

Ecological regionalization of *Zalophus californianus* rookeries, as a tool for conservation in the Gulf of California

Regionalización ecológica de las colonias reproductivas de *Zalophus californianus*, como herramienta para su conservación en el Golfo de California

D Szteren^{1*}, D Aurióles-Gamboa²

¹ Sección Zoología Vertebrados, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, Montevideo, 11400, Uruguay.

² Laboratorio de Ecología de Pinnípedos “Burney J Le Boeuf”, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, Col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz 23096, Baja California Sur, México.

* Corresponding author. E-mail: diana@fcien.edu.uy

ABSTRACT. California sea lion (*Zalophus californianus*) rookeries in the Gulf of California are structured genetically in distinct groups. Despite this evidence for regional differentiation, the sea lion population of the Gulf of California is managed as a single unit. To prioritize the allocation of limited resources for conservation and to improve the effectiveness of management actions, ecological differences among rookeries should also be considered. This is important to be able to further define and subsequently manage the rookeries on a regional level. The aim of the present study was to identify patterns of similarity among California sea lion rookeries in the Gulf of California, using nine demographic, biological, ecological, and biogeochemical databases: population censuses, trace metal content in bone, diet diversity, presence of *Leptospira* serovarieties, stable isotopes, incidence of osteoarthritis, sea surface temperature, and chlorophyll *a* concentration. A second objective was to characterize each region on the basis of these variables in order to focus management efforts. To examine the overall structure of the sea lion rookeries in the Gulf of California, we analyzed data for different combinations of variables and rookeries using multivariate analysis. The scenario with the highest explanatory power resulted in the separation of the rookeries into four groups: Northern Gulf, Ángel de la Guarda, Central Gulf, and Southern Gulf. Diet and sea surface temperature were the variables that contributed most strongly to the definition of the groups. Groupings showed geographic coherence and were consistent with previously proposed genetic units and oceanographic regions of the Gulf of California. The resulting multivariate pattern should facilitate the management of California sea lion rookeries, provide better tools to protect against environmental contingencies, and help to guide future management plans.

Key words: California sea lion, Gulf of California, grouping, multivariate analysis, *Zalophus californianus*.

RESUMEN. Las colonias reproductivas del lobo marino de California (*Zalophus californianus*) en el Golfo de California están estructuradas genéticamente en diferentes grupos. A pesar de dicha evidencia de diferenciación regional, la población de lobo marino en el Golfo de California se maneja como una sola unidad; sin embargo, deberían considerarse las diferencias ecológicas entre las colonias a la hora de priorizar la asignación de recursos limitados y mejorar la eficiencia de las acciones de manejo. Esto es importante para poder definir y, posteriormente, manejar las colonias a nivel regional. El objetivo del presente estudio fue identificar patrones de similitud entre las colonias reproductivas del lobo marino de California en el Golfo de California con base en nueve bases de datos demográficas, biológicas, ecológicas y biogeoquímicas: censos poblacionales, contenido de metales traza en hueso, diversidad de dieta, presencia de serovariedades de *Leptospira*, isótopos estables, incidencia de osteoartritis, temperatura superficial del mar y concentración de clorofila *a*. Un segundo objetivo fue caracterizar cada región con base en dichas variables con el fin de focalizar los esfuerzos de manejo. Para examinar la estructura general de las colonias de lobo marino en el Golfo de California, se analizaron datos con diferentes combinaciones de variables y colonias mediante análisis multivariados. El escenario con el mayor poder explicativo resultó en la separación de las colonias en cuatro grupos: Golfo Norte, Ángel de la Guarda, Golfo Central y Golfo Sur. Las variables que más contribuyeron a la definición de los grupos fueron la diversidad de dieta y la temperatura superficial del mar. Las agrupaciones mostraron coherencia geográfica y fueron consistentes con las unidades genéticas previamente sugeridas y con las regiones oceanográficas del Golfo de California. El patrón multivariado resultante facilitará el manejo de las colonias del lobo marino de California, proveerá mejores herramientas de protección ante las contingencias ambientales y ayudará a guiar futuros planes de manejo.

Palabras clave: lobo marino de California, Golfo de California, agrupamiento, análisis multivariado, *Zalophus californianus*.

INTRODUCTION

The patchy distribution of suitable habitats for breeding can result in a regionally fragmented population structure among pinniped colonies. This subdivision is thought to be a

INTRODUCCIÓN

La distribución parchada de hábitats apropiados para la reproducción puede resultar en una estructura poblacional fragmentada a nivel regional de las colonias de pinnípedos.

consequence of female natal site fidelity on broad geographic scales (Campbell *et al.* 2008). In addition, regional oceanographic conditions may support different feeding grounds to which females, with dispersal constrained by the need to return to the breeding colony (rookery) to nurse, have adapted. Site fidelity and philopatry to both breeding and foraging sites can promote evolutionary processes by operating on metapopulation dynamics and genetic structure, and may also impact social structure (Pomeroy *et al.* 2000, Matthiopoulos *et al.* 2005, Wolf and Trillmich 2007). It is important to consider differences in the ecological characteristics of rookeries in order to maintain sea lions as functioning parts of their ecosystem, to prioritize the distribution of limited resources for conservation, and to improve the effectiveness of management actions.

The California sea lion *Zalophus californianus* is widely distributed along the Pacific coast of North America. Its range extends from British Columbia, Canada (51°N), to the southwest coast of Mexico (19°N). The overall population is estimated to be around 355,000 individuals (Aurioles and Trillmich 2008). In Mexico, sea lions are distributed on both sides of the Baja California Peninsula. The west coast of the peninsula has a population estimated between 75,000 and 87,000 individuals (Lowry and Maravilla-Chávez 2005), whereas the Gulf of California has a population estimated between 24,000 and 31,000 individuals (Szteren *et al.* 2006) distributed among 13 rookeries (fig. 1). The population in the Gulf of California declined 20% in the last decade (Szteren *et al.* 2006); however, a genetic bottleneck did not occur (González-Suárez *et al.* 2010). Until now, the sea lion population of the Gulf of California has been managed as a single unit. Current management strategies are based on the overall protection of the species by the Mexican Government (listed under “Special Protection”, NOM-059-ECOL-1994).

Genetic studies based on differences in maternally inherited mitochondrial DNA have shown that the Gulf of California rookeries are differentiated from those of the Pacific (Maldonado *et al.* 1995, Bowen *et al.* 2006) and that the gulf population is structured in three different groups (northern, central, and southern) (Schramm *et al.* 2009). Using mitochondrial DNA and microsatellite loci, González-Suárez *et al.* (2009) suggested a pattern of isolation by distance among colonies and identified three Mexican management units: Upper Gulf of California, Southern Baja Peninsula, and Upper Pacific Coast of Baja California. The population structure is reflected in several recent studies that have examined differentiation among colonies in various demographic, biological, and ecological parameters. For example, González-Suárez *et al.* (2006) suggested grouping the islands into four clusters based on census data and geographical distance (from the northernmost to all others): Northern Gulf, North-Midriff, South-Midriff, and Southern Gulf. The same clusters were supported using time-series of abundance data to identify subpopulations through state-space models (Ward *et al.* 2010). Although census data

Esta subdivisión es probablemente una consecuencia de la fidelidad al sitio natal de las hembras, en una escala geográfica amplia (Campbell *et al.* 2008). Por otra parte, las condiciones oceanográficas regionales pueden sostener diferentes áreas de alimentación a las cuales se han adaptado las hembras, cuya dispersión está restringida por la necesidad de regresar a la colonia reproductiva a amamantar. La fidelidad al sitio y la filopatría tanto a los sitios reproductivos como a los de alimentación pueden promover procesos evolutivos al operar sobre la dinámica de metapoblaciones y la estructura genética, y también pueden tener un impacto en la estructura social (Pomeroy *et al.* 2000, Matthiopoulos *et al.* 2005, Wolf y Trillmich 2007). Es importante considerar las diferencias en las características ecológicas de las colonias reproductivas para mantener a los lobos marinos como partes funcionales del ecosistema, priorizar la distribución de los recursos escasos para la conservación y mejorar la efectividad de las acciones de manejo.

El lobo marino de California *Zalophus californianus* se distribuye ampliamente a lo largo de la costa del Pacífico de Norteamérica. Se encuentra desde la Columbia Británica, Canadá (51°N), hasta la costa sudoeste de México (19°N). La población global se estima en unos 355,000 individuos (Aurioles y Trillmich 2008). En México, el lobo marino se encuentra en ambas costas de la península de Baja California. La costa oeste de la península presenta una población estimada entre 75,000 y 87,000 individuos (Lowry y Maravilla-Chávez 2005), mientras que el Golfo de California tiene una población estimada entre 24,000 y 31,000 individuos (Szteren *et al.* 2006) distribuida en 13 colonias reproductivas (fig. 1). La población del Golfo de California declinó un 20% en la última década (Szteren *et al.* 2006); sin embargo, no se presentó un cuello de botella genético (González-Suárez *et al.* 2010). Hasta ahora, la población de lobo marino en el Golfo de California ha sido manejada como una única unidad. Las estrategias de manejo actuales se basan en la protección global de la especie por el gobierno mexicano (listada como “Protección Especial”, NOM-059-ECOL-1994).

Estudios genéticos, basados en diferencias en el ADN mitocondrial heredado matrilinealmente, han mostrado que las colonias reproductivas en el Golfo de California se diferencian de las del Pacífico (Maldonado *et al.* 1995, Bowen *et al.* 2006) y que la población del golfo está estructurada en tres grupos genéticamente diferentes (norte, centro y sur) (Schramm *et al.* 2009). Usando ADN mitocondrial y loci de microsatélites, González-Suárez *et al.* (2009) sugirieron un patrón de aislamiento por distancia entre las colonias e identificaron tres unidades de manejo en México: alto Golfo de California, sur de la península de Baja California, y costa Pacífico superior de Baja California. La estructura poblacional se ha reflejado en varios estudios recientes que han examinado la diferenciación entre colonias según varios parámetros demográficos, biológicos y ecológicos. Por ejemplo, González-Suárez *et al.* (2006) sugirieron el agrupamiento de las colonias en cuatro grupos: Golfo Norte,

contributed to the definition of rookery groups, the data alone are not sufficient to describe each region in relation to their health, environment, and possible susceptibility to environmental or fishery-related ecosystem perturbations. Studies that use ecological or oceanographic parameters to characterize the rookeries of each region are still lacking.

García-Rodríguez and Auriolos Gamboa (2004) reported differences in feeding habits between rookeries as a result of differences in local environmental conditions. Based upon the analysis of the diet they identified four groups of rookeries. Corresponding variations in C and N isotopic signatures and trophic level differences between the rookeries were also identified (Porrás-Peters *et al.* 2008); $\delta^{15}\text{N}$ reflects the trophic status, while $\delta^{13}\text{C}$ varies geographically indicating feeding areas (e.g., coastal vs oceanic, pelagic, or benthic). In this context, the isotopic signal reflects not only the food consumed and assimilated, but also the oceanographic conditions

Grandes Islas Norte, Grandes Islas Sur y Golfo Sur. Para ello, estos autores utilizaron datos de censos y distancia geográfica (desde la colonia más norteña hasta cada una de las restantes). Se encontraron los mismos grupos usando series de tiempo de abundancia para identificar subpoblaciones con modelos espacio-estado (Ward *et al.* 2010). Aunque los datos de censos contribuyeron a la definición de grupos de colonias reproductivas, esos datos por sí solos no son suficientes para describir cada región en relación con su salud, su ambiente y su posible susceptibilidad a perturbaciones ecosistémicas relacionadas con el ambiente o con las pesquerías. Aún faltan estudios que utilicen parámetros ecológicos u oceanográficos para caracterizar las colonias de cada región.

García-Rodríguez y Auriolos Gamboa (2004) encontraron diferencias en los hábitos alimentarios entre colonias como resultado de diferencias en las condiciones ambientales locales. Estos autores identificaron cuatro grupos de colonias con base en el análisis de la dieta. También se han detectado variaciones correspondientes en las firmas isotópicas de C y N, y diferencias de nivel trófico entre colonias (Porrás-Peters *et al.* 2008); $\delta^{15}\text{N}$ refleja el estatus trófico, mientras que el $\delta^{13}\text{C}$ varía geográficamente indicando áreas de alimentación (e.g., costera vs oceánica, pelágica o bentónica). En este sentido, la señal isotópica refleja no sólo el alimento consumido y asimilado, sino también las condiciones oceanográficas del área de alimentación (Hobson *et al.* 1996). Por otro lado, la concentración de metales en tejidos de lobos marinos puede estar relacionada con la dieta y/o con las condiciones oceanográficas cerca de la colonia (Skoch 1990). La concentración en tejidos con baja tasa de renovación (como el hueso) representa la acumulación a lo largo de la vida de los individuos y, por lo tanto, puede ser una variable integradora importante en nuestro análisis, aunque aún no ha sido usada para investigar diferencias regionales.

Adicionalmente, se han identificado diferencias anatómicas en cráneos de machos adultos de tres zonas del Golfo de California (norte, centro, sur) y de la costa del Pacífico de California y Baja California (Zavaleta-Lizárraga 2003). En términos de salud, Pedernera (2004) informó que los patrones de prevalencia de serovariedades de *Leptospira interrogans* separaban las colonias de lobo marino en tres grupos. Estas bacterias, que entran a los organismos a través de mucosas o piel dañada, son transmitidas por contacto directo o indirecto a través de la orina, leche o fluidos infectados (Pedernera 2004). La presencia de anticuerpos contra diferentes serovariedades está relacionada con la distancia geográfica entre las colonias, de manera que las que tengan mayor intercambio de animales compartirán más serovariedades. Por último, se han encontrado diferencias en los niveles de prevalencia de osteoartritis entre dos regiones del Golfo de California y una tercera región que incluye colonias de la costa del Pacífico (Díaz-Guzmán 2003). El origen de esta afección está ligado a una predisposición genética y su incidencia se correlacionó negativamente con el aislamiento geográfico.

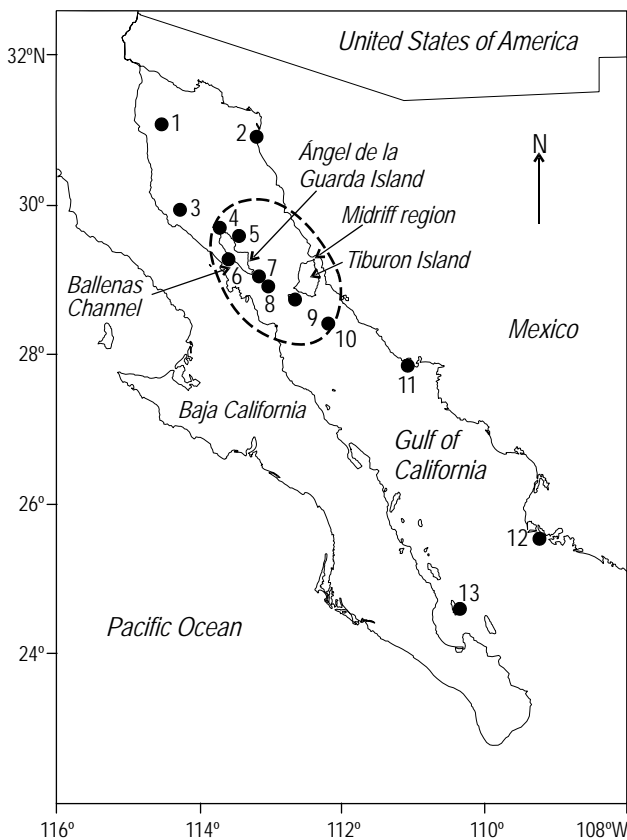


Figure 1. Location of the 13 California sea lion rookeries in the Gulf of California. The dotted-line circle indicates the Midriff region.

Figura 1. Localización de las 13 colonias reproductivas del lobo marino de California en el Golfo de California. La línea punteada indica la región de las Grandes Islas.

1. Rocas Consag, 2. Isla San Jorge, 3. Isla Lobos, 4. Isla Granito, 5. Los Cantiles, 6. Los Machos, 7. El Partido, 8. El Rasito, 9. San Esteban, 10. San Pedro Mártir, 11. San Pedro Nolasco, 12. Farallón de San Ignacio, 13. Los Islotos.

of the feeding area (Hobson *et al.* 1996). Additionally, metal concentration in sea lion tissue can be related to the diet and/or the oceanographic conditions near the rookery (Skoch 1990). The concentration in tissues with low removal rate (such as bone) represents the accumulation throughout the life span of the individuals and, therefore, it could be an important integrative variable in our analysis, though it has not yet been used to study regional differences.

Furthermore, anatomic differences have been identified in adult male skulls from the three regions of the Gulf of California (northern, central, and southern) and from the Pacific coast of California and Baja California (Zavaleta-Lizárraga 2003). In terms of health, Pedernera (2004) reported that patterns in the prevalence of serovarieties of *Leptospira interrogans* separated the sea lion rookeries into three groups. The bacteria, which enter through mucous or damaged skin, are transmitted by direct or indirect contact through urine, milk or infected fluids (Pedernera 2004). The presence of antibodies against different serovarieties is related to the geographic distance between rookeries, as those that have a greater interchange of animals share more serovarieties. Moreover, significant differences in levels of osteoarthritis prevalence were found between two regions of the gulf and a third region including rookeries on the Pacific coast (Díaz-Guzmán 2003). The origin of this affection is linked to a genetic predisposition and its incidence was negatively correlated with geographic isolation.

Environmental characteristics determine the habitat where sea lions maintain their rookeries and where they feed. Temperature mainly affects the abundance and distribution of prey species, while chlorophyll *a* concentration is an indicator of the level of primary productivity, which can influence the abundance of sea lion preys through an upward cascade (Soto *et al.* 2004, Le Boeuf and Crocker 2005). The Gulf of California is a subtropical evaporation basin in which two main nutrient enrichment processes occur: (1) seasonal upwelling along the coasts of the Mexican states of Sonora and Baja California, and (2) strong tidal mixing produced in the central gulf (Santamaria-del-Ángel *et al.* 1994).

Several oceanographic regionalizations based upon different variables and degrees of detail have been suggested for the Gulf of California (e.g., Round 1967, Álvarez-Borrego 1983, Santamaria-del-Ángel *et al.* 1994, Lluch-Cota and Arias-Aréchiga 2000). In general, these studies have defined between three and four oceanographic regions with a north-south pattern. More recently, Lluch-Cota (2004) described four regions based on the levels of primary productivity: the north, the Midriff area, the central region, and the mouth of the Gulf of California.

The aforementioned studies, based on single variables, have shown differences between the sea lion rookeries in the Gulf of California and the waters in which they forage. The existence of the three genetically distinct groups of sea lion rookeries in the Gulf of California (Schramm *et al.* 2009) implies that they must be treated separately as different

Las características ambientales determinan el hábitat donde los lobos marinos mantienen sus colonias y se alimentan. La temperatura afecta principalmente la abundancia y distribución de las especies presa, mientras que la concentración de clorofila *a* es un indicador de la productividad primaria, que puede influenciar la abundancia de las presas de los lobos marinos a través de una cascada trófica ascendente (Soto *et al.* 2004, Le Boeuf y Crocker 2005). El Golfo de California es una cuenca de evaporación donde se presentan principalmente dos procesos de enriquecimiento: (1) una surgencia estacional a lo largo de las costas de los estados de Sonora y Baja California, México, y (2) una intensa mezcla de mareas producida en el golfo central (Santamaria-del-Ángel *et al.* 1994).

Se han propuesto varias regionalizaciones oceanográficas para el Golfo de California con base en diferentes variables y grados de detalle (e.g., Round 1967, Álvarez-Borrego 1983, Santamaria-del-Ángel *et al.* 1994, Lluch-Cota y Arias-Aréchiga 2000). En general, estos estudios definieron entre tres y cuatro zonas oceanográficas con un patrón norte-sur. En un estudio más reciente, Lluch-Cota (2004) describió cuatro zonas en el golfo con base en niveles de productividad primaria: el norte, el área de las Grandes Islas, la región central y la boca del Golfo de California.

Los estudios antes mencionados, basados en una sola variable, han mostrado diferencias entre las colonias de lobos marinos del Golfo de California y las aguas donde se alimentan. La existencia de tres grupos de lobos marinos genéticamente distintos en el Golfo de California (Schramm *et al.* 2009) implica que éstos deberían ser tratados por separado como diferentes unidades de manejo (González-Suárez *et al.* 2009, Schramm *et al.* 2009). Diversas variables ambientales y ecológicas afectan los sitios donde los lobos marinos se alimentan y mantienen colonias, ya sea directa o indirectamente, y esas variables deberían ser consideradas a la hora de establecer decisiones de manejo. Para ello, se propone un nuevo procedimiento de regionalización basado en un análisis multivariado de varios parámetros ecológicos y biológicos. Se generó un análisis completo para determinar el potencial de agrupamiento de las 13 colonias reproductivas de lobo marino en el Golfo de California. Se hipotetiza que diversas variables biológicas y ecológicas de la población de *Z. californianus* en el Golfo de California reflejarán una regionalización coherente que puede ser usada para identificar unidades ecológicas. Se espera que estas unidades se asocien con el arreglo genético propuesto por Schramm (2009) y con características oceanográficas locales.

El objetivo del presente trabajo fue agrupar las colonias de lobo marino en regiones de manejo y caracterizar cada región con base en las variables clasificadoras. Una regionalización ecológica facilitará las decisiones de manejo en respuesta a eventos que pueden amenazar las poblaciones locales, como enfermedades epizootias, contaminación, turismo, pesca, entre otras.

management units (González-Suárez *et al.* 2009, Schramm *et al.* 2009). Many environmental and ecological variables affect the areas where sea lions forage and maintain rookeries, either directly or indirectly, and these variables should be considered when making management decisions. To this end, we propose a novel rookery regionalization procedure based on a multivariate analysis of several ecological and biological parameters. We generated a complete analysis in order to determine the potential clustering among the 13 sea lion rookeries of the Gulf of California. We hypothesize that many biological and ecological variables of the *Z. californianus* population in the Gulf of California will reflect a coherent regionalization, which could be used to identify ecological units. We expect these units to be associated with the genetic arrangement proposed by Schramm (2009) and with local oceanographic characteristics.

The aim of this study was not only to group the sea lion rookeries into potential management regions but also to characterize each region on the basis of the classifying variables. An ecological regionalization will facilitate management decisions in response to events that may threaten local populations such as epizootic diseases, contamination, tourism, and fishing, among others.

MATERIAL AND METHODS

California sea lion rookeries

This study includes the 13 California sea lion rookeries in the Gulf of California (fig. 1). The maximum distance between Consag (the northernmost) and Los Islotes (the southernmost) is 823 km, and the nearest two rookeries are El Partido and El Rasito, separated by 7.6 km.

Databases

Geographical patterns were analyzed for nine datasets (table 1). Four of them (population censuses, trace metal concentrations in sea lion skulls, sea surface temperatures, and chlorophyll *a* concentrations near each rookery) were analyzed in this study, while the other five were derived from previous studies ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, diet, *Leptospira*, and osteoarthritis).

Population censuses

These data consist of direct population counts undertaken during the reproductive season (June–July) from 1978 to 2004 when most of the population can be found on land and the maximum pup counts occur. Preliminary analyses of the population trends and extinction risk were published elsewhere (Szteren *et al.* 2006).

In order to explore the regional pattern, we used the value of the probability of extinction because it includes population status and trends. The probability of extinction was estimated

MATERIALES Y MÉTODOS

Colonias reproductivas del lobo marino de California

El presente estudio incluye las 13 colonias reproductivas del lobo marino de California en el Golfo de California (fig. 1). La distancia máxima entre Consag (la más norteña) y Los Islotes (la más sureña) es de 823 km, y las dos colonias más cercanas son El Partido y El Rasito, separadas por 7.6 km.

Bases de datos

Se analizaron los patrones geográficos de nueve series de datos (tabla 1). Cuatro de ellas (censos poblacionales, contenido de metales traza en cráneos, temperatura superficial del mar y concentración de clorofila *a* alrededor de cada colonia) fueron analizadas en este estudio, mientras que las otras cinco se derivaron de estudios previos ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, dieta, *Leptospira* y osteoarthritis).

Censos poblacionales

Esta base de datos consta de conteos poblacionales directos realizados entre 1978 y 2004 durante la estación reproductiva (de junio a julio), cuando la mayor parte de la población se encuentra en tierra y se presenta el conteo máximo de nacimientos. Los análisis preliminares donde se estimaron las tendencias poblacionales y el riesgo de extinción fueron publicadas anteriormente (Szteren *et al.* 2006).

Para explorar el patrón regional, se utilizó el valor de la probabilidad de extinción de cada colonia porque éste incluye el estatus poblacional y su tendencia. La probabilidad de extinción se estimó usando el tamaño poblacional actual, un umbral de extinción poblacional, la tasa de cambio poblacional (μ) y un parámetro de varianza (Morris *et al.* 1999).

Concentraciones de metales

Se utilizó la concentración de Al, As, Cd, Cu, Co, Fe, Hg, Ni, Pb, Se y Zn medidos en la bula timpánica de cráneos de machos adultos de lobo marino recolectados en 10 colonias, entre 1978 y 1994 (tabla 1). El hueso, al ser un tejido compacto, presenta una tasa de renovación y remoción baja, y tiene la ventaja de representar la acumulación de metales a lo largo de la vida del animal. El trabajo de laboratorio se realizó previamente e incluyó el corte del hueso y la cuantificación de los metales usando espectrofotometría de absorción atómica, como fue descrito por Elorriaga y Auriolles-Gamboa (2008). El Hg se midió con el mismo equipo, usando técnicas de vapor frío sin llama. El Se fue medido por la generación de vapores calientes volátiles de hidruro de Se.

Para procesar los datos, se eliminó un dato extremo (*outlier*) antes de calcular las correlaciones entre los metales. Se seleccionaron el As, Co, Hg y Ni como los metales más

Table 1. Type of data available for each California sea lion rookery and year. Sample size indicates the number of individuals sampled at each rookery.**Tabla 1.** Tipos de datos disponibles para cada colonia reproductiva del lobo marino de California y año. El tamaño de muestra indica el número de individuos muestreados en cada colonia.

Variable	Available years	Rookeries* (sample size)
Population census	1978–2004	All
Metal concentration (Al, As, Cd, Cu, Co, Fe, Hg, Ni, Pb, Se, Zn)	1978–1994	SJ (4), Lob (9), Gra (9), Cant (9), Mac (4), SE (15), SPM (15), Nol (4), FSI (9), Isl (5)
Sea surface temperature	1985, 1986, 1993, 1995, 1997, 1999–2003	All
Chlorophyll <i>a</i>	1998–2003	All
Stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$)	2002 + SJ (2004) + Mac (2000)	Con (9), Lob (10), Gra (10), Cant (9), Par (10), Ras (10), SE (10), SPM (10), Nol (10), FSI (10), Isl (10) + Mac (2000) (10) + SJ (2004) (10)
Diet	2002 + Gra and Mac (1995)	Con (41), Lob (19), Gra (20), Cant (16), Mac (32), Par (46), Ras (36), SE (17), SPM (13), Nol (20), FSI (30), Isl (22)
<i>Leptospira interrogans</i>	2002	Con (9), Lob (10), Gra (10), Cant (9), Par (10), Ras (10), SE (10), SPM (8), Nol (10), FSI (10), Isl (10)
Osteoarthritis	1978–2002	SJ (10), Lob (70), Gra (27), Cant (17), Ras (5), SE (39), SPM (6), Nol (14), FSI (19), Isl (21)

* Con: Consag, SJ: Isla San Jorge, Lob: Isla Lobos, Gra: Isla Granito, Cant: Los Cantiles, Mac: Los Machos, Par: El Partido, Ras: El Rasito, SE: San Esteban, SPM: San Pedro Mártir, Nol: Nolasco, FSI: Farallón de San Ignacio, Isl: Los Islotes.

using the current population size, a population extinction threshold, the rate of population change (μ), and a variance parameter (Morris *et al.* 1999).

Metal concentrations

We used the concentrations of Al, As, Cd, Cu, Co, Fe, Hg, Ni, Pb, Se, and Zn from the tympanic bulla of adult male sea lions collected from 10 rookeries between 1978 and 1994 (table 1). Bone, being a compact tissue, has a very low turnover and removal rate, and has the advantage of representing metal accumulation over the life of the animal. Laboratory work was previously done and it included bone cutting and metal quantification using atomic absorption spectrophotometry as described by Elorriaga and Auriol-Gamboa (2008). Hg was measured with the same equipment, using flameless, cold-vapor techniques; Se was measured by the generation of hot volatile Se hydride vapors.

To process the data, one extreme value (outlier) was eliminated before correlations between metals were calculated. As, Co, Hg, and Ni were selected as the most representative metals because they showed high correlations with respect to the rest of the metals and showed significant differences between rookeries. Data were log-transformed to minimize differences in scale among the different metals. To assess the general regionalization, the contribution of each metal to the

representativos, ya que tuvieron las mayores correlaciones con el resto de los metales y mostraron diferencias significativas entre las colonias. Los datos fueron transformados logarítmicamente para minimizar las diferencias de escala entre los distintos metales. Para estudiar la regionalización general, se incorporó la contribución de cada metal al primer factor de un análisis de componentes principales (ACP) usando los metales más explicativos en una exploración preliminar.

Variables ambientales

Los datos de temperatura superficial del mar (TSM) y clorofila *a* se obtuvieron a partir de imágenes satelitales. Los datos de TSM se derivaron usando imágenes mensuales obtenidas por el satélite NOAA/NASA AVHRR Ocean Pathfinder (ftp://podaac.jpl.nasa.gov/pub/sea_surface_temperature/avhrr/pathfinder), y los datos de clorofila *a* de imágenes estacionales del satélite SeaStar (<http://seawifs.gsfc.nasa.gov/cgi/level3.pl>). Las imágenes tenían una resolución espacial de 9 km. Se obtuvieron los valores promedio dentro de cuadrados de 100 × 100 km centrados en cada una de las 13 colonias de manera que se incluyera el radio de alimentación promedio de los lobos marinos de 30 a 40 km (Durán-Lizarraga 1998, Kuhn 2006).

Las variables ambientales se estudiaron durante diciembre, enero y febrero, ya que estos meses representan un

first factor in a principal components analysis (PCA) was incorporated using the most explicative metals in a preliminary exploration.

Environmental variables

Sea surface temperature (SST) and chlorophyll *a* data were obtained from satellite imagery. The SST data were derived using monthly images obtained by the NOAA/NASA AVHRR Ocean Pathfinder satellite (ftp://podaac.jpl.nasa.gov/pub/sea_surface_temperature/avhrr/pathfinder), and the chlorophyll *a* data from seasonal images obtained by the SeaStar satellite (<http://seawifs.gsfc.nasa.gov/cgi/level3.pl>). The images had a spatial resolution of 9 km. Data were averaged within squares of 100 × 100 km centered on each of the 13 rookeries in order to include the sea lion's average feeding radius of 30–40 km (Durán-Lizárraga 1998, Kuhn 2006).

Environmental variables were studied during December, January, and February since these months represent a critical period for the females, who give birth in June or July and continue feeding their pups until then (Peterson and Bartholomew 1967, Newsome *et al.* 2006). Winter is also important for subadult males that disperse in search of food during this period, and for pups that are beginning to feed independently (Auriolles-Gamboa *et al.* 1983).

We used the WIM (Windows Image Manager) software tool to obtain the mean, standard deviation, standard error, and number of data (pixels) inside each square. The SST data were obtained for ten years (see table 1), and the most explanatory years were picked by selecting those with the highest contribution to factors 1 and 2 in a preliminary PCA. The contribution of each year to the first factor in the preliminary PCA was used in the general regionalization. Chlorophyll *a* data were collected for six years using the same criteria. The mean value for the period 1998–2003 was incorporated into the regionalization database.

Stable isotopes

This database consists of stable-isotope ratios of carbon and nitrogen (expressed as $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) measured in hair samples of 10 pups in each rookery. The pups were approximately two months of age and were sampled in 2000 and 2002 in 12 rookeries (Porrás-Peters *et al.* 2008), complemented with unpublished 2004 data from San Jorge (table 1). The average value of each isotope for each colony was used to explore the regional pattern.

Diet

Prey species were determined by the identification of hard remains in sea lion faeces collected in July 2002 at 11 rookeries (Porrás-Peters *et al.* 2008), complemented with samples from Isla Granito and Los Machos collected in

periodo crítico para las hembras que dan a luz en junio o julio y continúan amamantando a sus crías hasta entonces (Peterson y Bartholomew 1967, Newsome *et al.* 2006). El invierno también es importante para los machos subadultos que se dispersan durante este periodo en busca de alimento, y para las crías que comienzan a alimentarse independientemente (Auriolles-Gamboa *et al.* 1983).

Se obtuvieron los valores promedio, la desviación estándar, el error estándar y el número de datos (píxeles) dentro de cada cuadrado, utilizando el software WIM (Windows Image Manager). Se obtuvieron datos de TSM para diez años (ver tabla 1), y se seleccionaron los años más explicativos eligiendo aquéllos con mayor contribución a los factores 1 y 2 de un ACP preliminar. Para la regionalización general se utilizó la contribución de cada año al primer factor en el ACP preliminar. Por otro lado, se recolectaron datos de clorofila *a* de seis años usando los mismos criterios. Para la regionalización general se incorporó el valor promedio del periodo 1998–2003.

Isótopos estables

Esta base de datos consiste en las razones de isótopos estables de carbono y nitrógeno (expresados como $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) medidas en muestras de pelo de 10 crías en cada colonia. Se muestrearon crías de aproximadamente dos meses de edad en 2000 y 2002 en 12 colonias (Porrás-Peters *et al.* 2008), complementado con datos no publicados de 2004 de San Jorge (tabla 1). Para explorar el patrón regional se utilizó el valor promedio de cada isótopo estable para cada colonia.

Dieta

Se determinaron las especies presa mediante la identificación de restos duros en heces de lobos marinos recolectadas en julio de 2002 en 11 colonias (Porrás-Peters *et al.* 2008), complementado con muestras de Isla Granito y Los Machos recolectadas en septiembre de 1995 (García-Rodríguez y Auriolles-Gamboa 2004) (tabla 1). Para explorar la regionalización se utilizó la diversidad de dieta, ya que incorpora la importancia de múltiples ítem presa. Además, la diversidad de dieta refleja la susceptibilidad potencial de las colonias ante variaciones en la disponibilidad de sus presas preferidas (Auriolles-Gamboa y Camacho-Ríos 2007). La diversidad se calculó usando el índice de diversidad de Shannon (H'):

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

donde p_i representa la proporción de presas i en todas las heces y s es el número total de presas. Los valores altos de H' equivalen a una mayor diversidad en la dieta. La diversidad de la dieta fue calculada previamente por García-Rodríguez y Auriolles-Gamboa (2004) y Porrás-Peters *et al.* (2008). Para

September 1995 (García-Rodríguez and Aurióles-Gamboa 2004) (table 1). We selected the diversity of the diet to explore regionalization since it incorporates the importance of multiple prey items. Moreover, diet diversity reflects the potential susceptibility of the rookeries to deal with variations in the availability of their preferred prey (Aurióles-Gamboa and Camacho-Ríos 2007). The diversity was calculated using Shannon's diversity index (H'):

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

where p_i represents the proportion of prey i in all of the faeces and s is the total number of prey. Higher H values are equivalent to greater diet diversity. Diet diversity was calculated by García-Rodríguez and Aurióles-Gamboa (2004) and Porras-Peters *et al.* (2008). The H' value of each rookery was incorporated to explore the general regionalization.

Leptospira

The presence of serovarieties of *L. interrogans* was examined in samples of pup sera collected during the 2002 reproductive season (Pedernera 2004) (table 1). Eight to ten recently born pups were captured in 11 rookeries, totalling 106 pups. Microscopic agglutination tests (MAT) were used to determine and quantify the prevalence of antibodies against *Leptospira* serovarieties (Pedernera 2004). Twenty-seven serovarieties were identified; however, a PCA suggested that 13 were the most explicative.

For our analysis, we used the same regional pattern described by Pedernera (2004) using a classification analysis with complete union and Euclidean distance: (1) Consag, Isla Lobos, Granito, Los Cantiles, San Esteban, San Pedro Mártir, and Nolasco; (2) El Partido and El Rasito; and (3) Farallón de San Ignacio and Los Islotes. The significance of the grouping was then analyzed using a discriminant analysis. To explore the general regionalization, the contribution of the 13 most explicative serovarieties (PCA) was incorporated.

Osteoarthritis

Díaz-Guzmán (2003) analyzed the incidence of this disease in 385 adult sea lion skulls collected from 10 rookeries between 1978 and 2002 (table 1). This condition is a degenerative process clearly observed at the temporomandibular articulation as a strong wear and reduction of the bone that may induce deformations. The prevalence of osteoarthritis was calculated as the number of skulls showing evidence of the disease over the total number of skulls examined from each rookery. The proportion of skulls showing evidence of this condition in each rookery was used for the general regionalization.

evaluar la regionalización general se incorporó el valor de H' de cada colonia.

Leptospira

Se examinó la presencia de serovariedades de *L. interrogans* en muestras de suero de crías recolectadas durante la estación reproductiva de 2002 (Pedernera 2004) (tabla 1). Se capturaron entre ocho y diez crías recién nacidas en 11 colonias, totalizando 106 crías. Para determinar y cuantificar la prevalencia de anticuerpos contra serovariedades de *Leptospira*, se usaron pruebas de aglutinación microscópica (MAT) (Pedernera 2004). Se identificaron 27 serovariedades; sin embargo, un ACP preliminar mostró que 13 fueron las más explicativas.

Para el presente análisis, se utilizó el mismo patrón regional descrito por Pedernera (2004) usando un análisis de clasificación con la unión completa y la distancia euclidiana: (1) Consag, Isla Lobos, Granito, Los Cantiles, San Esteban, San Pedro Mártir y Nolasco; (2) El Partido y El Rasito; y (3) Farallón de San Ignacio y Los Islotes. Posteriormente, se analizó la significancia del agrupamiento usando un análisis discriminante. Para explorar la regionalización general, se incorporó la contribución de las 13 serovariedades (ACP) más explicativas.

Osteoarthritis

Díaz-Guzmán (2003) analizó la incidencia de osteoarthritis en 385 cráneos de adultos de lobo marino recolectados en 10 colonias entre 1978 y 2002 (tabla 1). Esta condición es un proceso degenerativo claramente observado en la articulación temporomandibular como un desgaste grave y reducción del hueso, que puede inducir deformaciones. Se calculó la prevalencia de esta afección como el número de cráneos con evidencias de osteoarthritis sobre el número total de cráneos examinados en cada colonia. Para la regionalización general se usó la prevalencia de osteoarthritis en cada colonia.

Análisis

Las bases de datos procesadas se incorporaron como se especificó anteriormente (tabla 2).

En primer lugar se exploró el patrón geográfico de las colonias usando el análisis de clasificación empleando el método de unión de Ward y la distancia euclidiana. Debido a que no se contaba con toda la información de las 13 colonias para las bases de datos individuales, se realizaron tres ensayos diferentes con distintas combinaciones de colonias y variables (tabla 3). El ensayo **a** incluyó metales, osteoarthritis y *Leptospira*, y abarcó ocho colonias, mientras que el ensayo **b** incluyó todas las variables y ocho colonias. Para incluir todas las colonias se realizó el ensayo **c** usando las siguientes variables: tendencia poblacional, TSM, clorofila *a*, diversidad trófica, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$. Los grupos se definieron usando un

Table 2. Results of the database evaluation for each California sea lion rookery in the Gulf of California: PE, probability of extinction; SST, average sea surface temperature in winter (°C); Chl-*a*, average chlorophyll *a* concentration in winter (mg m⁻³); average metal content in bones (mg kg⁻¹); δ¹³C and δ¹⁵N, stable isotope signatures; *H'*, Shannon's diversity index; Osteo, incidence of osteoarthritis (number of positive skulls/number of skulls); %TPR, percentage of total positive reactions of *Leptospira* serovarieties. Rookeries are arranged from north to south. **Tabla 2.** Resultados de la evaluación de la base de datos para cada colonia del lobo marino de California en el Golfo de California: PE, probabilidad de extinción; TSM, temperatura superficial del mar promedio en invierno (°C); Chl-*a*, concentración de clorofila *a* en invierno (mg m⁻³); promedio del contenido de metales en hueso (mg kg⁻¹); δ¹³C y δ¹⁵N, razones de isótopos estables; *H'*, índice de diversidad de Shannon; Osteo, incidencia de osteoarthritis (número de cráneos positivos/número de cráneos); %TRP, porcentaje total de reacciones positivas de serovariedades de *Leptospira*. Las colonias están ordenadas de norte a sur.

Rookery	PE	SST	Chl- <i>a</i>	Metal content				δ ¹³ C	δ ¹⁵ N	<i>H'</i>	Osteo	%TPR <i>Leptospira</i> serovarieties
				As	Co	Hg	Ni					
Consag	3.21 × 10 ⁻¹⁰	16.95	3.53	ND	ND	ND	ND	-14.09	22.38	0.90	ND	19.3
Isla San Jorge	1.40 × 10 ⁻¹³	17.26	2.21	0	27.1	0.05	40.8	-14.12	21.14	0.90	0	ND
Isla Lobos	1	17.61	2.29	0	27.0	0.21	29.7	-14.75	21.46	0.91	0.23	26.3
Isla Granito	1	17.36	1.40	2.27	27.3	0.18	32.3	-14.65	21.29	0.91	0.26	7.8
Los Cantiles	1	17.36	1.40	0	12.1	0.16	34.0	-15.33	21.25	0.89	0	13.3
Los Machos	1	17.18	1.43	0	11.9	0.14	33.4	-14.58	20.08	1.38	0.15	ND
El Partido	1	16.94	1.49	ND	ND	ND	ND	-13.96	20.74	1.78	ND	21.9
El Rasito	0.0002	16.94	1.49	ND	ND	ND	ND	-14.61	20.18	2.14	0.2	41.9
San Esteban	1.27 × 10 ⁻⁶	16.75	1.74	28.7	37.9	0.03	25.3	-14.49	20.76	1.47	0.13	13.3
San Pedro Mártir	0.297	16.95	1.91	12.7	38.6	0	4.81	-14.36	20.56	1.89	0	13.0
Nolasco	1	17.92	2.19	49.3	88.5	0	75.5	-14.02	21.32	2.42	0.14	18.9
F. de S. Ignacio*	1	20.21	1.95	11.1	26.5	0.05	75.5	-14.20	21.63	2.69	0.11	25.9
Los Islotos	7.720 × 10 ⁻⁸	20.89	1.28	26.2	37.7	0.04	43.4	-15.44	21.52	1.78	0.09	19.3

ND: no data.

Analysis

The processed databases were incorporated as specified above (table 2).

The geographic pattern of the rookeries was first explored by classification analysis using Ward's linkage method and the Euclidean distance. Since information from all 13 rookeries was not always available for the individual databases, three different trials were undertaken using different combinations of rookeries and variables (table 3). Trial **a** included metals, osteoarthritis, and *Leptospira*, and encompassed eight rookeries, whereas trial **b** included all the variables and eight rookeries. In order to include all the rookeries we performed trial **c** using the following variables: population trend, SST, chlorophyll *a*, trophic diversity, δ¹⁵N, and δ¹³C. Clusters were defined using a similarity threshold reference value equal to the average of the Euclidean distance matrix (Arancibia 1988). We then performed a Mantel test between all the combinations of trials in order to compare them and determine if there was a consistent pattern.

To explore the regional affinity of the rookeries, we used discriminant analysis to identify the best grouping configuration among four possible associations.

valor de referencia umbral igual al promedio de la matriz de distancia euclidean (Arancibia 1988). Posteriormente, se realizó una prueba de Mantel entre todas las combinaciones de ensayos para compararlos entre sí y determinar la existencia de un patrón consistente.

A fin de explorar la afinidad regional de las colonias, se plantearon escenarios para identificar la mejor configuración de agrupamiento entre cuatro posibles, usando el análisis discriminante.

RESULTADOS

Patrones geográficos

La tabla 2 muestra el valor medio de cada variable de la base de datos de cada colonia. Cinco colonias están en aumento en cuanto a su población (Consag y San Jorge en el Golfo norte, San Esteban en la zona de las Grandes Islas, Nolasco en la zona central y Los Islotos en el sur). De las cinco colonias que están declinando, la mayoría se encuentra en la zona de las Grandes Islas (Szteren *et al.* 2006). La concentración media de As, Co y Ni fueron máximas en Nolasco. Se encontraron bajas concentraciones en Los Cantiles y en

Table 3. Trials to explore regional patterns of California sea lion rookeries using different combinations of rookeries and variables.**Tabla 3.** Ensayos para explorar los patrones regionales de las colonias del lobo marino de California usando diferentes combinaciones de colonias y variables.

Trial	Databases	Rookeries
a	Metals, <i>Leptospira</i> , and osteoarthritis	8 (Los Islotes, Farallón de San Ignacio, Nolasco, San Pedro Mártir, San Esteban, Granito, Los Cantiles, and Isla Lobos)
b	All	8 (Los Islotes, Farallón de San Ignacio, Nolasco, San Pedro Mártir, San Esteban, Granito, Los Cantiles, and Isla Lobos)
c	Population trend, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, diet diversity sea surface temperature, and chlrophyll <i>a</i>	13

RESULTS

Geographic patterns

Table 2 shows the mean value of each of the database variables for each rookery. Five rookeries are increasing in population (Consag and San Jorge in the northern gulf, San Esteban in the Midriff area, Nolasco in the central gulf, and Los Islotes in the south). Of the five that are decreasing, most are located in the Midriff area (Szteren *et al.* 2006). Mean concentrations of As, Co, and Ni were highest at Nolasco. Low concentrations were found at Los Cantiles and Los Machos for the first two metals, while Ni was lowest at San Pedro Mártir (table 2). The highest Hg value was recorded at Isla Lobos and the lowest at San Pedro Mártir and Nolasco. Among the environmental variables, the highest mean SST in winter was recorded at Los Islotes and Farallón de San Ignacio and the lowest at San Esteban, while the highest chlorophyll *a* concentrations were found at Consag and Isla Lobos and the lowest at Los Islotes, Granito, and Los Cantiles (table 2). The highest $\delta^{13}\text{C}$ was found at El Partido and the lowest at Los Cantiles, whereas the highest $\delta^{15}\text{N}$ was recorded at Consag and the lowest at Los Machos. Diet diversity increased from the northern gulf towards the south. The percentage of total positive reactions to serovarieties of *Leptospira* was highest at El Rasito, Isla Lobos, and Farallón de San Ignacio, and lowest at San Pedro Mártir and Granito (table 2). Rookeries grouped into three clusters: one group in the south, a second group composed of two rookeries situated south of Ángel de la Guarda Island, and a third group in the northern and central gulf (Pedernera 2004). The prevalence of osteoarthritis tended to decrease from north to south. The geographic pattern indicated three groups of rookeries: three rookeries with absence of osteoarthritis, four rookeries with high prevalence in the northern and Ángel de la Guarda areas (Isla Lobos, Los Machos, Granito, and El Rasito), and a third group in the central and southern gulf with intermediate prevalence (San Esteban, Nolasco, Farallón de San Ignacio, and Los Islotes) (table 2, fig. 1).

Los Machos para los dos primeros metales, mientras que Ni fue mínimo en San Pedro Mártir (tabla 2). El máximo promedio de Hg se encontró en Isla Lobos y el mínimo en San Pedro Mártir y Nolasco. Entre las variables ambientales, el máximo promedio de TSM invernal se registró en Los Islotes y Farallón de San Ignacio y el mínimo en San Esteban, mientras que la mayor concentración de clorofila *a* se encontró en Consag e Isla Lobos, y la menor en Los Islotes, Granito y Los Cantiles (tabla 2). El mayor $\delta^{13}\text{C}$ se encontró en El Partido y el menor en Los Cantiles, mientras que el mayor $\delta^{15}\text{N}$ se registró en Consag y el menor en Los Machos. La diversidad de dieta aumentó desde el norte del golfo hacia el sur. El porcentaje total de reacciones positivas a serovarieties de *Leptospira* fue máximo en El Rasito, Isla Lobos y Farallón de San Ignacio, y el mínimo en San Pedro Mártir y Granito (tabla 2). Las colonias se dividieron en tres grupos: un grupo en el sur, un segundo grupo compuesto por dos colonias situadas al sur de la Isla Ángel de la Guarda y un tercer grupo en el norte y centro del golfo (Pedernera 2004). La prevalencia de osteoarthritis tendió a decrecer del norte al sur. El patrón geográfico indicó tres grupos de colonias: tres colonias con ausencia de osteoarthritis, cuatro colonias con alta prevalencia al norte y en el área de la Isla Ángel de la Guarda (Isla Lobos, Los Machos, Granito y El Rasito) y un tercer grupo en el centro y sur del Golfo de California con prevalencia intermedia (San Esteban, Nolasco, Farallón de San Ignacio y Los Islotes) (tabla 2, fig. 1).

Ensayos de agrupamiento de las variables

En el ensayo **a**, al realizarse un corte en el árbol a una distancia de 1.6, se distinguieron tres grupos de colonias: (1) Los Islotes y Farallón de San Ignacio (Golfo Sur); (2) Nolasco, San Pedro Mártir y San Esteban (Golfo Central); y (3) Granito, Los Cantiles e Isla Lobos (área de Ángel de la Guarda y Golfo Norte) (fig. 2a).

En el ensayo **b** emergieron tres grupos de colonias a una distancia de corte de 2.5: (1) Los Islotes y Farallón de San Ignacio (Golfo Sur); (2) Nolasco, San Pedro Mártir y San Esteban (Golfo Central); y (3) Granito, Los Cantiles e Isla Lobos (área de Ángel de la Guarda y Golfo Norte) (fig. 2b).

Grouping trials for the variables

In trial **a**, making a cut on the tree at a distance of 1.6, three groups of rookeries were distinguished: (1) Los Islotes and Farallón de San Ignacio (southern gulf); (2) Nolasco, San Pedro Mártir, and San Esteban (central gulf); and (3) Granito, Los Cantiles, and Isla Lobos (Ángel de la Guarda area and northern gulf) (fig. 2a).

In trial **b**, three groups of rookeries emerge after cutting at a distance of 2.5: (1) Los Islotes and Farallón de San Ignacio (southern gulf); (2) Nolasco, San Pedro Mártir, and San Esteban (central gulf); and (3) Granito, Los Cantiles, and Isla Lobos (Ángel de la Guarda area and northern gulf) (fig. 2b).

En el ensayo **c** se distinguieron cuatro grupos a una distancia de corte de 2.1: (1) Los Islotes y Farallón de San Ignacio (Golfo Sur); (2) Nolasco, San Pedro Mártir, San Esteban, El Partido y El Rasito (Golfo Central); (3) Los Machos, Los Cantiles y Granito (Ángel de la Guarda); y (4) Isla Lobos, San Jorge y Consag (Golfo Norte) (fig. 2c).

Las pruebas de Mantel resultaron significativas, lo que apoya la regionalización propuesta (tabla 4).

Agrupamiento de colonias con ausencia de datos

Sobre la base de la regionalización con datos completos, Consag y San Jorge formaron un grupo norte separado de las colonias situadas en Ángel de la Guarda, y Los Machos

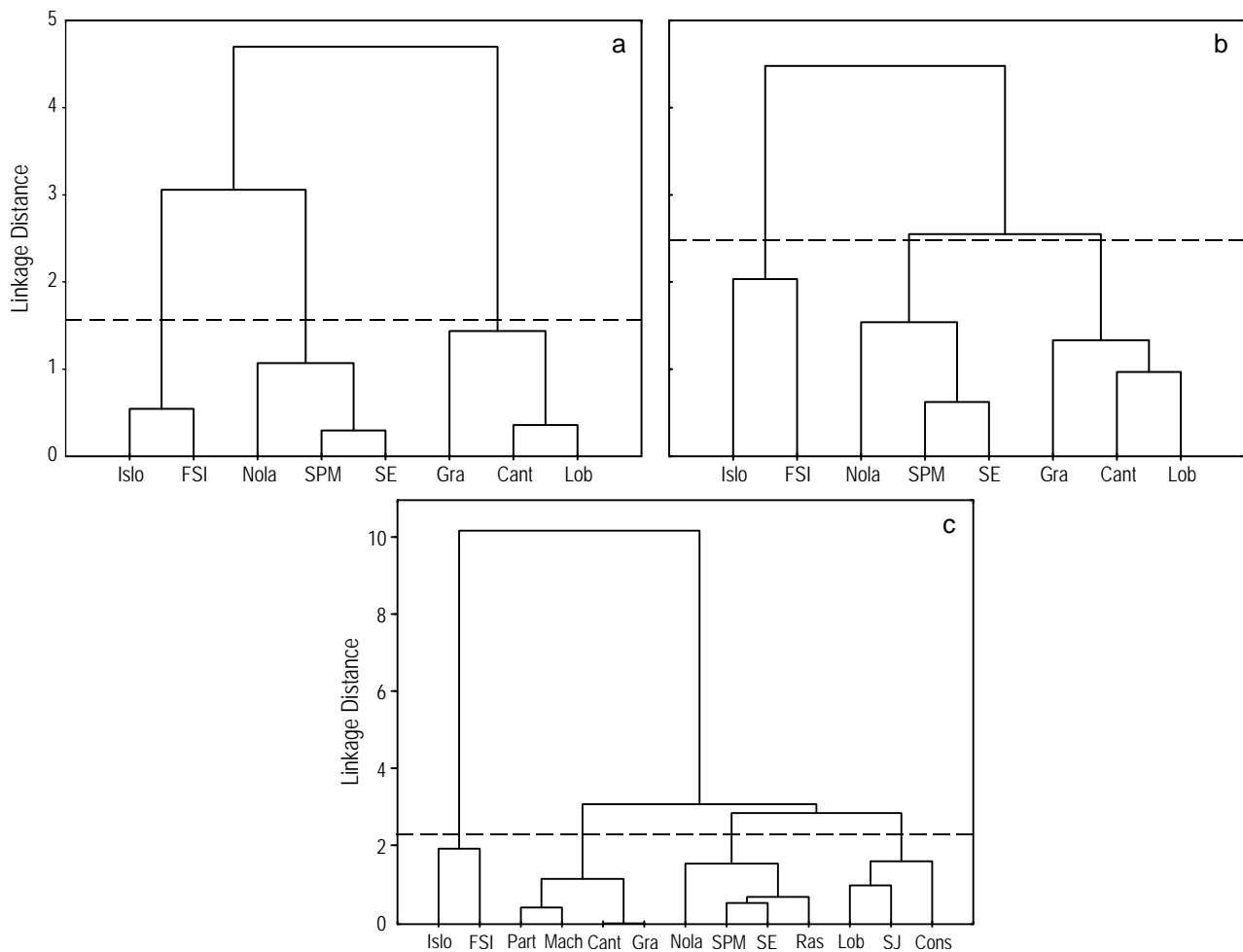


Figure 2. Classification analysis of the California sea lion rookeries: trial **a** using the variables metals, osteoarthritis, and *Leptospira*; trial **b** using all variables; and trial **c** using the variables population trend, sea surface temperature, chlorophyll *a*, trophic diversity, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{13}\text{C}$. The dotted line indicates the reference value used to separate groups (average of the Euclidean distance matrix).

Figura 2. Análisis de clasificación de las colonias reproductivas del lobo marino de California. En el ensayo **a** se usaron las variables metales, osteoarthritis y *Leptospira*; en el ensayo **b** se usaron todas las variables y en el ensayo **c**, las variables tendencia poblacional, TSM, clorofila *a*, diversidad de dieta, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$. La línea punteada indica el valor de referencia que se usó para separar los grupos (promedio de la matriz de distancia euclídeana).

Cons: Consag, SJ: Isla San Jorge, Lob: Isla Lobos, Gra: Isla Granito, Cant: Los Cantiles, Mach: Los Machos, Part: El Partido, Ras: El Rasito, SE: San Esteban, SPM: San Pedro Mártir, Nola: Nolasco, FSI: Farallón de San Ignacio, Islo: Los Islotes.

In trial **c**, four groups are distinguishable when making a cut at a distance of 2.1: (1) Los Islotes and Farallón de San Ignacio (southern gulf); (2) Nolasco, San Pedro Mártir, San Esteban, El Partido, and El Rasito (central gulf); (3) Los Machos, Los Cantiles, and Granito (Ángel de la Guarda area); and (4) Isla Lobos, San Jorge, and Consag (northern gulf) (fig. 2c).

The Mantel tests were significant, supporting the proposed regionalization (table 4).

Grouping of the rookeries with missing data

Based upon the regionalization with complete data, Consag and San Jorge formed a northern group separated from those around Ángel de la Guarda, and Los Machos was always associated with the Ángel de la Guarda rookeries (fig. 2c). Two rookeries presented difficulty when assigning clusters because they lacked data for some variables or because their classification varied depending on the variable being analyzed: Isla Lobos, which according to trials a and b associated with rookeries on Ángel de la Guarda and according to trial c with the northern rookeries; and El Partido, which could belong to the Ángel de la Guarda group or the central group depending on the variable being analyzed.

The statistical results for the four configurations are shown in table 5. The best discrimination was achieved by grouping Isla Lobos with the northern group and El Partido with Ángel de la Guarda ($W = 0.0002$, $F_{18,11} = 12.87$, $P < 0.0001$, $n = 13$) (configuration 1, table 5). Diet diversity and SST were the most important variables for the separation of the four groups (trend: $W = 0.002$, $W_{\text{parcial}} = 10.86$, $P = 0.021$; SST: $W = 0.009$, $W_{\text{parcial}} = 60.12$, $F_{18,11} = 60.12$, $P = 0.0008$), obtaining a 100% correct classification. Adding *Leptospira* to these variables, we corroborated the latter classification because it was the most significant ($W = 0.00001$, $F_{21,3} = 10.59$, $P = 0.038$, $n = 11$), with a 100% correct grouping.

Based on the above regionalization and discriminant analysis tests, the following four regional groups are proposed (fig. 3):

Table 4. Results of the Mantel test for all the combinations of trials assessing the regional pattern of California sea lion rookeries in the Gulf of California.

Tabla 4. Resultados de la prueba de Mantel para las combinaciones de ensayos que evaluaron el patrón regional de las colonias reproductivas del lobo marino de California en el Golfo de California.

Combination	Result
Trial a /trial b	$G = 1.89$, $P < 0.05$
Trial a /trial c	$G = 2.00$, $P < 0.05$
Trial b /trial c	$G = 3.92$, $P < 0.01$

siempre estuvo asociada con las colonias situadas en Ángel de la Guarda (fig. 2c). Dos colonias presentaron dificultades al asignarles grupos, ya sea por la ausencia de datos para algunas variables o porque su clasificación variaba de acuerdo con la variable clasificadora: Isla Lobos, que según los ensayos a y b, se asoció con las colonias de Ángel de la Guarda y según el ensayo c, con colonias del norte; y El Partido, que podría pertenecer al grupo Ángel de la Guarda o al central dependiendo de la variable analizada.

Los resultados estadísticos para las cuatro configuraciones se muestran en la tabla 5. La mejor discriminación se logró agrupando Isla Lobos con el grupo norte y El Partido con Ángel de la Guarda ($W = 0.0002$, $F_{18,11} = 12.87$, $P < 0.0001$, $n = 13$) (configuración 1, tabla 5). La diversidad de dieta y la TSM fueron las variables más importantes para la separación de los cuatro grupos (tendencia: $W = 0.002$, $W_{\text{parcial}} = 10.86$, $P = 0.021$ y TSM: $W = 0.009$, $W_{\text{parcial}} = 60.12$, $F_{18,11} = 60.12$, $P = 0.0008$), obteniendo una clasificación correcta del 100%. Al agregar la variable *Leptospira* a las anteriores, se corrobora la clasificación encontrada, ya que fue la más significativa ($W = 0.00001$, $F_{21,3} = 10.59$, $P = 0.038$, $n = 11$) con un agrupamiento correcto del 100%.

Con base en la regionalización planteada y los análisis discriminantes, se proponen los siguientes cuatro grupos regionales (fig. 3):

Table 5. Possible configurations for the grouping of the Isla Lobos and El Partido rookeries, and results of the discriminant analysis for each configuration, using the following variables: population trend, diet, $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, sea surface temperature, and chlorophyll *a*. W = Wilks' lambda, F = analysis of variance, P = probability.

Tabla 5. Posibles configuraciones para el agrupamiento de las colonias Isla Lobos y El Partido, y resultados de los análisis discriminantes para cada configuración, usando las siguientes variables: tendencia poblacional, dieta, $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, temperatura superficial del mar y clorofila *a*. W = lambda de Wilks, F = análisis de varianza, P = probabilidad.

Configuration	Isla Lobos	El Partido	W
1	North	Ángel de la Guarda	$W = 0.0002$, $F(18,11) = 12.87$, $P < 0.0001$
2	North	Center	$W = 0.0003$, $F(18,11) = 11.55$, $P < 0.0001$
3	Ángel de la Guarda	Ángel de la Guarda	$W = 0.0004$, $F(18,11) = 9.55$, $P < 0.0001$
4	Ángel de la Guarda	Center	$W = 0.0004$, $F(18,11) = 9.55$, $P < 0.0001$

1. Northern Gulf: Consag, San Jorge, and Isla Lobos, characterized by increasing general population trends, high SST and chlorophyll *a* concentrations, absence of As, low Co, high Hg and Ni, low diet diversity, high $\delta^{15}\text{N}$, and medium to high $\delta^{13}\text{C}$.

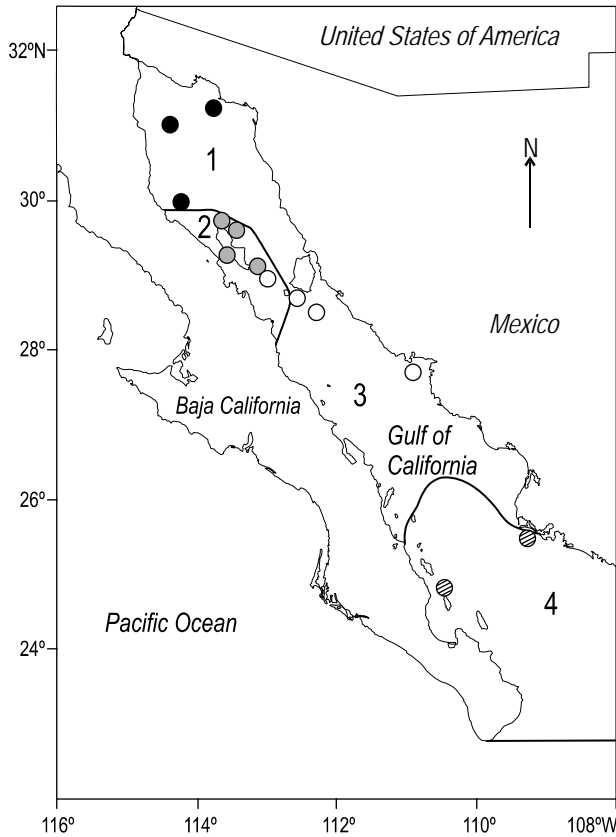


Figure 3. Map showing the limits of the four environmental regions of the Gulf of California, as proposed by Lluch-Cota and Arias-Aréchiga (2000), and general regionalization of the California sea lion rookeries: ● Northern Gulf group (from north to south: Consag, Isla San Jorge, Isla Lobos), ● Ángel de la Guarda group (from north to south: Granito, Los Cantiles, Los Machos, El Partido), ○ Central Gulf group (from north to south: El Rasito, San Esteban, San Pedro Mártir, Nolasco), and ● Southern Gulf group (from north to south: Farallón de San Ignacio, Los Islotes).

Figura 3. Mapa que muestra los límites de las cuatro regiones ambientales del Golfo de California, como lo propuesto por Lluch-Cota y Arias-Aréchiga (2000), y la regionalización general de las colonias reproductivas del lobo marino de California: ● grupo Golfo Norte (de norte a sur: Consag, Isla San Jorge, Isla Lobos), ● Grupo Ángel de la Guarda (de norte a sur: Granito, Los Cantiles, Los Machos, El Partido), ○ grupo Golfo Central (de norte a sur: El Rasito, San Esteban, San Pedro Mártir, Nolasco) y ● grupo Golfo Sur (de norte a sur: Farallón de San Ignacio, Los Islotes).

1. Golfo Norte: Consag, San Jorge e Isla Lobos, caracterizado por tendencias poblacionales crecientes en general, TSM alta, concentraciones de clorofila *a* altas, ausencia de As, Co bajo, Hg y Ni altos, diversidad de dieta baja, $\delta^{15}\text{N}$ alto y $\delta^{13}\text{C}$ de medio a alto.
2. Ángel de la Guarda: Granito, Los Cantiles, Los Machos y El Partido, con tendencias poblacionales decrecientes, TSM alta, concentraciones de clorofila *a* bajas, concentración alta de Hg y Ni, $\delta^{13}\text{C}$ bajo, diversidad de dieta de baja a media e incidencia alta de osteoartritis.
3. Golfo Central: San Esteban, San Pedro Mártir, Nolasco y El Rasito, con tendencias poblacionales fluctuantes o en aumento, TSM de media a baja, concentraciones de clorofila *a* de medias a altas, concentración alta de As y Co, Ni medio y Hg bajo, niveles de $\delta^{15}\text{N}$ bajos y de $\delta^{13}\text{C}$ altos, diversidad de dieta alta e incidencia de osteoartritis de baja a media.
4. Golfo Sur: Farallón de San Ignacio y Los Islotes, caracterizado por TSM alta, concentraciones de clorofila *a* bajas, concentraciones de As y Ni altas, Hg bajo, Co medio, $\delta^{15}\text{N}$ alto, $\delta^{13}\text{C}$ de medio a bajo, diversidad de dieta alta e incidencia de osteoartritis baja.

La figura 4 muestra el resultado del análisis canónico asociado con el análisis discriminante entre los cuatro grupos propuestos usando las siguientes variables: tendencia poblacional, diversidad de dieta, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, TSM y clorofila *a*.

DISCUSIÓN

El presente análisis de regionalización, usando una variedad de variables biológicas, ecológicas, físicas y biogeoquímicas, resultó en un agrupamiento geográfico de las colonias reproductivas del lobo marino de California en el Golfo de California que consistió en cuatro grupos. Es posible que cada grupo corresponda a diferentes áreas de alimentación, a las cuales las hembras, cuya dispersión está restringida por la necesidad de regresar a la colonia, se han adaptado durante un periodo lo suficientemente largo como para crear los actuales patrones de variación geográfica. Para mantener a la población de lobo marino del Golfo de California como parte funcional de su ecosistema y preservar su potencial evolutivo, estos grupos deberían ser considerados al establecer prioridades de conservación. Los estudios previos que agruparon las colonias de lobo marino usando variables individuales llegaron a resultados similares usando datos de censos (González-Suárez *et al.* 2006, Ward *et al.* 2010). En el presente estudio dos variables adicionales, diversidad de dieta y TSM, fueron las más importantes para la definición de las regiones.

La caracterización multivariada ha sido usada con otras especies y ha mostrado ser una herramienta útil para la conservación y el manejo. Por ejemplo, en Alaska, se realizó una clasificación ecológica de las colonias de colonias del lobo

2. Ángel de la Guarda: Granito, Los Cantiles, Los Machos, and El Partido, with decreasing population trends, high SST, low chlorophyll *a* concentrations, high concentrations of Hg and Ni, low $\delta^{13}\text{C}$, low to medium diet diversity, and high incidence of osteoarthritis.
3. Central Gulf: San Esteban, San Pedro Mártir, Nolasco, and El Rasito, with fluctuating or increasing population trends, medium to low SST, medium to high chlorophyll *a* concentrations, high concentrations of As and Co, medium Ni, low Hg, low $\delta^{15}\text{N}$, high $\delta^{13}\text{C}$, high diet diversity, and medium to low incidence of osteoarthritis.
4. Southern Gulf: Farallón de San Ignacio and Los Islotes, characterized by high SST, low chlorophyll *a* concentrations, high concentration of As and Ni, low Hg, medium Co, high $\delta^{15}\text{N}$, medium to low $\delta^{13}\text{C}$, high diet diversity, and low incidence of osteoarthritis.

Figure 4 shows the result of the canonical analysis associated with the discriminant analysis between the four proposed groups of sea lion rookeries using the following variables: population trend, diversity of the diet, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, SST, and chlorophyll *a*.

DISCUSSION

The present regionalization analysis, using a variety of biological, ecological, physical, and biogeochemical variables, resulted in a geographic clustering of California sea lion rookeries in the Gulf of California consisting of four groups. It is likely that each group corresponds to the different feeding grounds to which females, with dispersal constrained by the need to return to the rookery, have adapted for a period long enough to create the present patterns of geographic variation. To maintain the Gulf of California sea lion population as a functioning part of its ecosystem and to preserve its evolutionary potential, these groups should be considered when setting conservation priorities. Previous studies grouping sea lion rookeries using individual variables have reached similar results using census data (González-Suárez *et al.* 2006, Ward *et al.* 2010). In our study two additional variables, diet diversity and SST, were the most important in defining regions.

Multivariate characterization has been used with other species and has proved to be a useful tool for conservation and management. For example, in Alaska, an ecological classification of Steller sea lion colonies found that separate regions associated with the main ocean currents were distinguished by differences in temperature and depth (Call and Loughlin 2005). That classification, based upon ecological parameter similarities, took into account several habitat characteristics: depth, SST, type of substrate and its orientation, diet, and population trend.

Within the genetic structure reported by Schramm *et al.* (2009) for six rookeries from the Gulf of California, their Northern group (represented by the San Jorge rookery)

marino de Steller y se encontró que diferentes regiones asociadas con las principales corrientes oceánicas se distinguían por diferencias en profundidad y temperatura (Call y Loughlin 2005). Esa clasificación, basada en similitudes ecológicas entre los parámetros, tomó en cuenta varias características del hábitat: profundidad, TSM, tipo de sustrato y su orientación, dieta y tendencia poblacional.

Dentro de la estructura genética reportada por Schramm *et al.* (2009) para seis colonias del Golfo de California, su grupo Norte (representado por la colonia San Jorge) coincide con el arreglo ecológico propuesto en este estudio. Desafortunadamente, dicho estudio genético no incluyó El Partido, El Rasito, San Pedro Mártir o Nolasco, lo que hubiera ayudado a correlacionar la estructura genética y variables ecológicas relacionadas con la población de lobo marino. El grupo Central delineado en el estudio genético de Schramm *et al.* (2009) incluyó Isla Lobos, Los Cantiles, Granito y San Esteban, que se agruparon diferente en nuestro estudio (Los

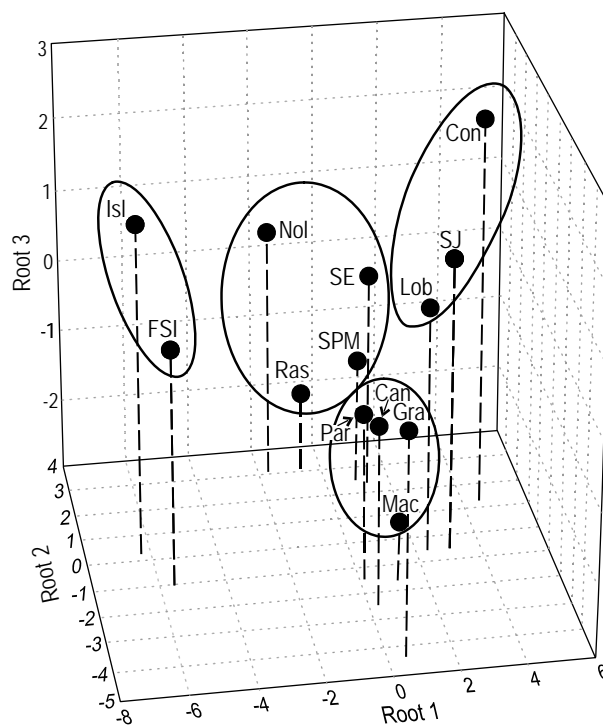


Figure 4. Canonical analysis associated with the discriminant analysis between the four proposed groups of California sea lions using the following variables: population trend, diversity of the diet, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, sea surface temperature, and chlorophyll *a*.

Figura 4. Análisis canónico asociado con el análisis discriminante entre los cuatro grupos propuestos para el lobo marino de California usando las siguientes variables: tendencia poblacional, diversidad de dieta, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, temperatura superficial del mar y clorofila *a*.

Con: Consag, SJ: Isla San Jorge, Lob: Isla Lobos, Gra: Isla Granito, Can: Los Cantiles, Mac: Los Machos, Par: El Partido, Ras: El Rasito, SE: San Esteban, SPM: San Pedro Mártir, Nol: Nolasco, FSI: Farallón de San Ignacio, Isl: Los Islotes.

coincides with the ecological array proposed in this study. Unfortunately, the genetic study did not include El Partido, El Rasito, San Pedro Mártir or Nolasco, which would have helped to correlate genetic structure and ecological variables related to the sea lion population. The Central group outlined in the genetic study by Schramm *et al.* (2009) included Isla Lobos, Los Cantiles, Granito, and San Esteban, which were grouped differently in our study (Los Cantiles and Granito with Ángel de la Guarda, and Isla Lobos with the Northern group). Also, the placement of Isla Lobos was difficult. The Southern group of Schramm *et al.* (2009) included only Los Islotes because Farallón de San Ignacio was not sampled. In our structure, this rookery is more closely connected with Los Islotes, given that they are geographically close to each other.

The ecological classification of the present study also agrees with oceanographic regionalizations of the Gulf of California (Lluch-Cota 2004). The upper gulf and Midriff region have very particular oceanographic characteristics that differ from those of the central gulf. Thus, it is unsurprising that there are similarities in SST, chlorophyll *a*, diet diversity, and stable isotopes among rookeries situated within some of these oceanographic regions. The unique characteristics of the Midriff region have been the subject of several studies (e.g., Maluf 1983, Lluch-Cota and Arias-Aréchiga 2000, Lluch-Cota 2004, Lluch-Cota *et al.* 2007). Our separation of the rookeries of the Ángel de la Guarda group from the Central group may also be explained by differences in oceanographic conditions. The Central group rookeries share a zone characterized by the presence of sea lion prey species that have a well-defined distribution in the center-south of the gulf. These include the giant squid *Dosidicus gigas* (Morales-Bojórquez *et al.* 2001) and the myctophid *Benthosema panamense* (Aceves-Medina *et al.* 2004), both important food sources for the California sea lion (García-Rodríguez and Auriolles-Gamboa 2004). The frequency and abundance of these prey items in the diet were variables included in the database used herein.

The difficulty of associating El Partido with either the Ángel de la Guarda or the Central group may be explained by the particular dynamics of the ecosystem where it is located. This region is influenced by the high nutrient fluxes from Ballenas Channel to the south of the Midriff region (Santamaria-del-Ángel *et al.* 1994), but during certain periods of the year or under some oceanographic conditions these rookeries respond differently. Environmentally, it is more similar to the Ángel de la Guarda rookeries, but the stable isotope signatures, diet, and occurrence of osteoarthritis associate it with the Central group.

Population structuring and philopatry

A variety of extrinsic factors such as regional differences in prey, pattern of ocean circulation, discontinuities in habitat, isolation by distance, and historical vicariance

Cantiles y Granito con Ángel de la Guarda, e Isla Lobos con el grupo Norte). También fue difícil la ubicación de Isla Lobos. El grupo Sur de Schramm *et al.* (2009) incluyó sólo Los Islotes porque la colonia en Farallón de San Ignacio no fue muestreada. En nuestra estructura, esta colonia está conectada estrechamente con Los Islotes, dado que ambas están geográficamente cerca.

La clasificación ecológica planteada en el presente estudio también concuerda con las regionalizaciones oceanográficas del Golfo de California (Lluch-Cota 2004). El golfo norte y la zona de las Grandes Islas presentan características oceanográficas particulares que difieren de la zona centro del golfo. Por lo tanto, no es sorprendente hallar similitudes en la TSM, la clorofila *a*, la diversidad de dieta y los isótopos estables entre las colonias situadas dentro de estas regiones oceanográficas. Las características únicas de la zona de las Grandes Islas han sido sujeto de varios estudios (e.g., Maluf 1983, Lluch-Cota y Arias-Aréchiga 2000, Lluch-Cota 2004, Lluch-Cota *et al.* 2007). Nuestra separación de las colonias del grupo Ángel de la Guarda del grupo Central también puede explicarse por diferencias en las condiciones oceanográficas. Las colonias del grupo Central comparten una zona que se caracteriza por la presencia de especies presa de los lobos marinos que tienen una distribución bien definida en el centro-sur del golfo. Éstas incluyen el calamar gigante *Dosidicus gigas* (Morales-Bojórquez *et al.* 2001) y el mictófido *Benthosema panamense* (Aceves-Medina *et al.* 2004); ambos son fuentes de alimento importante para el lobo marino de California (García-Rodríguez y Auriolles-Gamboa 2004). La frecuencia y abundancia de estos ítem presa en la dieta fueron variables que se incluyeron en la base de datos utilizada en este estudio.

La dificultad de asociar a la colonia El Partido ya sea en el grupo Ángel de la Guarda o con el grupo Central se puede explicar por la dinámica particular del ecosistema donde se localiza. Esta región está influenciada por flujos elevados de nutrientes que provienen del Canal de Ballenas y se dirigen al sur de las Grandes Islas (Santamaria-del-Ángel *et al.* 1994), pero en algunos periodos del año o bajo ciertas condiciones oceanográficas estas colonias responden diferente. Con relación al ambiente, es más similar a las colonias de Ángel de la Guarda, aunque los isótopos estables, la dieta y la ocurrencia de osteoarthritis la asociaron con el grupo Central.

Estructura poblacional y filopatría

Varios factores extrínsecos tales como las diferencias regionales en las presas, los patrones de circulación oceánica, la discontinuidad del hábitat, el aislamiento por distancia y la vicarianza histórica (Riginos y Nachman 2001) pueden promover la adaptación a condiciones ambientales y subsecuentemente, la diferenciación de las poblaciones. En el caso del lobo marino de California, las diferentes variables analizadas en conjunto fueron útiles para producir un patrón de estructura geográfica.

(Riginos and Nachman 2001) can promote adaptation to local environmental conditions and, subsequently, the differentiation of populations. In the case of the California sea lion, different variables analyzed together were useful for producing a geographically structured pattern.

Site fidelity is supported in females and males not only by genetic data (Schramm *et al.* 2009) but also by behavioural studies (Hernández-Camacho *et al.* 2008). Site fidelity characterizes adult sea lion females, since they must return to the same location to nurse their pups for at least one year and it is common that they give birth the next year and during several subsequent years (Hernández-Camacho *et al.* 2008). Also, a number of pinniped species show a preference for the rookeries where they were born (e.g., grey seal, Pomeroy *et al.* 2000; northern fur seal, Baker *et al.* 1995; New Zealand sea lion, Chilvers and Wilkinson 2008; Australian sea lion, Campbell *et al.* 2008; Galapagos sea lion, Wolf and Trillmich 2007; Antarctic fur seal, Hoffman *et al.* 2006b). The alternation between periods of lactation and feeding at sea forces females to spatially and temporally restrain their foraging, so that time and energy expenditure are the main limitations for lactating females (Costa *et al.* 1989, Costa and Gales 2000, Bailleul *et al.* 2005). As a result, there is also a fidelity to feeding sites. This has been reported for other otariid species, such as the northern fur seal (Robson *et al.* 2004), Steller sea lion (e.g., Hoffman *et al.* 2006a), and Antarctic fur seal (e.g., Bonadonna *et al.* 2001).

Geographic proximity could promote a higher degree of exchange of animals and overlap of foraging grounds. As there is a significant proportion of adult females in the rookeries (40–50%) and scat collection was done in areas of reproduction where females are more abundant and territorial males generally do not feed, most of the diet information probably derives from the females, reflecting the local feeding habits. Given that female California sea lions feed in proximity to their rookery (Durán-Lizárraga 1998, Kuhn 2006), it is not surprising to find that neighbouring rookeries (sometimes within a 20–40 km radius) reflect a common pattern of ecological variables such as diet, stable isotopes, and environmental conditions; however, neighbouring rookeries, such as El Partido and El Rasito could make a differential use of the resources within the same geographic region or use different foraging areas (Porrás-Peters *et al.* 2008), according to scat analysis and stable isotopes. It has been suggested that some groups of rookeries in the Gulf of California exploit zones of different oceanographic conditions and/or different feeding sites (García-Rodríguez and Auriol-Gamboa 2004). Additionally, some trace metal concentrations may be associated with food type, which would tend to reinforce the geographic structuring (Elorriaga and Auriol-Gamboa 2008). The similarities in serovarieties of *L. interrogans*, which is transmitted via direct contact, showed a strong correlation with geographic distance (Pedrera 2004). Finally, the incidence of osteoarthritis, which presents regional variation, may show geographic structuring as a

La fidelidad al sitio se sustenta para hembras y machos no solamente por datos genéticos (Schramm *et al.* 2009), sino también por estudios etológicos (Hernández-Camacho *et al.* 2008). La fidelidad al sitio caracteriza a las hembras adultas de lobo marino, ya que deben regresar al mismo sitio para amamantar a sus crías por lo menos durante un año, y es común que den a luz al siguiente año y durante varios años subsiguientes (Hernández-Camacho *et al.* 2008). Además, varias especies de pinnípedos muestran preferencia por las colonias donde nacieron (e.g., la foca gris, Pomeroy *et al.* 2000; el lobo fino del norte, Baker *et al.* 1995; el león marino de Nueva Zelanda, Chilvers y Wilkinson 2008; el león marino de Australia, Campbell *et al.* 2008; el león marino de Galápagos, Wolf y Trillmich 2007; el lobo fino Antártico, Hoffman *et al.* 2006b). La alternancia entre periodos de lactancia y de alimentación en el mar fuerza a las hembras a restringir su búsqueda de alimento espacial y temporalmente, de manera que las principales limitantes para las hembras lactantes son el tiempo y la energía invertidos (Costa *et al.* 1989, Costa y Gales 2000, Bailleul *et al.* 2005). Como resultado, también existe una fidelidad a los sitios de alimentación. Esto ha sido documentado para otras especies de otáridos, como el lobo fino del norte (Robson *et al.* 2004), el lobo marino de Steller (e.g., Hoffman *et al.* 2006a) y el lobo fino Antártico (e.g., Bonadonna *et al.* 2001).

La proximidad geográfica podría promover un mayor grado de intercambio de animales y solapamiento de las áreas de alimentación. Debido a que una gran proporción de las colonias está compuesta por hembras adultas (40–50%) y la recolección de heces se realizó en la zona reproductiva donde las hembras son muy abundantes y los machos adultos generalmente no se alimentan, se puede suponer que la mayoría de la información de dieta probablemente provenga de hembras, reflejando los hábitos alimentarios locales. Dado que las hembras del lobo marino de California se alimentan en las proximidades de su colonia (Durán-Lizárraga 1998, Kuhn 2006), no es sorprendente encontrar que colonias cercanas (a veces dentro del radio de 20 a 40 km) reflejen un patrón común entre variables ecológicas tales como dieta, isótopos estables y condiciones ambientales. Sin embargo, colonias vecinas como El Partido y El Rasito podrían hacer un uso diferencial de los recursos dentro de la misma región geográfica o utilizar áreas de alimentación diferentes (Porrás-Peters *et al.* 2008), de acuerdo con el análisis de heces y con los isótopos estables. Con base en esto, se ha sugerido que algunos grupos de colonias en el Golfo de California explotan zonas con diferentes condiciones oceanográficas y/o diferentes sitios de alimentación (García-Rodríguez y Auriol-Gamboa 2004). Además, la concentración de algunos metales traza podría asociarse con el tipo de alimento, lo que reforzaría la estructuración geográfica (Elorriaga y Auriol-Gamboa 2008). Las similitudes en las serovariedades de *L. interrogans*, que es transmitida por contacto directo, mostraron una fuerte correlación con la distancia geográfica (Pedrera 2004). Finalmente, la incidencia de osteoarthritis,

function of some genetic or environmental factor, or both (Simonet 2002).

In conclusion, the regionalization that emerges from the present study derives from a combination of a diversity of variables that together influence the association of sea lion rookeries in the resulting clustering. The four resulting regions indicate that Gulf of California sea lion rookeries exhibit differences in diet, stable isotope ratios, and metal concentrations (among others), which in turn are influenced by local oceanographic conditions that also may be associated with a specific food type. The strong site fidelity of the adult females, due to the long lactation period and continuous fecundity, probably determines the limited feeding areas and the interchange of animals, at least between the regions of the Gulf of California. This may explain the genetic structuring of the sea lion population into three regions within the gulf (Schramm *et al.* 2009, González-Suárez *et al.* 2009). We identified that in the Gulf of California sea lions show fidelity to regional foraging grounds. This was assumed to occur based on single variable studies; however, this study provides strong evidence linking philopatry to breeding and foraging grounds. These data are important for monitoring and managing sea lions as functioning parts of their ecosystem.

Management recommendations

Compared with previous studies that cluster sea lion rookeries on the basis of single variables, the multivariate regionalization presented here is likely to be the most useful for management purposes. We suggest that these units should be considered in a reassessment of the California sea lion population status in Mexico.

Eliminating the scenario of a single homogenous population for the Gulf of California will facilitate efforts to focus future conservation and management actions, such as priority conservation areas in the gulf. In particular, it is suggested that conservation efforts be focused on the Ángel de la Guarda group and the Northern group. Genetic diversity found in the northern and central gulf was not found in the Pacific. Precautionary management is recommended for the northern area until enough information is available to evaluate the population trend of the Consag rookery. Additionally, the rookeries of the Ángel de la Guarda group all have decreasing population trends and relatively small population sizes. Both groups have high incidence of osteoarthritis and low diet diversity, so a decline in a preferred prey species may impact the population.

It is important to complete the genetic research of population structure throughout the Gulf of California by including the 13 rookeries in order to fully compare the ecological and genetic patterns of regionalization. Furthermore, since the rookeries around Ángel de la Guarda Island are declining, an effort should be undertaken to understand the causes.

In regard to the Central group, the database for San Pedro Mártir needs to be expanded in order to understand its

que presenta una variación regional, puede mostrar una estructuración geográfica en función de algún factor genético, ambiental, o ambos (Simonet 2002).

En conclusión, la regionalización que emerge del presente estudio se deriva de una combinación de una diversidad de variables que influyen en conjunto la asociación de las colonias de lobo marino en la agrupación resultante. Las cuatro regiones indican que las colonias de lobo marino en el Golfo de California exhiben diferencias en la dieta, las razones de isótopos estables y las concentraciones de metales (entre otras), que a su vez son influenciadas por condiciones oceanográficas locales que podrían estar relacionadas con un tipo específico de alimento. La estrecha fidelidad de las hembras adultas, debido a la extensión del periodo de lactancia y a la continua fertilidad, probablemente determine las áreas de alimentación limitadas y el intercambio de individuos, al menos entre las regiones del Golfo de California. Esto podría explicar la estructuración genética de la población de lobo marino en tres regiones dentro del golfo (Schramm *et al.* 2009, González-Suárez *et al.* 2009). Se identificó que en el Golfo de California los lobos marinos muestran fidelidad a las áreas de alimentación. Esto se sospechaba sobre la base de estudios con variables individuales; sin embargo, este estudio provee evidencia que vincula la filopatría con áreas de crianza y de alimentación. Estos datos son importantes para el monitoreo y manejo de los lobos marinos como partes funcionales de su ecosistema.

Recomendaciones de manejo

La regionalización aquí presentada resultará muy útil para fines de manejo en comparación con estudios previos que propusieron grupos de colonias de lobo marino sobre la base de variables individuales. Se sugiere que estas unidades deberían ser consideradas en una reevaluación del estatus poblacional del lobo marino de California en México.

El eliminar el escenario de una única población homogénea para el Golfo de California facilitará futuros esfuerzos para focalizar acciones de conservación y manejo, tales como áreas de conservación prioritaria en el Golfo de California. En particular, se sugiere focalizar esfuerzos de conservación en el grupo Ángel de la Guarda y en el grupo Norte. La diversidad genética encontrada en el norte y centro del golfo no se encontró en el Pacífico. Se recomienda realizar manejo precautorio en la zona norte hasta que exista más información disponible que permita evaluar la tendencia poblacional en la colonia Consag. Adicionalmente, todas las colonias en el grupo Ángel de la Guarda presentan tendencias poblacionales decrecientes y tamaños poblacionales relativamente bajos. Ambos grupos tienen alta incidencia de osteoarthritis y baja diversidad de dieta, por lo tanto el decrecimiento de una especie presa preferida podría impactar la población.

Sería importante completar la investigación de la estructura poblacional genética a lo largo del Golfo de California incluyendo las 13 colonias reproductivas para poder

population fluctuations. Because of low abundance and large population fluctuations, El Rasito rookery is considered to be highly vulnerable. The population abundance data for Nolasco should also be updated, since the last census was done in 1997. Finally, we recommend that studies be carried out to estimate the movement of animals between rookeries, using tagging programs, satellite telemetry, and/or genetic analyses. Additionally, future studies should assess the health status of the rookeries using non-invasive indicators such as those used by Green *et al.* (2010).

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by SEP-CONACYT (400302-5-3371-N, 26430-N, and 2004-C01-46806), SEMARNAT-CONACYT (2002-C01-1230), and CGPI-IPN (20030385, 20040084, and 20050113) during different stages of the project. Many thanks to SEMARNAT (National Institute of Ecology, Department of Wildlife) for the respective research permits: 240996-213-03 (1996), DOO.750-4172/97 (1997), DOO.750-4443/98 (1998), DOO.02-3270 (1999), DOO.02-3345 (2000), SGPA/DGVS-0579 (2002), SGPA/DGVS-03473 (2003), and SGPA/DGVS-04160(2004). The first author is grateful to LASPAU-OEA Academic and Professional Programs for the Americas for a scholarship (2004–2006) to conduct doctoral studies. Also, a grant was provided by the Oak Foundation Mini-Grants in Marine Conservation and Duke University (Center for Marine Conservation, USA) supporting the development of this project. We are very grateful to the three referees whose comments greatly contributed to improve the article.

REFERENCES

- Aceves-Medina G, Jiménez-Rosenberg SPA, Hinojosa-Medina A, Funes-Rodríguez R. 2004. Fish assemblages in the Gulf of California. *J. Fish Biol.* 65: 832–847.
- Álvarez-Borrego S. 1983. Gulf of California. In: Ketchum BH (ed.), *Ecosystems of the World*, 26. Estuaries and Enclosed Seas. Elsevier, Amsterdam, pp. 427–449.
- Arancibia H. 1988. Cluster Analysis. The use of a simple statistical method in the identification of groups. ICES Council Meeting (Collected Papers), Copenhagen, Denmark, 18 pp.
- Aurioles D, Trillmich F. 2008. *Zalophus californianus*. In: 2008 IUCN Red List of Threatened Species <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 6 April 2009.
- Aurioles-Gamboa D, Camacho-Ríos FJ. 2007. Diet and feeding overlap of two otariids, *Zalophus californianus* and *Arctocephalus townsendi*: Implications to survive environmental uncertainty. *Aquat. Mamm.* 33: 315–326.
- Aurioles-Gamboa D, Sinsal F, Fox C, Alvarado E, Maravilla O. 1983. Winter migration of subadult male California sea lions (*Zalophus californianus*) in the southern part of Baja California. *J. Mammal.* 64: 513–518.
- Bailleul F, Luque S, Dubroca L, Arnould JP, Guinet C. 2005. Differences in foraging strategy and maternal behaviour between two sympatric fur seal species at the Crozet Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293: 273–282.
- Baker JD, Antonelis GA, Fowler CW, York A. 1995. Natal site fidelity in northern fur seals, *Callorhinus ursinus*. *Anim. Behav.* 50: 237–247.
- Bonadonna F, Lea MA, Dehorter O, Guinet C. 2001. Foraging ground fidelity and route-choice tactics of a marine predator: The Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazella*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 223: 287–297.
- Bowen L, Aldridge BM, DeLong R, Melin S, Godinez C, Zavala A, Gulland F, Lowenstine L, Stott JL, Johnson ML. 2006. MHC gene configuration variation in geographically disparate populations of California sea lions (*Zalophus californianus*). *Molec. Ecol.* 15: 529–533.
- Call KA, Loughlin TR. 2005. An ecological classification of Alaskan Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) rookeries: A tool for conservation/management. *Fish. Oceanogr.* 14: 212–222.

- Campbell RA, Gales NJ, Lento GM, Baker CS. 2008. Islands in the sea: Extreme female natal site fidelity in the Australian sea lion, *Neophoca cinerea*. Biol. Lett. 4: 139–142.
- Chilvers BL, Wilkinson IS. 2008. Phyloptry and site fidelity of New Zealand sea lions (*Phocarcos hookery*). Wildl. Res. 35: 463–470.
- Costa DP, Gales NJ. 2000. Foraging energetics and diving behavior of lactating New Zealand sea lions, *Phocarcos hookeri*. J. Exp. Biol. 203: 3655–3665.
- Costa DP, Croxall JP, Duck C. 1989. Foraging energetics of Antarctic fur seals, *Arctocephalus gazella*, in relation to changes in prey availability. Ecology 70: 596–606.
- Díaz-Guzmán CF. 2003. Estudio de algunas patologías y traumas craneales del lobo marino de California *Zalophus californianus californianus* (Lesson 1828). B.Sc. dissertation, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia, 36 pp.
- Durán-Lizárraga ME. 1998. Caracterización de los buceos de alimentación del lobo marino *Zalophus californianus* y su relación con variables ambientales en la Bahía de La Paz. M.Sc. thesis, CICIMAR, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, México, 82 pp.
- Elorriaga F, Auriolos-Gamboa D. 2008. Trace metal concentrations in the hair of *Zalophus californianus* pups and their relation to feeding habits. Biol. Trace Elem. Res. 126: 148–164.
- García-Rodríguez FJ, Auriolos-Gamboa D. 2004. Spatial and temporal variation in the diet of the California sea lion (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. Fish. Bull. 102: 47–62.
- González-Suárez M, McCluney K, Auriolos-Gamboa 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: 919–227.
- González-Suárez M, Flatz R, Auriolos-Gamboa D, Hedrick PW, Gerber LR. 2009. Isolation by distance among California sea lion populations in Mexico: Redefining management stocks. Mol. Ecol. 18: 1088–1099.
- González-Suárez M, Auriolos-Gamboa D, Gerber LR. 2010. Past exploitation of California sea lions did not lead to a genetic bottleneck in the Gulf of California. Cienc. Mar. 36: 199–211.
- Green DS, Young JK, Hernández-Camacho CJ, Gerber LR. 2010. Developing a non-invasive indicator of pinniped health: Neonate behaviour and growth in California sea lions (*Zalophus californianus*). Cienc. Mar. 36: 311–321.
- Hernández-Camacho CJ, Auriolos-Gamboa D, Gerber LR. 2008. Age-specific birth rates of California sea lions, *Zalophus californianus*, in the Gulf of California, Mexico. Mar. Mamm. Sci. 24: 664–676.
- Hobson KA, Schell DM, Renouf D, Noseworthy E. 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: Implications for dietary reconstructions involving marine mammals. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 528–533.
- Hoffman JI, Matson CW, Amos W, Loughlin TR, Bickham W. 2006a. Deep genetic subdivision within a continuously distributed and highly vagile marine mammal, the Steller's sea lion (*Eumetopias jubatus*). Mol. Ecol. 15: 2821–2832.
- Hoffman JI, Trathan PN, Amos W. 2006b. Genetic tagging reveals extreme site fidelity in territorial male Antarctic fur seals *Arctocephalus gazella*. Mol. Ecol. 15: 3841–3847.
- Kuhn CE. 2006. Measuring at sea feeding to understand the foraging behavior of pinnipeds. Ph.D. thesis, University of California, Santa Cruz, 129 pp.
- Le Boeuf BJ, Croker DE. 2005. Ocean climate and seal condition. BMC Biology 3: 9.
- Lluch-Cota SE. 2004. Gulf of California. In: Marine Ecosystems of the North Pacific. PICES Spec. Publ. No. 1, 1280 pp.
- Lluch-Cota SE, Arias-Aréchiga JP. 2000. Sobre la importancia de considerar la existencia de centros de actividad biológica para la regionalización del océano: El caso del Golfo de California. In: Lluch-Belda D, Elorduy-Garay J, Lluch-Cota SE, Ponce-Díaz G (eds.), BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano. CIB, CICIMAR, CONACYT. La Paz, México, pp. 255–263.
- Lluch-Cota D, Aragón-Noriega EA, Arreguín-Sánchez F, Auriolos-Gamboa D, Bautista-Romero J, Brusca RC, Cervantes-Duarte R, Cortes-Altamirano R, Del Monte-Luna P, Esquivel-Herrera A, Fernández G, Hendrickx ME, Hernández-Vázquez S, Herrera-Cervantes H, Kahuru M, Lavín M, Lluch-Belda D, Lluch-Cota D, López-Martínez J, Marinote SG, Nevárez-Martínez M, Ortega-García S, Palacios-Castro E, Parés-Sierra A, Ponce-Díaz G, Ramírez-Rodríguez M, Salinas-Zavala C, Schwartzlose RA, Sierra-Beltrán A. 2007. The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. Prog. Oceanogr. 73: 1–26.
- Lowry MS, Maravilla-Chávez M. 2005. Recent abundance of California sea lions in western Baja California, Mexico, and the United States. Proc. 6th California Islands Symposium, Ventura, California, 1–3 December 2003, pp. 485–487.
- Maldonado EJ, Orta-Davila F, Stewart BS, Greffen E, Wayne RK. 1995. Intraspecific genetic differentiation in California sea lions (*Zalophus californianus*) from southern California and the Gulf of California. Mar. Mamm. Sci. 11: 46–58.
- Maluf LY. 1983. The physical oceanography. In: Case TJ, Cody ML (eds.), Island Biogeography in the Sea of Cortez, University of California Press, Berkeley, pp. 26–45.
- Matthiopoulos J, Harwood J, Thomas L. 2005. Metapopulation consequences of site fidelity for colonially breeding mammals and birds. J. Anim. Ecol. 74: 716–727.
- Morales-Bojórquez E, Cisneros-Mata MA, Nevárez-Martínez MO, Hernández-Herrera A. 2001. Review of stock assessment and fishery biology of *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. Fish. Res. 54: 83–94.
- Morris W, Doak D, Groom M, Kareiva P, Fieberg J, Gerber L, Murphy P, Thompson D. 1999. A Practical Handbook for Population Viability Analysis. The Nature Conservancy, 79 pp.
- Newsome SD, Etnier MA, Auriolos-Gamboa D, Koch PL. 2006. Using carbon and nitrogen isotopes to investigate reproductive strategies in Northeast Pacific otariids. Mar. Mamm. Sci. 22: 556–572.
- Pedernera C. 2004. Regionalización de la presencia de anticuerpos contra *Leptospira* spp., niveles de cortisol y valores hemáticos en once colonias de lobos marinos *Zalophus californianus californianus* en el Golfo de California. M.Sc. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 73 pp.
- Peterson RS, Bartholomew GA. 1967. The natural history and behavior of the California sea lion. American Society of Mammalogists, Spec. Publ. No. 1, 79 pp.
- Pomeroy PP, Twiss SD, Redman P. 2000. Phyloptry, site fidelity and local kin association within grey seal breeding colonies. Ethology 106: 899–919.
- Porras-Peters H, Auriolos-Gamboa D, Cruz-Escalona VH, Koch PL. 2008. Trophic level and overlap of sea lions (*Zalophus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. Mar. Mamm. Sci. 24: 554–576.
- Riginos C, Nachman MW. 2001. Population subdivision in marine environments: The contributions of biogeography, geographical distance and discontinuous habitat to genetic differentiation in a blennioid fish, *Axoclinus nigricaudus*. Mol. Ecol. 10: 1439–1453.

- Robson BW, Goebel ME, Baker JD, Ream RR, Loughlin TR, Francis RC, Antonelis GA, Costa DP. 2004. Separation of foraging habitat among breeding sites of a colonial marine predator, the northern fur seal (*Callorhinus ursinus*). *Can. J. Zool.* 82: 20–29.
- Round FE. 1967. The phytoplankton of the Gulf of California. Part I. Its composition, distribution and contribution to the sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1: 76–97.
- Santamaría-del-Ángel E, Álvarez-Borrego S, Muller-Karger FE. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.* 99: 7411–7421.
- Schramm Y, Mesnick SL, de la Rosa J, Palacios DM, Lowry MS, Aurióles-Gamboa D, Snell HM, Escorza-Treviño S. 2009. Phylogeography of California and Galapagos sea lions and present population structure within the California sea lion. *Mar. Biol.* 156: 1375–1387.
- Simonet WS. 2002. Genetics of primary generalized osteoarthritis. *Mol. Gen. Metab.* 77: 31–34.
- Skoch EJ. 1990. Heavy metals in marine mammals. Presence and analytical methods. In: Dierauf LA (ed.), *Handbook of Marine Mammal Medicine: Health, Disease, and Rehabilitation*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 127–137.
- Soto K, Trites AW, Arias-Schreiber M. 2004. The effects of prey availability on pup mortality and the timing of birth of South American sea lions (*Otaria flavescens*) in Peru. *J. Zool. London*, 264: 419–428.
- Szteren D, Aurióles-Gamboa D, Gerber LR. 2006. Population status and trends of the California sea lion (*Zalophus californianus californianus*) in the Gulf of California, Mexico. In: Trites AW, Atkinson SK, DeMaster DP, Fritz LW, Gelatt TS, Rea LD, Wynne KM (eds.), *Sea Lions of the World*. Alaska Sea Grant College Program, Fairbanks, pp. 369–384.
- Ward EJ, Chirakkal H, González-Suárez M, Aurióles-Gamboa D, Holmes EE, Gerber LR. 2010. Inferring spatial structure from time-series data: Using multivariate state-space models to detect metapopulation structure of California sea lions in the Gulf of California, Mexico. *J. Appl. Ecol.* 47: 47–56.
- Wolf JBW, Trillmich F. 2007. Beyond habitat requirements: Individual fine-scale site fidelity in a colony of the Galapagos sea lion (*Zalophus wollebaeki*) creates conditions for social structuring. *Oecologia* 152: 553–567.
- Zavaleta-Lizárraga L. 2003. Variaciones geográficas en morfometría craneal en machos adultos de lobo marino de California (*Zalophus californianus*) en México. M.Sc. thesis, CICIMAR, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Mexico, 69 pp.

Received June 2010;
accepted March 2011.