teeth were decalcified by submersion in 10% formic acid for variable times, depending on size, and then were rinsed with water. The reduced tooth surface was rubbed on carbon paper and an impression was taken on transparent adhesive tape which was stuck on white paper. The teeth and carbon prints were examined under a microscope to count the dentine layers.

Cranial capacity was determined with the method of King (1972) by filling the braincase with kidney beans after occluding all foramina with tape. The volume occupied by the beans was then measured in a volumetric cylinder with a resolution of 5 mL. The degree of saturation was recorded according to Doult (1942, cited by King, 1972) as follows: fusion degree 1 for a fully open suture, fusion degree 2 if the suture is less than half closed, fusion degree 3 if it is more than half closed and fusion degree 4 if the suture is fully closed. The number and size of hypoglossal foramina behind the posterior lacerate foramen were recorded, as well as the orientation of the mastoid bones. The different forms of frontal bones were drawn to scale. The inclination of the sagittal crest and whether or not the skulls were asymmetric were determined from eye observations (Vázquez-Cuevas, 1993).

The distortion of the Cartesian coordinates (Thompson, 1942) was traced in framed schemes of newborn and adult skulls of males and females, following the schemes of King (1972) for seals. To simplify the description of growth, the skull was divided into the following parts according to Perrin (1975),

**Tabla 1.** Promedios, en milímetros, de las medidas craneales de machos (M) y hembras (F) del lobo marino de California con diferentes bandas de dentina. Las identidades de las medidas se indican con # y corresponden a la figura 1; *n* señala el número de especímenes.  
**Table 1.** Average skull measurements, in millimeters, for males (M) and females (F) of the California sea lion with different dentine layers. The measurement identities are indicated with # and correspond to those of figure 1; *n* stands for the number of specimens.

| #   | Medida  | Sexo | Bandas de dentina |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|---|---|------|-------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|   |   |      | 0                 | 1   | 2   | 3   | 4   | 5   | 7   | 8   | 9   | 10  | 11  | 12  | 13  | 14  |
|   | <i>n</i>  |      | 5                 | 5   | 1   | -   | 1   | 1   | 4   | 1   | 1   | 3   | 4   | 9   | 2   | -   |
|   |   | F    | 7                 | -   | 3   | 2   | -   | -   | 1   | -   | 2   | 2   | 3   | 3   | 5   | 1   |
|   |   | M    |                   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <b>Longitudes generales/General lengths</b> |   |      |                   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| 1   | Longitud total<br>Total length                                  | F    | 162               | 175 | 194 | -   | 194 | 215 | 220 | -   | 233 | 227 | 235 | 235 | 237 | -   |
|   |   | M    | 144               | -   | 187 | 190 | -   | -   | 266 | -   | 271 | 274 | 283 | 283 | 277 | 270 |
| 2   | Longitud condilobasal<br>Condylobasal length                    | F    | 153               | 166 | 185 | -   | 185 | 205 | 207 | -   | 222 | 221 | 225 | 225 | 224 | -   |
|   |   | M    | 132               | -   | 177 | 180 | -   | -   | 253 | -   | 259 | 260 | 271 | 272 | 263 | 257 |
| 3   | Longitud basal de Hensel<br>Basilar length of Hensel            | F    | 141               | 155 | 173 | -   | 173 | 191 | 196 | -   | 208 | 209 | 211 | 212 | 213 | -   |
|   |   | M    | 119               | -   | 164 | 147 | -   | -   | 239 | -   | 243 | 248 | 255 | 257 | 251 | 243 |
| 4   | Longitud cóndilo-caninos<br>Condylcanine length                 | F    | 146               | 160 | 177 | -   | 176 | 194 | 198 | 214 | 210 | 209 | 214 | 215 | 221 | -   |
|   |   | M    | 129               | -   | 171 | 171 | -   | -   | 238 | -   | 249 | 249 | 258 | 262 | 252 | 246 |
| <b>Caja craneana/Braincase</b>              |   |      |                   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| 10  | Longitud postpaladar<br>Postpalatal length                      | F    | 82                | 90  | 98  | -   | 98  | 102 | 108 | 108 | 109 | 113 | 116 | 115 | 115 | -   |
|   |   | M    | 61                | -   | 94  | 96  | -   | -   | 139 | -   | 133 | 131 | 139 | 135 | 135 | 126 |
| 18  | Longitud del canal aliesfenoides<br>Length of alisphenoid canal | F    | 10                | 11  | 13  | -   | 12  | 13  | 14  | 16  | 16  | 14  | 15  | 15  | 16  | -   |
|   |   | M    | 10                | -   | 13  | 12  | -   | -   | 15  | -   | 17  | 18  | 17  | 17  | 16  | 16  |

Tabla 1 (Cont.)

| #  | Medida   | Sexo | Bandas de dentina |    |    |    |    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|--|--|------|-------------------|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|  |  |      | 0                 | 1  | 2  | 3  | 4  | 5   | 7   | 8   | 9   | 10  | 11  | 12  | 13  | 14  |
| 19   | Longitud del foramen lacerado posterior<br><i>Length of posterior lacerate foramen</i> | F    | 13                | 17 | 15 | -  | 15 | 17  | 17  | 15  | 18  | 21  | 20  | 18  | 19  | -   |
|  |  | M    | 14                | -  | 17 | 17 | -  | -   | 21  | -   | 19  | 20  | 22  | 23  | 20  | 18  |
| 20   | Ancho del foramen lacerado posterior<br><i>Width of posterior lacerate foramen</i>     | F    | 10                | 9  | 8  | -  | 8  | 10  | 12  | 11  | 12  | 10  | 10  | 10  | 11  | -   |
|  |  | M    | 8                 | -  | 11 | 11 | -  | -   | 13  | -   | 13  | 15  | 11  | 12  | 11  | 10  |
| 28   | Ancho mastoideo<br><i>Mastoid breadth</i>  | F    | 68                | 81 | 85 | -  | 85 | 92  | 92  | 104 | 98  | 97  | 101 | 102 | 101 | -   |
|  |  | M    | 67                | -  | 87 | 84 | -  | -   | 120 | -   | 126 | 127 | 135 | 138 | 136 | 140 |
| 29   | Ancho máximo del cráneo<br><i>Greatest cranial width</i>                               | F    | 89                | 92 | 96 | -  | 93 | 94  | 95  | 102 | 100 | 97  | 100 | 99  | 96  | -   |
|  |  | M    | 86                | -  | 96 | 94 | -  | -   | 111 | -   | 110 | 110 | 107 | 107 | 110 | 107 |
| 34   | Longitud de la cresta sagital<br><i>Length of sagittal crest</i>                       | F    | -                 | -  | -  | -  | -  | -   | 84  | -   | 89  | 51  | 82  | 80  | 59  | -   |
|  |  | M    | -                 | -  | -  | -  | -  | -   | 92  | -   | 119 | 131 | 132 | 138 | 129 | 120 |
| 35   | Altura de la cresta sagital<br><i>Height of sagittal crest</i>                         | F    | -                 | -  | -  | -  | -  | -   | 2   | 4   | 3   | 2   | 3   | 5   | 7   | -   |
|  |  | M    | -                 | -  | -  | -  | -  | -   | 4   | -   | 16  | 16  | 24  | 30  | 25  | 26  |
| 36   | Longitud de la caja craneal<br><i>Braincase length</i>                                 | F    | 83                | 90 | 95 | -  | 98 | 103 | 104 | 100 | 100 | 101 | 110 | 104 | 106 | -   |
|  |  | M    | 80                | -  | 93 | 91 | -  | -   | 116 | -   | 113 | 119 | 119 | 117 | 119 | 120 |
| 40   | Altura del cráneo<br><i>Braincase height</i>   | F    | 62                | 63 | 67 | -  | 67 | 74  | 75  | 77  | 76  | 74  | 78  | 80  | 89  | -   |
|  |  | M    | 58                | -  | 69 | 67 | -  | -   | 83  | -   | 87  | 87  | 91  | 90  | 87  | 92  |
| <b>Aparato auditivo/Auditive apparatus</b> |  |      |                   |    |    |    |    |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| 14   | Longitud de la bula timpánica<br><i>Tympanic bulla length</i>                          | F    | 23                | 24 | 25 | -  | 24 | 26  | 27  | 30  | 26  | 29  | 29  | 30  | 31  | -   |
|  |  | M    | 24                | -  | 26 | 26 | -  | -   | 33  | -   | 34  | 34  | 39  | 35  | 36  | 38  |
| 15   | Ancho de la bula timpánica<br><i>Tympanic bulla width</i>                              | F    | 21                | 24 | 24 | -  | 22 | 25  | 24  | 29  | -   | 25  | 27  | 27  | 27  | -   |
|  |  | M    | 21                | -  | 24 | 24 | -  | -   | 28  | -   | 34  | 31  | 31  | 35  | 33  | 34  |

Tabla 1 (Cont.)

| #                                   | Medida                             | Sexo | Bandas de dentina |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|-------------------------------------|------------------------------------|------|-------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
|                                     |                                    |      | 0                 | 1  | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7  | 8  | 9  | 10 | 11 | 12 | 13 |
| <b>Puente frontal/Frontal ridge</b> |                                    |      |                   |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
| 9                                   | Longitud del palatino              | F    | 38                | 44 | 60 | -  | 50 | 63 | 58 | 63 | 61 | 60 | 64 | 64 | 66 | -  |
|                                     | <i>Palatinal length</i>            | M    | 34                | -  | 44 | 49 | -  | -  | 70 | -  | 72 | 74 | 74 | 78 | 77 | 78 |
| 23                                  | Ancho mínimo anteorbital           | F    | 23                | 25 | 27 | -  | 25 | 28 | 32 | 33 | 35 | 32 | 33 | 34 | 35 | -  |
|                                     | <i>Least anteorbital width</i>     | M    | 27                | -  | 28 | 29 | -  | -  | 36 | -  | 43 | 43 | 45 | 48 | 42 | 43 |
| 24                                  | Ancho del proceso supraorbital     | F    | 39                | 41 | 44 | -  | 41 | 44 | 47 | 55 | 51 | 48 | 51 | 54 | 54 | -  |
|                                     | <i>Supraorbital process width</i>  | M    | 44                | -  | 47 | 41 | -  | -  | 63 | -  | 63 | 64 | 69 | 74 | 62 | 38 |
| 25                                  | Constricción postorbital           | F    | 35                | 35 | 38 | -  | 34 | 37 | 36 | 43 | 38 | 36 | 38 | 37 | 35 | -  |
|                                     | <i>Postorbital constriction</i>    | M    | 38                | -  | 39 | 37 | -  | -  | 40 | -  | 41 | 38 | 41 | 41 | 36 | 35 |
| 26                                  | Ancho mínimo de los frontales      | F    | 35                | 35 | 33 | -  | 27 | 27 | 28 | 30 | 28 | 27 | 24 | 22 | 25 | -  |
|                                     | <i>Least width of the frontals</i> | M    | 39                | -  | 37 | 34 | -  | -  | 31 | -  | 36 | 29 | 32 | 32 | 32 | 27 |
| 32                                  | Longitud lacrimorbital izquierda   | F    | 27                | 29 | 33 | -  | 31 | 32 | 35 | 40 | 35 | 35 | 36 | 36 | 35 | -  |
|                                     | <i>Left lacrimorbital length</i>   | M    | 24                | -  | 32 | 30 | -  | -  | 41 | -  | 43 | 41 | 41 | 43 | 44 | 37 |
|                                     | Longitud lacrimorbital derecha     | F    | 27                | 30 | 35 | -  | 32 | 34 | 36 | -  | 36 | 36 | 36 | 37 | 34 | -  |
|                                     | <i>Right lacrimorbital length</i>  | M    | 24                | -  | 32 | 29 | -  | -  | 41 | -  | 41 | 40 | 43 | 43 | 44 | -  |
| 33                                  | Longitud postorbital izquierda     | F    | 11                | 13 | 15 | -  | 19 | 25 | 26 | 28 | 28 | 30 | 33 | 33 | 38 | -  |
|                                     | <i>Left postorbital length</i>     | M    | 7                 | -  | 17 | 18 | -  | -  | 31 | -  | 48 | 53 | 48 | 54 | 50 | 40 |
|                                     | Longitud postorbital derecha       | F    | 10                | 12 | 14 | -  | 17 | 22 | 26 | 26 | 27 | 27 | 30 | 31 | 39 | -  |
|                                     | <i>Right postorbital length</i>    | M    | 6                 | -  | 16 | 17 | -  | -  | 32 | -  | 47 | 52 | 48 | 54 | 47 | -  |
| 37                                  | Longitud orbito-temporal           | F    | 39                | 44 | 46 | -  | 50 | 54 | 59 | 64 | 60 | 61 | 63 | 63 | 64 | -  |
|                                     | <i>Orbitotemporal length</i>       | M    | 32                | -  | 47 | 47 | -  | -  | 72 | -  | 84 | 85 | 89 | 88 | 85 | 75 |

Tabla 1 (Cont.)

| #                                    | Medida                                | Sexo | Bandas de dentina |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|--------------------------------------|---------------------------------------|------|-------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                                      |                                       |      | 0                 | 1   | 2   | 3   | 4   | 5   | 7   | 8   | 9   | 10  | 11  | 12  | 13  | 14  |
| 27                                   | Ancho cigomático                      | F    | 79                | 89  | 98  | -   | 92  | 110 | 112 | 106 | 115 | 117 | 124 | 125 | 125 | -   |
|                                      | Zygomatic breadth                     | M    | 79                | -   | 95  | 93  | -   | -   | 133 | -   | 143 | 145 | 154 | 158 | 146 | 152 |
| 38                                   | Longitud facial                       | F    | 51                | 53  | 61  | -   | 59  | 71  | 69  | -   | 80  | 75  | 76  | 78  | 80  | -   |
|                                      | Face length                           | M    | 43                | -   | 61  | 59  | -   | -   | 83  | -   | 92  | 86  | 98  | 108 | 93  | 85  |
| 39                                   | Altura facial                         | F    | 35                | 36  | 42  | -   | 36  | 41  | 43  | 46  | 44  | 42  | 41  | 44  | 45  | -   |
|                                      | Face height                           | M    | 35                | -   | 40  | 39  | -   | -   | 48  | -   | 53  | 55  | 57  | 56  | 53  | 58  |
| 41                                   | Longitud del dentario                 | F    | 97                | 108 | 121 | -   | 128 | 140 | 146 | -   | 155 | 154 | 160 | 158 | 161 | -   |
|                                      | Mandible length                       | M    | 86                | -   | 120 | 120 | -   | -   | 184 | -   | 188 | 192 | 192 | 202 | 192 | 189 |
| 42                                   | Altura del dentario                   | F    | 29                | 32  | 34  | -   | -   | -   | 47  | -   | -   | 50  | 58  | 55  | 52  | -   |
|                                      | Mandible height                       | M    | 26                | -   | 36  | 33  | -   | -   | -   | -   | 80  | 76  | 79  | 80  | 75  | 83  |
| 43                                   | Longitud de la rama dentaria inferior | F    | 49                | 52  | 57  | -   | -   | -   | 63  | -   | -   | 62  | 70  | 64  | 66  | -   |
|                                      | Mandibular tooth row length           | M    | 47                | -   | 59  | 59  | -   | -   | 79  | -   | 81  | 78  | 78  | 85  | 71  | 80  |
| <b>Aparato nasal/Nasal apparatus</b> |                                       |      |                   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| 22                                   | Ancho anterior de los nasales         | F    | 16                | 21  | 18  | -   | 20  | 20  | 19  | -   | 21  | 21  | 21  | 22  | 24  | -   |
|                                      | Anterior breadth of nasals            | M    | 18                | -   | 21  | 26  | -   | -   | 25  | -   | 28  | 28  | 28  | 28  | 29  | 26  |
| 30                                   | Longitud máxima de los nasales        | F    | 26                | 30  | 35  | -   | 36  | 38  | 36  | -   | 47  | 44  | 40  | 44  | 42  | -   |
|                                      | Greatest length of nasals             | M    | 26                | -   | 35  | 35  | -   | -   | 48  | -   | 50  | 51  | 55  | 52  | 54  | 57  |
| 31                                   | Longitud de la sutura nasal           | F    | 20                | 22  | 27  | -   | 24  | 23  | 22  | -   | 35  | 32  | 28  | 32  | -   | -   |
|                                      | Nasal suture length                   | M    | 19                | -   | 16  | 25  | -   | -   | 33  | -   | 35  | 39  | 42  | 40  | 41  | 50  |

completamente abierta, grado de fusión 2 si está cerrada menos de la mitad, grado de fusión 3 si está cerrada más de la mitad y grado de fusión 4 si está completamente cerrada. Se anotó el número y tamaño de los forámenes hipoglosos que se encuentran detrás de cada foramen lacerado posterior. Asimismo, se registró la orientación de los huesos mastoideos, se esquematizaron las distintas formas de los huesos frontales con base en su medición y se registró si los cráneos son o no asimétricos observados a simple vista, así como la inclinación de la cresta sagital (Vázquez-Cuevas, 1993).

Se trazó la distorsión de las coordenadas cartesianas (Thompson, 1942) en dibujos de cráneos de lobos marinos recién nacidos y adultos de ambos sexos siguiendo los esquemas de King (1972) para las focas. Para simplificar la descripción del crecimiento, el cráneo se dividió en las siguientes partes de acuerdo con Perrin (1975), Moore (1981) y Vázquez-Cuevas (1993): (1) caja craneana, formada por el basi esfenoideos, basioccipital, parte posterior de los frontales y occipitales; en ella se encuentran la cresta sagital, mastoideos, forámenes lacerados posteriores e hipoglosos y cóndilos occipitales. (2) Aparato auditivo, constituido por las bulas timpánicas. (3) Aparato masticatorio, dividido a su vez en puente frontal y rostro; el puente incluye la parte anterior de los frontales, presfenoideos, vómer y palatinos y el rostro se compone de los dentarios, dientes, paladar, maxilares, premaxilares y forámenes incisivos. (4) Aparato nasal, formado por los huesos nasales.

Las series de edades de cada medida se analizaron mediante el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1976), utilizando como unidad de tiempo el número de bandas de dentina adicionales a la banda natal. Con este procedimiento se evita la incertidumbre sobre los periodos absolutos con los que se forman las bandas y se asume que éstas se forman con una

Moore (1981) and Vázquez-Cuevas (1993): (1) braincase, formed by the basisphenoid, basioccipital, posterior part of the frontal and occipital bones; it also includes the sagittal crest, mastoid bones, hypoglossal and posterior lacerate foramina, as well as the occipital condyles. (2) Auditive apparatus, formed by tympanic bullae. (3) Masticatory apparatus, subdivided into the frontal ridge and snout; the ridge includes the anterior part of the frontal, presphenoid, vomer and palatine bones, and the snout includes the dentary, teeth, palate, maxillary and premaxillary bones, as well as incisive foramina. (4) Nasal apparatus, formed by the nasal bones.

Each measurement age series was analyzed with the growth model of von Bertalanffy (1976) using the number of dentine layers, in addition to the natal layer, as time units. With this procedure, the uncertainty about the absolute period in which layers are formed is avoided, though it is still assumed that they are formed at a regular rate. The average time series of each measurement for both sexes (table 1) were fitted to the following equation:

$$L = L_{\infty}[1 - \exp(-\lambda(t + t_0))] \quad (1)$$

where  $L$  is the measurement under analysis;  $L_{\infty}$ , the length at infinite time;  $\lambda$ , the growth constant;  $t$ , time; and  $t_0$ , a time constant accounting for growth before birth. Fitting was made with the least-squares procedure available in Sigmaplot 5.0 (Jandel Scientific). After fitting to equation 1, the growth series were normalized as  $L/L_{\infty_m}$ , where  $L_{\infty_m}$  is the length at infinite time in males. To simplify the description of growth, the measurements were grouped as follows: (1) general lengths, (2) braincase, (3) auditive apparatus, (4) frontal ridge, (5) snout and (6) nasal apparatus (table 1). The averages of the normalized measurements conformed by each grouping

tasa regular. Las series de promedios de cada medida para cada sexo (tabla 1) se ajustaron a la siguiente ecuación:

$$L = L_{\infty}[1 - \exp(-\lambda(t + t_0))] \quad (1)$$

donde  $L$  es la medida en análisis,  $L_{\infty}$  es la longitud a tiempo infinito,  $\lambda$  es la constante de crecimiento,  $t$  es el tiempo y  $t_0$  una constante de tiempo por el crecimiento previo al nacimiento. Los ajustes se hicieron por el procedimiento de mínimos cuadrados disponible en Sigmaplot 5.0 (Jandel Scientific). Luego del ajuste a la ecuación 1, se normalizaron las series de crecimiento de todas las medidas como  $L/L_{\infty_m}$ , donde  $L_{\infty_m}$  es la longitud a tiempo infinito de los machos. Para simplificar la descripción del crecimiento, las medidas se agruparon como sigue: (1) longitudes generales, (2) caja craneana, (3) aparato auditivo, (4) puente frontal, (5) rostro y (6) aparato nasal (tabla 1). Los promedios de las medidas normalizadas que conforman cada agrupación se ajustaron finalmente a las siguientes ecuaciones para machos (2) y hembras (3):

$$L/L_{\infty_m} = [1 - \exp(-\lambda(t + t_0))] \quad (2)$$

$$L/L_{\infty_m} = [L_{\infty_f}/L_{\infty_m}][1 - \exp(-\lambda(t + t_0))] \quad (3)$$

donde  $L_{\infty_f}$  es la longitud a tiempo infinito de las hembras.

## RESULTADOS

Antes de la formación de la primera banda de dentina, las hembras de la muestra analizada presentan un cráneo ligeramente mayor que el de los machos, en quienes se observa un desarrollo craneal más rápido y una talla mayor en la etapa adulta. Durante los primeros meses, después del nacimiento hay un crecimiento considerable del cráneo, lo que junto con variaciones en la edad y condición fisiológica de los

were finally fitted into the following equations for males (2) and females (3):

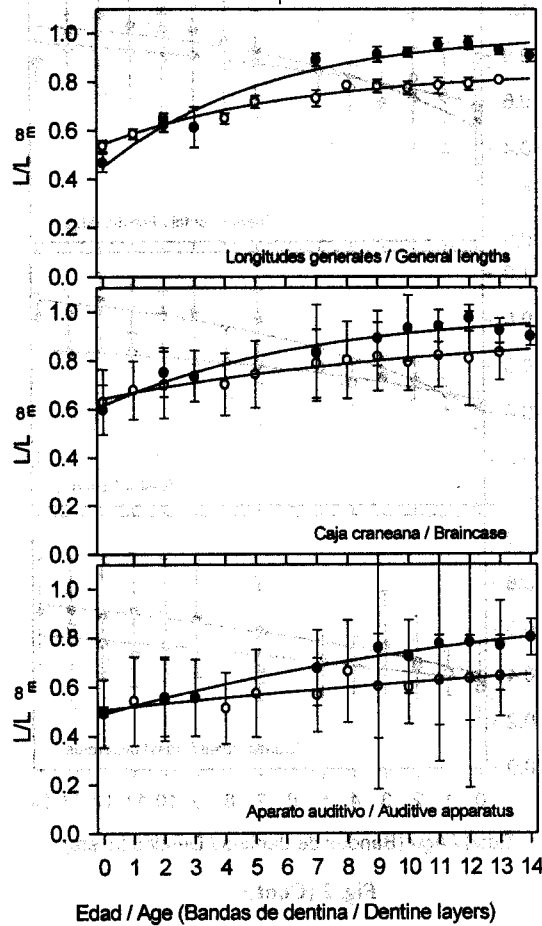
$$L/L_{\infty_m} = [1 - \exp(-\lambda(t + t_0))] \quad (2)$$

$$L/L_{\infty_m} = [L_{\infty_f}/L_{\infty_m}][1 - \exp(-\lambda(t + t_0))] \quad (3)$$

where  $L_{\infty_f}$  is the length at infinite time in females.

## RESULTS

Before the formation of the first dentine layer additional to the natal one, the females in the sample analyzed show a skull slightly larger than that of males. Thereafter, male skulls have a faster growth rate and a larger size at adulthood. During the first months after birth, there is a considerable growth in the skull and this, together with variations in the age and physiological condition of the animals, may bias sampling. It is clear, however, that skull differences between males and females around birth are not so marked. Skull growth in females tends to stabilize to a maximum size while in males, once a maximum size is reached, generally at 12 dentine layers, skull size seems to decrease by a kind of bone resorption (fig. 2). By the time they reach their maximum size, male skulls have grown at almost twice the rate of female skulls (fig. 2). This is seen in the systematically larger value of growth constants in males (table 2). Male skulls grow about 50% in length and width, while in females this is about 30% and 40%, respectively. Dimorphism of skull development direction is seen in the Cartesian distortions at adulthood: in females, skull bone growth displacement occurs more in the vertical axis, while in males it occurs more in the horizontal axis. The inverse happens in the lower jaw (fig. 3). Because of this, the adult male skull is more elongate compared to females.



**Figura 2.** Ajuste del desarrollo de los distintos aparatos del cráneo de hembras (o) y machos (●) del lobo marino de California a la ecuación de von Bertalanffy. La escala de las ordenadas es la normalización de la longitud con respecto a la longitud a tiempo infinito de los machos ( $L/L_{\infty}$ ). Las barras de incertidumbre indican el nivel de confianza del 95% entre medidas excepto en el aparato auditivo de las hembras y el aparato nasal de ambos sexos donde se representa el error estándar en virtud de las pocas medidas que conforman esas agrupaciones. Los números de medidas incluidas en cada aparato son: longitudes generales (4), caja craneana de hembras (8), caja craneana de machos (10), aparato auditivo (2), puente frontal (7), rostró (15) y aparato nasal (3).

**Figure 2.** Fitting to von Bertalanffy's equation for the development of different skull apparatuses of females (o) and males (●) of the California sea lion. The ordinate scale is the normalization of length with reference to the infinite-time length of males ( $L/L_{\infty}$ ). Error bars show the 95% confidence level between measures with the exception of the female auditive apparatus and nasal apparatus of both sexes where the standard error is represented due to the few measures that conform these groupings. The numbers of measurements included in each apparatus are: general lengths (4), female braincase (8), male braincase (10), auditive apparatus (2), frontal ridge (7), snout (15) and nasal apparatus (3).



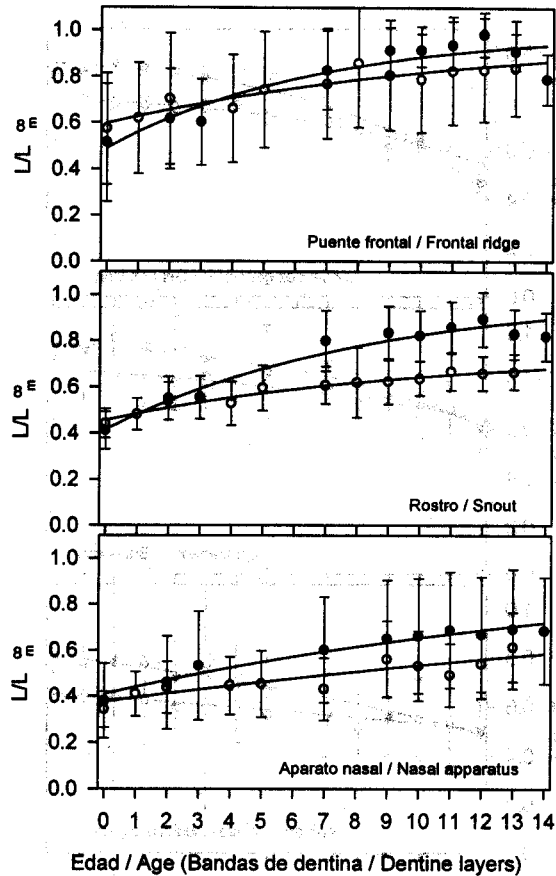


Fig. 2 (Cont.)

animales, puede generar sesgos en el muestreo. Es claro, sin embargo, que las diferencias craneales entre machos y hembras cerca del nacimiento no son marcadas. Las hembras presentan un crecimiento craneal con tendencia a estabilizarse en un tamaño máximo, mientras que en los machos, una vez alcanzada la talla máxima, generalmente a las 12 bandas de dentina, el tamaño del cráneo parece disminuir por algún proceso de reabsorción ósea (fig. 2). Al llegar a su talla máxima, el cráneo de los machos ha crecido casi el doble de lo crecido en las hembras (fig. 2). Esto se refleja en el

Vázquez-Cuevas (1993) described the ontogeny of sexual dimorphism in skull proportions and found that each proportion has its own development pattern in each sex. As an example, the proportions of the mastoid width and zygomatic width with respect to the total skull length will be analyzed here. These proportions will be referred to as relative mastoid width (AMR) and relative zygomatic width (ACR). Both proportions reflect the total growth of the skull in length and width and they also represent a neural and a somatic part. The male's AMR is larger than the female's

valor sistemáticamente mayor de las constantes de crecimiento de los machos (tabla 2). El cráneo de los machos crece 50% en longitud y ancho, mientras que en las hembras crece 30% y 40%, respectivamente. El dimorfismo en la dirección del desarrollo craneal se nota en la distorsión de las coordenadas cartesianas en edad adulta: en las hembras el desplazamiento por crecimiento óseo ocurre más en el eje vertical y en los machos más en el eje horizontal, lo que es inverso en el dentario (fig. 3). Por esto, el cráneo adulto es más elongado en los machos que en las hembras.

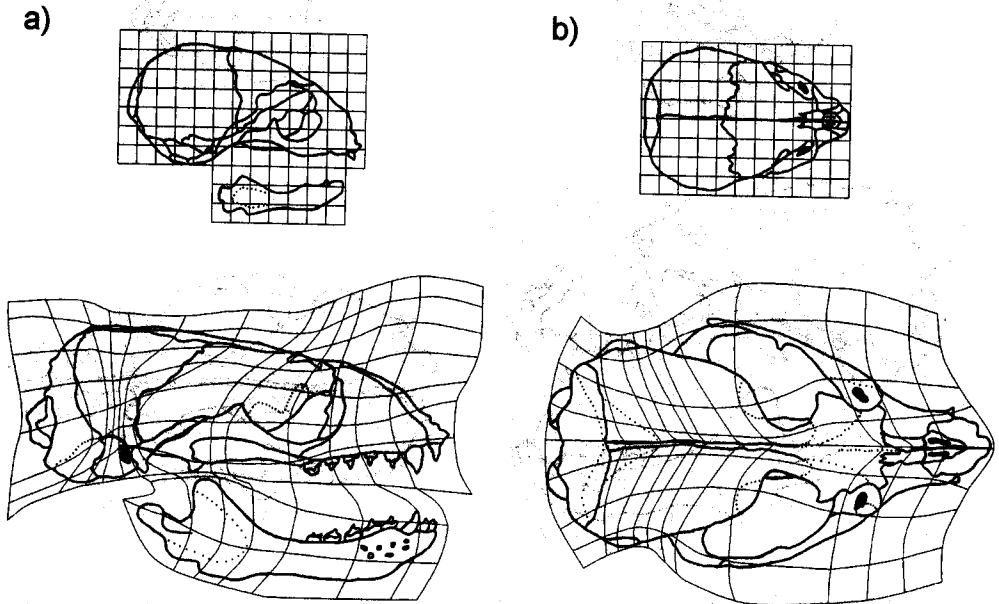
Vázquez-Cuevas (1993) describió la ontogenia del dimorfismo sexual en las proporciones craneales, encontrando que cada proporción tiene un patrón de desarrollo propio para cada sexo. Como ejemplo, aquí se analizan las proporciones del ancho mastoideo y ancho cigomático con respecto a la longitud total del cráneo. Estas proporciones en lo sucesivo se denominarán ancho mastoideo relativo (AMR) y ancho cigomático relativo (ACR). Ambas proporciones reflejan el crecimiento total en largo y ancho del cráneo, y representan una parte neural y una parte somática. El AMR en el cráneo de los machos es mayor que en las hembras desde antes de la acumulación de la primera banda de dentina y esta diferencia se incrementa con la edad, particularmente a partir de las siete bandas de dentina. Esta acentuación en el dimorfismo del AMR ocurre más por cambios en los machos, en tanto que en las hembras la proporción es más o menos constante. Además de la variación individual, se observan variaciones entre muestras de clases edad/sexo que entre las cero y dos bandas de dentina tienen un patrón irregular. En el ACR las diferencias entre sexos son menos claras en conjunto pero es notorio que alrededor del nacimiento los machos tienen un ACR mayor que el de las hembras. En las hembras se observa la variación entre muestras y una tendencia general a un incremento leve con la

even before accumulation of the first dentine layer and this difference increases with age, especially from the seventh dentine layer on. The merging dimorphism in AMR occurs more by changes in males, since in females this proportion is approximately constant throughout life. In addition to individual variability, variation between samples of age/sex classes may be observed with an irregular pattern between zero and two dentine layers. For the ACR, differences between sexes are less clear globally, though it is noticeable that, around birth, males have an ACR higher than that of females. For females, variation between samples is evident but a general trend to a slight increase with age may be observed. Despite the within- and between-sample variations, there is a clear decrease in ACR of males between zero and three dentine layers followed by an increase with age that accelerates from seven dentine layers on. This pattern may also be observed, though less marked, in the AMR of males (fig. 4).

At birth, the braincase is the most developed part and where differences between the sexes are the least marked. Cranial capacity shows considerable individual variation, especially in the adult males. Cranial capacity in females with zero dentine layers is, on average, 255 mL  $\pm$  18.4 SE ( $n = 5$ ) and in males, 228 mL  $\pm$  23.6 SE ( $n = 4$ ). At 11 dentine layers and thereafter, there is no increase in cranial capacity associated with age and in males there even appears to be a reduction in the older individuals. Between 11 and 13 dentine layers, female cranial capacity is 385 mL  $\pm$  9.0 SE ( $n = 14$ ) and male cranial capacity is 436 mL  $\pm$  18.4 SE ( $n = 9$ ). This difference is statistically significant ( $P < 0.05$ ). Viewed dorsally, the adult braincase has a trapezoid aspect with the anterior part relatively wider in females. In both sexes, the braincase sutures close earlier than those of the snout and fusion degree changes from totally

**Tabla 2.** Parámetros de la ecuación de von Bertalanffy ajustados en los promedios de diferentes agrupaciones de medidas normalizadas. *n* indica el número de medidas incluidas.  
**Table 2.** Parameters of von Bertalanffy's equation fitted to the averaged groupings of normalized measurements; *n* stands for the number of measurements included.

| Agrupación                                     | $L_{\infty}/L_{\infty m}$ | $\lambda_m - \lambda_f$ |       | Hembras     |       | Machos      |       |
|--|---------------------------|-------------------------|-------|-------------|-------|-------------|-------|
|  |                           | $\lambda_f$             | $t_0$ | $\lambda_m$ | $t_0$ | $\lambda_m$ | $t_0$ |
| Longitudes generales<br><i>General lengths</i> | 0.845                     | 0.027                   | 6.52  | 0.185       | 3.22  | 0.185       | 3.22  |
| Caja craneana<br><i>Braincase</i>              | 0.932                     | 0.061                   | 13.8  | 0.146       | 6.52  | 0.146       | 6.52  |
| Aparato auditivo<br><i>Auditive apparatus</i>  | 0.848                     | 0.029                   | 23.3  | 0.039       | 23.3  | 0.068       | 9.88  |
| Puente frontal<br><i>Frontal ridge</i>         | 0.988                     | 0.065                   | 11.0  | 0.084       | 11.0  | 0.149       | 4.50  |
| Rostro<br><i>Snout</i>                         | 0.757                     | 0.022                   | 9.35  | 0.098       | 9.35  | 0.120       | 4.46  |
| Aparato nasal<br><i>Nasal apparatus</i>        | 0.770                     | 0.024                   | 16.2  | 0.029       | 16.2  | 0.053       | 9.92  |



**Figura 3a, b.** Distorsiones cartesianas en el desarrollo del cráneo del lobo marino de California. (a) Vista lateral de hembras y (b) vista dorsal de hembras. Tomado de Vázquez-Cuevas (1993).

**Figure 3a, b.** Cartesian distortions for the skull development of the California sea lion. (a) Female lateral view and (b) female dorsal view. Taken from Vázquez-Cuevas (1993).

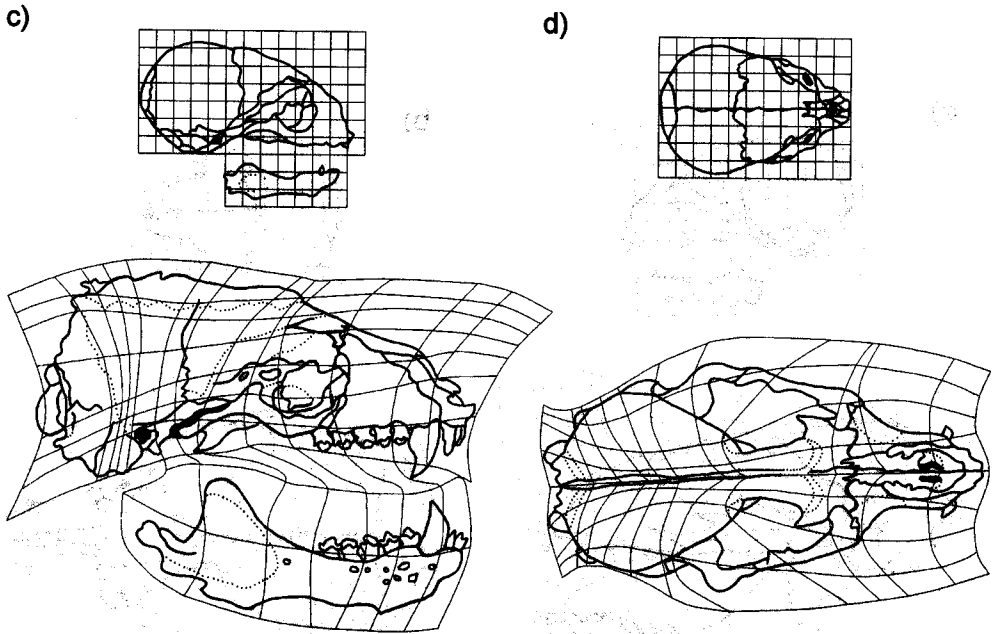
edad. A pesar de la variación individual y entre muestras, en los machos es clara una disminución del ACR entre las cero y tres bandas de dentina al que le sigue un incremento con la edad que se acelera a partir de las siete bandas de dentina. Este patrón se observa asimismo en el AMR de los machos en forma menos marcada (fig. 4).

La caja craneana es la parte más desarrollada al nacer y donde la diferencia entre sexos es la menos acentuada. La capacidad craneana presenta una variación individual considerable, particularmente en los machos adultos. La capacidad craneana en las hembras con cero bandas de dentina es en promedio

open, before one dentine layer, to totally closed in adults.

The basioccipital is thick at birth and reduces during development to form a thin sheet that is submerged longitudinally in its middle portion, allowing an increase in the braincase height in adults.

The sample examined does not allow a description of sagittal crest development but it is evident in both sexes at seven dentine layers. The crest may be inclined to any side and shows a decrease in size in the older males. Maldonado-Orozco (1997) studied a skull sample that was larger and had a more complete age series compared to ours. This



**Figura 3c, d.** Distorsiones cartesianas en el desarrollo del cráneo del lobo marino de California. (c) Vista lateral de machos y (d) vista dorsal de machos. Tomado de Vázquez-Cuevas (1993).

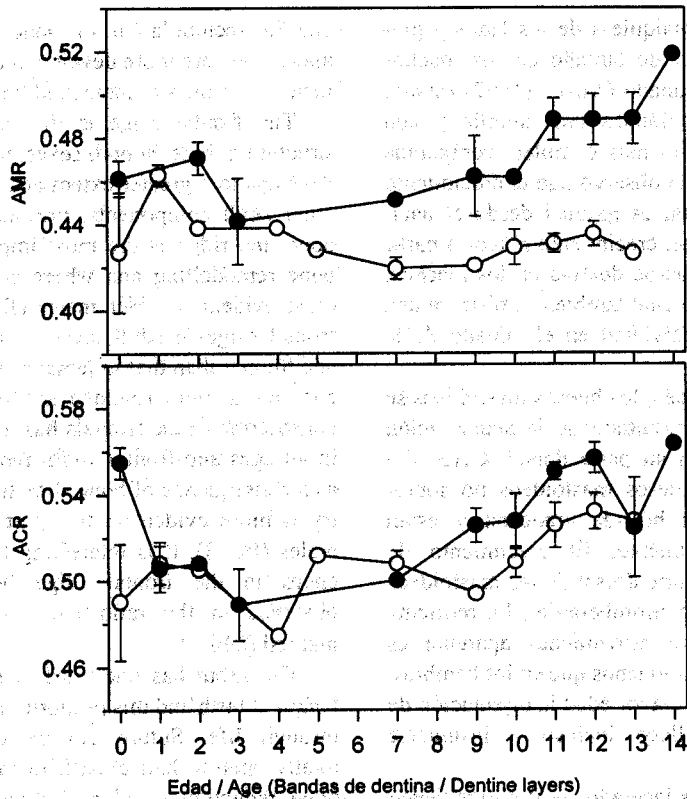
**Figure 3c, d.** Cartesian distortions for the skull development of the California sea lion. (c) Male lateral view and (d) male dorsal view. Taken from Vázquez-Cuevas (1993).

255 mL  $\pm$  18.4 ES ( $n = 5$ ) y la de los machos, 228 mL  $\pm$  23.6 ES ( $n = 4$ ). A partir de 11 bandas de dentina en ambos sexos, no se observa aumento de la capacidad craneal asociado con la edad y en los machos parece haber incluso la reducción descrita en los individuos más viejos. Entre las 11 y 13 bandas, la capacidad craneana de las hembras es 385 mL  $\pm$  9.0 ES ( $n = 14$ ) y la de los machos es 436 mL  $\pm$  18.4 ( $n = 9$ ). Esta diferencia es estadísticamente significativa ( $P < 0.05$ ). La caja craneana en los adultos tiene un aspecto trapezoide vista dorsalmente, siendo la porción anterior en las hembras relativamente más ancha que en los machos. En ambos sexos, las suturas de la caja craneana se cierran antes que las del rostro y el grado de suturación cambia de totalmente abierta en las crías a totalmente cerrada en los adultos.

author observed that sagittal crest development is gradual from birth but has greater growth at eight dentine layers in males. An increased individual variation in the male crest size is also observed from this age.

As they grow, mastoid bones reorient as a result of bone tissue accumulation on their dorsal part. Around birth, the mastoid bone surface is continuous with that of the braincase and is orientated laterally. The growth of bone mass in the dorsal part of the mastoids forms their protuberant structure and reorients them ventrally. This movement is more drastic in males compared to females. In older males, mastoid orientation may even insinuate medially.

The posterior lacerate foramina have similar sizes in males and females around birth and they reduce with age due to accumulation of bone tissue. The size of the hypoglossal



**Figura 4.** Desarrollo del ancho mastoideo relativo (AMR) y ancho cigomático relativo (ACR) en hembras (o) y machos (●) del lobo marino de California. Las barras de incertidumbre representan el error estándar del número de ejemplares indicados en la tabla 1.  
**Figure 4.** Development of the relative mastoid width (AMR) and relative zygomatic width (ACR) of females (o) and males (●) of the California sea lion. Error bars represent the standard error of the number of specimens indicated in table 1.

El basioccipital, que es grueso al nacer, se va reduciendo durante el desarrollo hasta quedar como una delgada lámina en edad adulta y se hunde en sentido longitudinal en su parte media permitiendo un aumento en la altura del cráneo.

La muestra examinada no permite describir el desarrollo de la cresta sagital pero ésta es evidente en ambos sexos a partir de las siete bandas de dentina. Esta estructura puede estar

foramina varies in each individual and we did not find any relation with age or sex. Foramina of very different sizes may be observed in one individual.

Tympanic bullae are well-developed structures around birth, having the same size in both sexes. Fitting to von Bertalanffy's equation gives an age of maximum size superior to 14 dentine layers (fig. 2, table 2). In females, tympanic bullae are more developed in length

inclinada hacia cualquiera de los lados y presenta disminución de tamaño en los machos más viejos. Maldonado-Orozco (1997) estudió una muestra de cráneos más amplia y con seriación de edades más completa comparada con la nuestra. Ella observó que el crecimiento de la cresta sagital es gradual desde el nacimiento pero con un crecimiento mayor a partir de las ocho bandas de dentina en los machos, edad a partir de la cual también se observa una gran variación individual en el tamaño de la cresta.

Conforme crecen, los huesos mastoideos se reorientan como resultado de la acumulación de tejido óseo en su parte dorsal. Cerca del nacimiento, los huesos mastoideos no sobresalen casi de la bóveda craneana y están orientados lateralmente. El crecimiento de masa ósea en la parte dorsal de los mastoideos forma su estructura protuberante y los reorienta ventralmente. Este movimiento aparente es más drástico en los machos que en las hembras. En los machos de mayor edad la orientación de los mastoideos llega incluso a insinuarse medialmente.

Los forámenes lacerados posteriores tienen tamaños similares al nacer en hembras y machos y se reducen por acumulación de tejido óseo. El tamaño adulto de los forámenes hipoglosos varía individualmente sin que se haya encontrado alguna relación con la edad o el sexo. Forámenes de tamaños muy distintos pueden observarse en un mismo individuo.

La bula timpánica es otra estructura que al nacer se encuentra considerablemente desarrollada, teniendo en ambos sexos el mismo tamaño. El ajuste a la ecuación de von Bertalanffy arroja una edad de talla máxima superior a las 14 bandas de dentina (fig. 2, tabla 2). En las hembras, la bula se desarrolla más en longitud por acumulación ósea y en los machos, más en ancho por fusión con el esternomastoideo.

due to accumulation of bone tissue and in males, they are more developed in width due to fusion with the sternomastoid bone.

The frontal ridge is the least developed structure at birth in both sexes, but the one that develops to a greater extent and faster than the other skull components. Formed by cartilage bone, the ridge is the most important area of bone remodelling and where size decrease is most evident in older males (figs. 2, 3). The frontal ridge in adult males is more elongate and thinner than that in females, which is wider and has a more rounded shape. Postorbital constriction of the frontals has the same length in all ages and frontal width reduces with age as a consequence of bone stretching. Asymmetry is more evident in this part, especially in males (fig. 3). It is interesting that the differences in the frontal ridge between sexes observed in the ratio  $L_{\infty f}/L_{\infty m}$  are not so marked (table 2).

The snout has one third of the total skull length at birth and this proportion is maintained through life. Suture closure changes from totally open to half closed. In the male snout, bone reduction in older individuals may be noticed mainly in the premaxillary point (fig. 2). The palate is the snout structure that develops more than others after birth and acquires a more conspicuous concave form in adult males.

The lower jaw is little developed at birth but changes greatly later on, since it has secondary cartilage in the coronoid, angular and condylar processes (fig. 3). A relative reduction in the coronoid process breadth is observed in the lower jaw of adult females. In males, this reduction is localized to the mandibular condyles and coronoid fossa. The zygomatic arch is slightly developed around birth and is smaller than the maximum skull width (fig. 3). In adult females, the zygomatic arch is larger than that of males.

El puente frontal en ambos sexos es la estructura menos desarrollada alrededor del nacimiento y la que posteriormente se desarrolla más y con mayor rapidez de todos los componentes del cráneo. Formado por hueso cartilaginoso, el puente frontal es la parte más importante de remodelación ósea posterior al nacimiento y donde se observa la mayor disminución de tamaño en los machos de mayor edad (figs. 2, 3). El puente frontal en los machos adultos es más alargado y delgado que el de las hembras, que es más ancho y de forma más redondeada. En los frontales se observa que la constricción postorbital se mantiene con la misma longitud durante toda la vida y que el ancho de los frontales se reduce con la edad como consecuencia del estiramiento. La asimetría es más notoria en esta parte, particularmente en los machos (fig. 3). Es interesante que en el puente frontal las diferencias entre sexos en los adultos sean las menores de acuerdo con la proporción  $L_{oo}/L_{om}$  (tabla 2).

El rostro ocupa un tercio de la longitud total del cráneo al nacer y esta proporción se mantiene durante toda la vida, teniendo un cambio de suturación de totalmente abierta a medio cerrada. En el rostro de los machos también es notoria la disminución de tamaño en los individuos más viejos, principalmente en el nudo premaxilar (fig. 2). El paladar es la estructura del rostro que más se desarrolla posterior al nacimiento en la que adquiere una forma cóncava que es más conspicua en los machos adultos.

El dentario es una estructura poco desarrollada al nacer pero que posteriormente cambia bastante por poseer cartilago secundario en los procesos coronoides, angular y condilar (fig. 3). En los dentarios de las hembras adultas se observa una reducción relativa en anchura del proceso coronoides. La reducción en el caso de los machos se localiza en los cóndilos mandibulares y en la fosa coronoides. El arco cigomático está poco desarrollado cerca del

The nasal apparatus is well developed at birth similarly to the auditive apparatus. Its postbirth growth does not show a clear trend to reach a maximum size and bone reduction is less evident with the method of measurement employed. For this reason, fitting to von Bertalanffy's equation gives an age of maximum size much higher than 14 dentine layers, giving the impression that the nasal apparatus is not well developed at birth and that it has a continuous growth (fig. 2, table 2). The nasal bones of adult females are thin and overlap with the frontals. In males, nasals are thick and interlace with frontals.

## DISCUSSION

Each skull apparatus of *Z. californianus californianus* develops distinctly and is sex dependent. The braincase is the most developed apparatus at birth and its sutures close earlier than those of the snout (King, 1972). The least developed apparatus at this stage is the frontal ridge, though this part undergoes greater changes since it is composed of a tissue that allows bone growth. This is the pattern commonly observed in mammal skulls. There is a neural part, related to the brain, which develops in the earliest phases of ontogeny and there is a somatic part, related to mastication and other mechanical functions, which develops mostly after birth, especially around weaning (Moore, 1981). It is in the frontal ridge where skull asymmetry is most evident and where individual variation is larger. Asymmetry is particularly evident in adult males and is mainly observed in the sagittal crest, anterior part of the frontals and in the size of hypoglossal foramina. Future research might reveal the relation of skull asymmetry to differences between age and sex classes, population, geographic and/or environmental variations, as well as anthropogenic effects.



nacimiento y es de menor tamaño que el ancho máximo del cráneo (fig. 3). En las hembras adultas el arco cigomático es más ancho que el de los machos.

El aparato nasal se encuentra bastante desarrollado al nacer y, de forma similar al aparato auditivo, en el crecimiento postnatal de este aparato no es clara una tendencia a alcanzar una talla máxima y menos es evidente la reducción ósea con el método de medición usado. Por ese motivo, el ajuste a la ecuación de von Bertalanffy arroja una edad de talla máxima muy posterior a las 14 bandas de dentina, dando la impresión de estar poco desarrollado al nacer y de tener un crecimiento continuo (fig. 2, tabla 2). Los nasales de las hembras adultas son delgados y están sobrepuestos a los frontales; los de los machos son gruesos y embonan con los frontales.

## DISCUSIÓN

Cada aparato del cráneo de *Z. californianus californianus* se desarrolla de manera diferente y en dependencia del sexo en el caso de esta especie dimórfica. La caja craneana es el aparato que se encuentra más desarrollado cerca del nacimiento y sus suturas cierran antes que las del rostro (King, 1972). El aparato menos desarrollado en esta etapa es el puente frontal y es en él en donde pueden ocurrir mayores cambios por tener un tipo de tejido que permite el crecimiento óseo. Este es el patrón que comúnmente se observa en el cráneo de los mamíferos en donde se distingue una parte neural, relacionada con el encéfalo, que se desarrolla desde fases muy tempranas de la ontogenia y una parte somática, relacionada con la masticación y otras funciones mecánicas, que se desarrolla posterior al nacimiento, particularmente alrededor del destete (Moore, 1981). Es en el puente frontal donde también se observa el mayor grado de asimetría y la mayor variación individual. La asimetría craneal es

Sexual dimorphism in the *Z. californianus californianus* skull is evident in several characters and is accentuated with age. Around birth, the female skulls in the sample examined have sizes slightly larger than those of males, but males present a faster growth that results in a larger adult size (fig. 2, table 2). The larger size of female skulls around birth contrasts to the differences observed in measurements of body length and mass (Morales-Vela and Aguayo-Lobo, 1991) and suggests that sexual dimorphism may be recognized in the proportions of the animals since birth. In the sample examined in this work, however, it was not possible to determine age differences younger than the accumulation of the first dentine layer, so it is possible that the difference observed between males and females at this stage is a bias related to age and/or individual variation. Measurements of body length and mass also have considerable individual variation that depends, among other factors, on nutritional condition. This same result was obtained by Maldonado-Orozco (1997) with a different sample but due to the lack of *ad hoc* data, we can only state the need to investigate sexual differences in the proportions of skull and body size measurements during development.

Postnatal ontogenies of AMR and ACR also show that sexual dimorphism may be recognized in skull proportions since birth. Because of the great individual variation, a detailed analysis of a large sample will be required to use skull proportions as a means to identify sex. Using a bigger sample with a greater geographic cover, Maldonado-Orozco (1997) also found a large variation among individuals and age/sex classes. Despite individual and between-sample variations, monotonic patterns in the development of AMR and ACR are observed for females, indicating that their skulls grow at relatively uniform rates in time and space. In the AMR and ACR ontogenies of males, a three-phase pattern may be

particularmente evidente en los machos adultos y se observa principalmente en la cresta sagital, en la parte anterior de los frontales y en la variación de tamaño de los forámenes hipoglosos. Investigación futura podría revelar la relación de la asimetría craneal con diferencias entre clases de edad y sexo, con variaciones poblacionales, geográficas y/o ambientales, así como con efectos antropogénicos.

El dimorfismo sexual en el cráneo de *Z. californianus californianus* se manifiesta en muchas características y tal dimorfismo se acentúa con la edad. Cerca del nacimiento, los cráneos de hembras en la muestra analizada tienen medidas ligeramente superiores a las de los machos, pero estos últimos tienen un desarrollo más rápido en el que se alcanzan tallas mayores (fig. 2, tabla 2). El que en esta etapa el cráneo de las hembras sea ligeramente mayor que el de los machos contrasta la diferencia observada en medidas de longitud y peso corporales (Morales-Vela y Aguayo-Lobo, 1991) y eso sugiere que el dimorfismo sexual es reconocible en las proporciones de los animales desde el nacimiento. La muestra examinada en este trabajo no permite discernir diferencias de edad menores a la acumulación de la primera banda de dentina y es posible que la diferencia observada entre machos y hembras cerca del nacimiento sea solamente un sesgo asociado con diferencias de edad y/o con variación individual. Asimismo, medidas de peso y longitud están sujetas a una considerable variación individual que depende, entre otras cosas, de la condición nutricional de los animales. Maldonado-Orozco (1997) obtuvo el mismo resultado que el nuestro examinando una muestra diferente pero, ante la falta de datos *ad hoc*, solamente puede establecerse la necesidad de describir el dimorfismo sexual en las proporciones de medidas craneales y de tamaño corporal durante el desarrollo.

Las ontogenias postnatales del AMR y ACR muestran que el dimorfismo sexual es

reconocido. Este patrón indica que hay un mayor crecimiento en longitud entre cero y tres capas dentinales seguido por un mayor crecimiento en anchura que acelera a partir de siete capas dentinales. Este patrón es más marcado para el ACR y lo interpretamos como un resultado del desarrollo más tardío del aparato masticatorio (fig. 4).

El desarrollo del cráneo de *Z. californianus californianus* no está restringido al crecimiento. El grosor basioccipital y el ancho mínimo de los frontales disminuyen con la edad. En varias mediciones de machos, especialmente de la cresta frontal, hay una notable reducción después de haber alcanzado el tamaño máximo (fig. 2). La reducción de esta muestra es evidente visualmente en una serie de cráneos en orden de edad (Vázquez-Cuevas, 1993). La reducción en las mediciones del cráneo ha sido reportada en hembras de *Otaria flavescens* (Crespo, 1984) y *Mirounga leonina* (King, 1972). Orr *et al.* (1970) también registró la reducción ósea en machos mayores de *Z. californianus californianus* pero ellos la trataron como una variación individual. Una muestra de mayor tamaño y representatividad geográfica será requerida para determinar si la reducción observada en este trabajo es real. Los resultados de Maldonado-Orozco (1997) no son claros sobre esto. Si hay una reducción ósea en los machos de *Z. californianus californianus*, esto debería ser considerado en términos de la ecología de la especie ya que puede ser el resultado de hábitos de reproducción y alimentación variables de estos animales durante su vida, es decir, cambios en el balance respectivo entre la asimilación y el gasto de energía que define el modelo de crecimiento de Bertalanffy. Los ajustes al modelo de Bertalanffy no consideran el fenómeno de la reducción ósea, pero puede ser incluido en un modelo general haciendo que el exponente de crecimiento sea una variable dependiente de la edad. Esto puede ser logrado con una base fenomenológica obteniendo más conocimiento sobre el balance de energía.

reconocible en las proporciones craneales desde el nacimiento. En virtud de la gran variación individual, se requerirá de un examen detallado en una muestra extensa para utilizar las proporciones craneales como medio de identificación del sexo. Maldonado-Orozco (1997), con una muestra más grande y de mayor cobertura geográfica, encontró una gran variación individual y entre muestras de clases edad/sexo. A pesar de la variación individual y entre muestras, se observan patrones monotónicos de desarrollo del AMR y el ACR en las hembras que indican que el cráneo crece con tasas relativamente uniformes en tiempo así como entre ancho y largo. En las ontogenias del AMR y ACR de los machos se reconoce un patrón con tres fases que indica que hay un mayor crecimiento en longitud entre las cero y tres bandas de dentina, seguido por un crecimiento mayor en ancho que se acelera a partir de las siete bandas de dentina. Este patrón es más marcado en el ACR y nosotros lo interpretamos como resultado del desarrollo más tardío del aparato masticatorio (fig. 4).

El desarrollo craneal de *Z. californianus californianus* no solamente consiste de crecimiento; el grosor del basioccipital y el ancho mínimo de los frontales son medidas en las que hay reducción. En varias medidas craneales de los machos, particularmente del puente frontal, hay reducción luego de alcanzarse la talla máxima (fig. 2). La reducción ósea de esta muestra es asimismo evidente en una seriación de cráneos por edades (Vázquez-Cuevas, 1993). Reducciones de medidas craneales se han reportado en las hembras de *Otaria flavescens* (Crespo, 1984) y de *Mirounga leonina* (King, 1972). Orr *et al.* (1970) también registraron el fenómeno de reducción ósea en los machos más viejos de *Z. californianus californianus* pero lo trataron como parte de la variación individual. Se requerirá de una muestra de mayor tamaño y representatividad geográfica para determinar si

throughout the animal's life. It must be noted that fittings to von Bertalanffy's equation are in general inaccurate as they were done on the late-growth phases. This is particularly restrictive in parts that are more developed at birth such as the braincase and auditive apparatus.

The different skull parts have different ontogenic plasticities and there is a relation between the extent of changes after birth, asymmetry and the apparent bone reduction in the older males. Although sexual dimorphism accentuates with age, the degree of sexual dimorphism does not necessarily coincide with the remodelling capacities of the different skull parts. The degree of sexual dimorphism may be measured with the ratio  $L_{\infty f}/L_{\infty m}$  and the bone remodelling capacity after birth with the parameter  $\lambda$ . There are very dimorphic parts ( $L_{\infty f}/L_{\infty m} < 1$ ) that, during postnatal development, undergo marked changes, like the snout, and others with not so marked changes, like the nasal apparatus. Also, there are parts that are not very dimorphic ( $L_{\infty f}/L_{\infty m} \sim 1$ ) with large postnatal changes, like the ridge, and others with small changes, like the braincase. The auditive apparatus has intermediate characteristics of sexual dimorphism and remodelling capacity. As a result of size change accumulation of the different parts during ontogeny, general lengths have an average degree of sexual dimorphism and a summation of growth constants. For that reason also, general lengths show the smallest variation between measurements (fig. 2). In the grouping by apparatus, the degree of sexual dimorphism observed in the skull is parallel to the difference in the growth rates between males and females (table 2).

An outcome of the larger postnatal growth of male skulls is that their parameter of growth time prior to birth ( $t_0$ ) is shorter than that for females. No direct relationship of this parameter with the degree of sexual dimorphism or bone remodelling capacity was found and this

la reducción ósea que se observa en este trabajo es real. Los resultados de Maldonado-Orozco (1997) tampoco son claros al respecto. De existir, la reducción ósea craneal en los machos de *Z. californianus californianus* sería de consideración en términos de la ecología de la especie ya que puede reflejar cambios en los hábitos reproductivos y alimentarios con la edad, esto es, cambios en el balance correspondiente de gasto y asimilación de energía que es el que define la forma de crecimiento en el modelo de von Bertalanffy. Los ajustes hechos no consideraron el fenómeno de reducción ósea pero éste podría incluirse en un modelo más general haciendo que el exponente de crecimiento fuese una variable que dependa de la edad. Esto puede lograrse con una base de valor fenomenológico conociendo más sobre el balance de energía en función de la edad ya tratado. Debe notarse que los ajustes a la ecuación de von Bertalanffy son poco exactos en general porque se hicieron sobre la etapa tardía de crecimiento. Esto es particularmente restrictivo en aquellas partes, como la caja craneana y el aparato nasal, que están más desarrolladas en el nacimiento.

Las distintas partes craneales tienen distintos grados de plasticidad en su ontogenia, habiendo una relación entre la magnitud de cambios posteriores al nacimiento, la asimetría y la aparente reducción ósea en los machos más viejos. Si bien el dimorfismo sexual en el cráneo se acentúa con la edad, el grado de dimorfismo no necesariamente coincide con la capacidad de remodelación de las distintas partes craneales. El grado de dimorfismo sexual puede medirse con el cociente,  $L_{\infty_f}/L_{\infty_m}$ , y la capacidad de remodelación ósea posterior al nacimiento con el parámetro  $\lambda$ . Existen partes muy dimórficas ( $L_{\infty_f}/L_{\infty_m} < 1$ ) que durante el desarrollo postnatal tienen cambios marcados, como el rostro, y cambios menores, como el aparato nasal. Igualmente existen partes

suggests that what is observed as a differential capacity of postnatal growth in the skull parts has a component in the different times in which development starts. It is possible, for example, that parts like the braincase and frontal ridge have similar patterns of growth distinguished only because the ridge starts its development at a later stage. Thus, development time must be added to the interactive web formed by the growth pattern, degree of sexual dimorphism and individual variability. This, however, is untreatable with age estimations based on dentine layer counting and without data of prenatal development.

In summary, a more advanced description of the skull development of the California sea lion, with regard to sexual dimorphism, must consider the function of the structures, variation in the condition of the animals, their way of life in different ages, as well as population, geographic and environmental variations. Age data that are more accurate, precise and in real time are particularly required. It is necessary to study the prenatal development to detect the early growth phases of each structure. Therefore, knowledge of the California sea lion skull development, in addition to an increased detail of the morphological description, will consist of a greater knowledge in the ecology of this species.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are indebted to all the people whose work contributed to the formation of the Osteological Collection of Marine Mammals at the Facultad de Ciencias, UNAM. We also recognize the help and facilities provided by M.E. Cuspinera from the Facultad de Medicina, UNAM; the revision work of C. Esquivel, M. Salinas, M.C. García and R. González; and the corrections to the English text by E. Lizárraga and J. Murrell. We also

- Bartholomew, G.A. (1970). A model for the evolution of pinniped polygyny. *Evolution*, 24: 546-559.
- Crespo, E.A. (1984). Dimorfismo sexual en los dientes caninos y en los cráneos del lobo marino del sur, *Otaria flavescens* (Shaw) (Pinnipedia: Otariidae). *Rev. Museo Argentino de Ciencias Naturales, Zoología*, 13(25): 245-254.
- De Blase, A.F. and Martin, R.E. (1979). *A Manual of Mammalogy with Keys to Families of the World*. W.C. Brown, Dubuque, 436 pp.
- Hall, E.R. (1981). *The Mammals of North America*. John Wiley, New York, 1181 pp.
- King, J.E. (1954). The otariid seals of the Pacific coast of America. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 2(10): 309-337.
- King, J.E. (1971). The lacrimal bone in Otariidae. *Mammalia*, 35(3): 465-470.
- King, J.E. (1972). Observations on phocid skulls. In: R.J. Harrison (ed.), *Functional Anatomy of Marine Mammals*. Vol. 1. Academic Press, London, pp. 81-115.
- King, J.E. (1983). *Seals of the World*. Oxford Univ. Press, Oxford, 240 pp.
- Kowalski, K. (1981). *Mamíferos*. Manual de Teriología. H. Blume Ed., Madrid, 532 pp.
- Laws, R.M. (1953). A new method of age determination in mammals, with special reference to the elephant seal, *Mirounga leonina*, Linn. *Falkland Islands Dependencies Survey Sci. Rep.*, 2: 1-11.
- Lowry, M.S. and Folk, R.L. (1990). Sex determination of the California sea lion (*Zalophus californianus*) from canine teeth. *Mar. Mammal Sci.*, 6(1): 25-31.
- Lluch-Belda, D. (1969). El lobo marino de California *Zalophus californianus californianus* (Lesson, 1828) Allen, 1880. Observaciones sobre su ecología y explotación. En: *Dos Mamíferos Marinos de Baja California*, IMERNAR, México, DF, pp. 1-69.
- Maldonado-Orozco, J.A. (1997). Análisis de los parámetros morfológicos para la determinación de la edad y sexo en el lobo marino californiano (*Zalophus californianus californianus*). Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, DF, 82 pp.
- Moore, W.J. (1981). *The Mammalian Skull*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 369 pp.
- Morales-Vela, B. y Aguayo-Lobo, A. (1991). Nacimientos y modelos de crecimiento de las crías de lobo marino y su aplicación en el manejo de este recurso. *Ciencias Marinas*, 18(1): 109-123.
- Orr, R.T., Schonewald, J. and Kenyon, K.W. (1970). The California sea lion: Skull growth and a comparison of two populations. *Proc. Calif. Acad. Sci., Fourth Ser.*, 37(11): 381-394.
- Palmeirim, J.M. (1998). Analysis of skull measurements and measurers: Can we use data obtained by various observers? *J. Mammal.*, 79(3): 1021-1028.
- Perrin, W.F. (1975). Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the eastern tropical Pacific and Hawaii. Univ. California Press, Berkeley, 206 pp.
- Reiss, M.J. (1989). *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 182 pp.
- Scheffer, V.B. (1958). *Seals, Sea lions and Walruses. A Review of the Pinnipedia*. Stanford Univ. Press, Stanford, 179 pp.
- Scheffer, V.B. (1967). Standard measurements of seals. *J. Mammal.*, 48(3): 459-462.
- Stirling, I. (1982). The evolution of mating systems in pinnipeds. In: J.F. Eisenberg and D.G. Kleiman (eds.), *Recent Advances in the Study of Mammalian Behavior*. American Society of Mammalogists, Spec. Publ. 7, pp 489-527.
- Thompson, D.W. (1942). *On Growth and Form*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 346 pp.
- Tovar-Aguilar, F. (1989). Contribución al conocimiento del desarrollo ontogénico del cráneo del lobo marino macho de California (*Zalophus californianus californianus*, Lesson, 1828) (Pinnipedia: Otariidae). Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, DF, 65 pp.
- Vaughan, T.A. (1986). *Mammalogy*. 3rd ed. Saunders College Publ., New York, 576 pp.
- Vázquez-Cuevas, M.J.G. (1993). El cráneo del lobo marino común *Zalophus californianus californianus* Lesson, 1828 (Carnivora: Otariidae) en el Golfo de California. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, DF, 180 pp.

von Bertalanffy, L. (1976). Teoría General de los Sistemas. Fondo de Cultura Económica, México, DF, 311 pp.

Zakharov, V.M. and Yablokov, A.V. (1990). Skull asymmetry in the Baltic gray seal: Effects of environmental pollution. *Ambio*, 19(5): 266-269.

Zavala-González, A. (1993). Biología poblacional del lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*) en la región de las grandes islas del Golfo de California, México. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, DF, 79 pp.