



INFORMACIÓN ESTANDARIZADA: ORCAS



CLASIFICACIÓN CIENTÍFICA

Orden: Cetacea

- La palabra Cetáceo deriva de la palabra griega para “ballena”: *kētos*.
- Cetacea es uno de los dos grupos científicos que incluyen grandes mamíferos acuáticos que viven su vida entera en el agua (el otro es Sirenia). El orden Cetacea incluye ballenas, delfines y marsopas.
- El grupo de los cetáceos se divide en dos subórdenes: Odontoceti (cetáceos con dientes) y Mysticeti (cetáceos con barbas).



Suborden: Odontoceti

- El suborden científico Odontoceti se compone de los cetáceos con dientes. Sólo tienen un espiráculo. La palabra “Odontoceti” proviene de la raíz griega *odontos* que significa “dientes”.





Familia: Delphinidae

- Los delfines forman parte de la familia científica Delphinidae. Existen al menos 36 especies de delfínidos, incluyendo delfines mulares, calderones y orcas. (Berta et al., 2006)..

Género y Especie: *Orcinus orca*

- El nombre en Latín *Orcinus* se traduce como “que pertenece a Orcus” (Heyning y Dahlheim, 1999). Orcus fue un dios Romano del inframundo y este género hace referencia a la habilidad de caza de las orcas.
- En Latín, orca significa “olla de vientre grande” (Ellis, 1989), pero también puede referirse a “un tipo de ballena” (Heyning y Dahlheim, 1999).
- A pesar de su distribución tan amplia y sus muchas poblaciones aisladas geográficamente, la mayoría de los científicos consideran a todas ellas la misma especie. Sin embargo, factores como las distinciones genéticas y morfológicas indican que es necesaria una actualización taxonómica (Ford, 2009; Morin et al., 2010).



Nombres Comunes

- Debido a que cazan a otros cetáceos, se les brinda el nombre común de “ballenas asesinas”. Fueron llamadas “Asesinas de ballenas” por marineros que eran testigos de los ataques a otros cetáceos (Carwardine, 1992). A través del tiempo, su nombre fue cambiando gradualmente a “ballenas asesinas” (Heyning y Dahlheim, 1999).
- El nombre común en alemán es schwertwal, o “ballena espada”, refiriéndose a su larga aleta dorsal (Ellis, 1989). Los Nativos Americanos les llaman con nombres como klasqo’kapix (Makah, Península Olímpica), ka-kow-wud (Quillayute, Península Olímpica), max’inux (Kwakiutl, norte de la isla de Vancouver), qaqawun (Nootka, oeste de la isla de Vancouver), y ska-ana (Haida, Islas Queen Charlotte) (Hoyt, 1990; Ford et al., 2000).

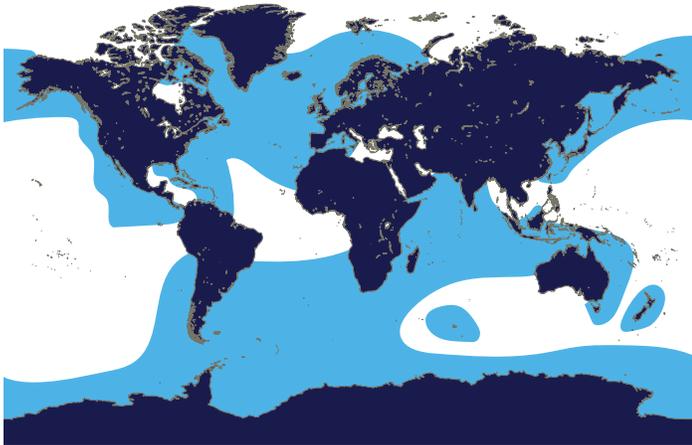
Ecotipos (Variedades)

- Actualmente, los científicos reconocen al menos 10 ecotipos distintos de orcas. Estos ecotipos difieren a nivel molecular y presentan diferencias incluyendo variaciones en tamaño, hábitat, patrones de coloración, forma de la aleta dorsal, vocalizaciones, tipos de presa, y estrategias de caza.
- En el hemisferio norte, se reconocen cinco ecotipos (Ford, 2009; Dahlheim et al., 2008; Foote et al., 2009).
 - Las orcas de Tipo 1 y Tipo 2 habitan el este de la parte norte del Atlántico (Pitman, 2011).
 - En la parte este de la región norte del océano Pacífico, se han reconocido que varios grupos de orcas muestran diferencias físicas y comportamentales. Los expertos categorizan a las manadas en tres ecotipos: “transeúntes”, “residentes” y “oceánicas” (Pitman, 2011).
 - Investigadores analizaron muestras colectadas de 73 orcas en el este del Pacífico Norte y encontraron diferencias genéticas significativas entre individuos transeúntes (también conocidos como “orcas de Biggs” en honor al investigador de orcas Michael Biggs) y dos grupos separados de orcas residentes (Pitman, 2011; Hoelzel et al., 1998).
 - Se ha identificado el ecotipo oceánico, pero no ha sido tan bien estudiado como los ecotipos residentes y transeúntes. Parece ser que está más relacionado con el ecotipo residente que con el transeúnte (NOAA SAR offshore, 2003, citing Black et al., 1997).
 - Existe un cuarto ecotipo potencial en el Pacífico que habita el corredor marino del Pacífico Este Tropical (Schulman-Janiger et al., 2011; Olson y Gerrodette, 2008).
- Hay cinco ecotipos reconocidos en el Hemisferio Sur (Pitman y Ensor, 2003; Pitman et al., 2007; Pitman y Durban, 2011; Pitman et al., 2011).
 - Orcas Tipo A del Antártico (Pitman, 2011).
 - Tipo B corto- este ecotipo también es llamado “Orcas de Gerlache” debido a que se localizan regularmente alrededor del Estrecho de Gerlache del oeste de la Península Antártica (Pitman, 2011).
 - Tipo B largo- este ecotipo se refiere comúnmente a las “Orcas de Placas de Hielo” (Pitman, 2011).
 - Tipo C- se refiere a las orcas del mar de Ross (Pitman, 2011).
 - Tipo D- este ecotipo se le reconoce como “Orcas del Subantártico” (Pitman, 2011).



REGISTRO FÓSIL

- Los primeros cetáceos evolucionaron hace unos 50 millones de años a partir de mamíferos terrestres que regresaron al mar (Barnes, 1990).
- Si bien el registro fósil es pobre con respecto a los cetáceos modernos, la mayoría de las formas modernas de ambos, odontocetos y misticetos, aparecen en el registro fósil hace entre cinco y siete millones de años. Análisis moleculares y fósiles apoyan la teoría de que los cetáceos son primos lejanos de los ungulados de dedos pares (artiodáctilos), y que los hipopotámidos son los parientes vivos más cercanos de los cetáceos (Geisler y Theodor, 2009).
- Los restos de uno de esos antiguos hipopotámidos, descubiertos en Cachemira, India, se colocan en el Familia extinta Raoellidae. Se teorizó que *Indohyus sp.* era una especie que se lanzaba al agua como un medio para escapar de los depredadores, y no para encontrar nuevas fuentes de alimentos, hace unos 48 millones de años. El espacio del oído medio de *Indohyus sp.* presenta una cubierta ósea gruesa llamada involucrum; los únicos otros animales que se sabe tienen dicha cubierta, han sido cetáceos (Thewissen et al., 2007).
- En Italia, los expertos han descubierto fósiles del Plioceno (de hace entre dos y cinco millones de años) que parecen estar relacionados con las orcas modernas. El cráneo fósil de un cetáceo que se ha llamado *Orcinus citoniensis* tenía más dientes y más pequeños que las orcas modernas. Los científicos han identificado grandes fósiles con dientes de delfínidos, principalmente del Plioceno, como los de la especie *Orcinus sp.* (Ridgway y Harrison, 1999).



DISTRIBUCIÓN

- Las orcas se encuentran en todos los océanos del mundo. Después de los humanos, y tal vez de la rata parda (*Rattus norvegicus*), las orcas son el mamífero más ampliamente distribuido (Ford, 2009).
- Las orcas son más abundantes por un lado en el noroeste del Pacífico y por otro, a lo largo de la costa norte de Noruega en el Atlántico y en las latitudes más altas del Océano Austral (Ford, 2009).
- Los ecotipos de orcas residentes y transeúntes se extienden dentro del Pacífico nororiental desde las islas Aleutianas hasta el sur de California (Ford, 2009).

- En la Antártida, las orcas tipo A son circumpolares y viven en mar abierto, en aguas libres de hielo; las orcas tipo B habitan aguas costeras de la Antártida y la Península Antártica, cerca del hielo; las orcas tipo C habitan en las aguas costeras y las placas de hielo y son más comunes en el este de la Antártida; y los pocos avistamientos de orcas tipo D se han producido en aguas subantárticas profundas (Pitman y Ensor, 2003; Pitman et al., 2007; Pitman y Durban, 2010; Pitman y Durban, 2011; Pitman et al., 2011).
- En el Atlántico Norte, las orcas tipo 1 se encuentran en las aguas del Atlántico nororiental y Gran Bretaña, mientras que las orcas tipo 2 se observan principalmente en la costa oeste de Irlanda y Escocia (Foote et al., 2009).

MIGRACIÓN

- En el Pacífico Norte, los grupos de orcas residentes tienden a viajar dentro de rangos geográficos específicos y localizados, mientras que, en los grupos de transeúntes, las áreas son más amplias y menos predecibles. Ninguno de estos dos ecotipos de orcas del Pacífico norte realizan “migración” en el sentido formal de la palabra (Barrett-Lennard y Heise, 2006).
- Se ha observado que los grupos de orcas residentes permanecen dentro de un rango de aproximadamente 800 km (500 millas) de la costa (Informe Anual de la Comisión de Mamíferos Marinos, 2002). Estas orcas residentes viajan en rutas directas, moviéndose generalmente desde un promontorio a otro a lo largo de la costa. Sus movimientos coinciden con la migración de su presa principal, el salmón (Ford et al., 2000).
- Los grupos transeúntes pueden pasar el doble de tiempo viajando, ya que sus movimientos tienden a ser más sinuosos, a menudo siguiendo los contornos de la costa. Han sido avistadas dentro de un rango de 1.450 km (900 millas) (Hammers, 2003).
- Las orcas tipo A parecen ser migratorias y entran en las aguas antárticas durante el verano austral (Kasamatsu y Joyce, 1995).
- Los patrones de viaje de residentes/transeúntes resultan similares a aquellos de las orcas tipo B y tipo C, siendo las tipo B las que viajan más ampliamente (Andrews et al., 2008).
- Las orcas Tipo B llevan a cabo migraciones rápidas desde la Antártida a aguas subtropicales frente a Uruguay y Brasil. Estos viajes rápidos pueden ser de más de 5,800 millas (9,400 km) de ida y vuelta. Esta migración podría tener un propósito de mantenimiento, de modo que los animales pudiesen regenerar la piel en aguas más cálidas sin el alto costo de la pérdida de calor (Durban et al., 2011).
- Un estudio de marcaje ha demostrado que las orcas en la región ártica del este de Canadá también realizan movimientos de larga distancia, probablemente para evitar las zonas de hielo denso en los meses de invierno (Matthews et al., 2011).

POBLACIÓN

Las orcas son difíciles de censar con precisión dada su distribución mundial. Sin embargo, se estima que su población global es de al menos 50,000 individuos (Taylor et al., 2013).

HÁBITAT

- Las orcas son mucho más abundantes en el Ártico, la Antártida y en las zonas de afloramientos de agua fría. Las orcas se encuentran en el océano abierto, pero parecen ser más abundantes en las aguas costeras (Ridgway y Harrison, 1999).
- Se ha documentado que se alimentan durante largos períodos de tiempo en aguas costeras e intermareales de sólo unos pocos metros de profundidad (Scheffer y Slipp, 1948; Tomilin, 1957).
- Además de encontrarse en aguas más frías, también se han visto orcas en áreas de aguas cálidas como Florida, Hawái, Australia, las Islas Galápagos, las Bahamas y el Golfo de México (Heyning y Dahlheim, 1999). Tales avistamientos son infrecuentes, pero demuestran la capacidad de las orcas para realizar incursiones en aguas tropicales.
- Aunque resulta raro, ocasionalmente se han visto orcas en diferentes ríos de agua dulce alrededor del mundo como el Rin, el Támesis y el Elba. Una incluso viajó unos 177 km (110 millas) por el río Columbia aparentemente en persecución de peces (Scheffer y Slipp, 1948).

DIETA

- Las orcas son depredadores oceánicos que ocupan una posición elevada en las redes tróficas (Wiles, 2004). Se han observado depredando más de 140 especies de animales, incluidas 50 especies diferentes de mamíferos marinos (Ford, 2009).
- Las orcas son el depredador más grande de animales de sangre caliente que existe en la actualidad (Nowak, 1999). Algunas orcas comen mamíferos marinos como focas, leones marinos, ballenas, otros cetáceos odontocetos, morsas y ocasionalmente nutrias marinas. Se ha reportado que las orcas comen muchos otros tipos de animales, incluyendo tortugas marinas laúd, dugongos (Jefferson et al., 1991), osos polares e incluso un alce (Heyning y Dahlheim, 1999).
- Algunas orcas se alimentan de pingüinos y otras aves marinas (Nowak y Paradiso, 1999).
- Cada ecotipo de orca se especializa en diferentes tipos de presas y estrategias de caza.
- En muchas partes del mundo, las orcas se alimentan principalmente de peces o mamíferos marinos, pero no ambos (Barrett-Lennard y Heise, 2006).

DIFERENCIAS REGIONALES EN LA DIETA

- Las observaciones en Nueva Zelanda sugieren que algunas orcas se especializan en la caza de elasmobranquios como el tiburón zorro (*Alopias vulpinus*), el tiburón martillo liso (*Sphyrna zygaena*), las mantas (*Manta birostris*), águila marinas (*Myliobatis tenuicaudatus*), rayas (*Dasyatis sp*) y otros (Visser, 1999; Visser, 2005).
- Los cinco tipos de orcas antárticas difieren en su dieta (Pitman y Ensor, 2003):
 1. Las orcas tipo A comen principalmente ballenas minke antárticas.
 2. Las orcas grandes tipo B comen principalmente focas, especialmente las focas de Weddell (Pitman y Durban, 2011). Las orcas pequeñas tipo B predominan en la caza de pingüinos (Pitman y Durban, 2010).

3. Las orcas de tipo C se alimentan fundamentalmente de bacalao antártico (*Dissostichus mawsoni*).
 4. Poco se sabe sobre la dieta de las orcas tipo D. Cuando se observó, este ecotipo fue visto depredando el bacalao de profundidad (*Dissostichus eleginoides*) capturado en palangres (Pitman et al., 2011).
- En el Atlántico Norte, las orcas tipo 1 consumen una dieta variada que incluye focas pequeñas y peces gregarios como el arenque y el jurel (Foote et al., 2009). Las orcas tipo 2 se especializan en cetáceos, incluidos delfines, marsopas y ballenas, como el rorcual aliblanco (Foote et al., 2009).
 - La dieta de las orcas oceánicas en el noreste del Pacífico incluye peces como el salmón (*Oncorhynchus spp.*), los charrascos espinosos (*Cottus sp*), el Halibut del Pacífico (*Hippoglossus stenolepis*) y el tiburón dormilón del Pacífico (*Somniosus pacificus*) (Dahlheim et al., 2008; Ford et al., 2011).
 - Los hábitos de alimentación de las orcas residentes y transeúntes del Pacífico noreste difieren.
 1. Se sabe que las orcas residentes en el Pacífico noreste comen una especie de calamar (*Gonatopsis borealis*) y 22 especies de peces, incluidos el pez roca (*Sebastes spp.*), el fletán negro (*Hippoglossus stenolepis*) y el arenque del Pacífico (*Clupea pallasii*) (Baird, 2000; Ford et al., 1998, 2000; Saulitis et al., 2000). El salmón, especialmente el salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*), aparentemente es la fuente de alimento preferida para este grupo particular de orcas (Ford et al., 1998).
 2. Las orcas residentes gastan entre un 60% y un 65% de las horas de luz del día buscando comida (Ford y Ellis, 1999). Comen una variedad de peces, aunque el salmón es una fuente principal de alimento (Ford et al., 1998). No hay evidencia de que las orcas residentes coman mamíferos marinos (Ford, 2009).
 3. Las orcas transeúntes gastan alrededor del 90% de las horas de luz natural alimentándose (Ford y Ellis, 1999). Comen principalmente mamíferos marinos como focas, leones marinos, ballenas y cetáceos odontocetos, mientras que sólo consumen peces de forma ocasional (Ford, 2009).
 4. Los investigadores teorizan que los hábitos de alimentación divergentes y especializados de las orcas residentes y transeúntes ayudan a prevenir la competencia alimentaria entre ellas (Ford, 2009).
 5. Estos hábitos de alimentación divergentes, que no se sabe que ocurran en ninguna otra especie de mamífero impátrico, también ha conllevado diferencias significativas en las vocalizaciones, el uso de la ecolocalización, el tamaño de las manadas y el comportamiento entre los ambos grupos (Ford, 2009).



ANATOMÍA Y FISIOLÓGÍA

Longitud promedio de un adulto en vida silvestre

- Los machos adultos son más grandes que las hembras.
- Datos de orcas de Islandia indican que la longitud promedio de un macho es de 5.8 a 6.7 m (19-22 pies) de largo (Christensen, 1984).
- Datos de orcas de Islandia indican que la longitud promedio de una hembra es de 4.9 a 5.8 m (16-19 pies) de largo (Christensen, 1984).
- La longitud promedio de las orcas adultas varía dramáticamente entre diferentes ecotipos. Los machos tipo A pueden alcanzar longitudes de 9.2 m (30 pies), lo que los posiciona como las orcas más grandes (Pitman et al., 2007). Las más pequeñas son las orcas tipo C en las que el promedio de las hembras adulta es de 5.2 m (17 pies) y el de los machos adultos de 5.6 m (18 pies) de largo, alcanzando un máximo de 6.1 m (20 pies) (Pitman et al., 2007).

Longitud y Peso máximos reportados en vida silvestre

- El macho más grande registrado fue de 9.8 m (32 pies) de longitud y pesó 10,000 kg (22,000 libras) (Jefferson et al., 1993).
- La hembra más grande registrada midió 8.5 m (28 pies) y pesó 7,500 kg (16,500 libras) (Jefferson et al., 1993).

Tamaño promedio de un Adulto en instalaciones de AMMPA

- En SeaWorld, el tamaño promedio de machos adultos es de 6.6 m (21.7 pies). Dos machos adultos de SeaWorld pesan 4,340 kg (9,570 libras) y 5,380 kg (11,860 libras) (S. Clark, comunicación personal. Mayo 2014).
- En SeaWorld, el tamaño promedio de las hembras adultas es de 5.5 m (18 pies) y 2,442 kg (5,384 libras). Las hembras adultas de SeaWorld pesan entre 2,313 kg (5,100 libras) y 3,719 kg (8,200 libras). (S. Clark, comunicación personal. Mayo 2014).

Piel

- La piel de las orcas es lisa. La capa externa se renueva de manera continua y rápida, y la piel vieja se desprende (Heyning y Dahlheim, 1988).
- La elevada tasa de renovación celular de la piel aumenta la eficiencia en la natación al crear una superficie corporal lisa que reduce la resistencia (Hicks et al., 1985).
- La grasa de las orcas (hipodermis) yace debajo de la dermis. Esta grasa, que mide de 7.6 a 10 cm (3-4 in.) de espesor, es una capa de grasa reforzada por colágeno y fibras elásticas (Pabst et al., 1999; Parry, 1949).
- En general, la grasa juega una serie de funciones importantes:
 1. Reduce la pérdida de calor, que es importante para la termorregulación (Reynolds y Rommel, 1999).
 2. Constituye una reserva energética, proporcionando energía cuando escasean los alimentos (Reynolds y Rommel, 1999).
 3. Contribuye a la forma hidrodinámica de la orca, lo que ayuda a aumentar la eficiencia de su natación (Reynolds y Rommel, 1999).



Coloración

- Las orcas son de colores blanco y negro, con un parche gris que se conoce como “silla de montar” o “capa” en la parte posterior, detrás de la aleta dorsal. Las grandes áreas de blanco y negro están claramente separadas.
- Toda la superficie dorsal (superior) y las aletas pectorales son negras excepto por la “silla” gris.
- La superficie ventral (inferior), la mandíbula inferior y la parte inferior de los pliegues de la cola son en su mayoría blancos. Las partes inferiores de los lóbulos de la cola están bordeados de negro.
- Una “mancha ocular” ovalada y blanca se sitúa justo por encima y ligeramente detrás de cada ojo.
- Las orcas tienen una coloración a “contra sombra”: la superficie dorsal es más oscura que la superficie ventral. Cuando el animal es iluminado desde arriba, pasa desapercibido contra el fondo del mar (a manera de camuflaje).
- La coloración distintiva de las orcas es de tipo disruptiva, un patrón que oscurece el contorno del animal para contradecir la forma de su cuerpo. Con la óptica de la luz del sol filtrada por el mar, otros animales pueden no reconocer a una orca como un depredador potencial.
- El tamaño y la forma de las áreas blancas de las orcas y la “silla” gris varían entre ecotipos.
- Las llamativas manchas oculares y la silla de montar pueden ayudar a las orcas a coordinar las interacciones sociales, cazando y nadando en formación (Pitman y Durban, 2011).
- El albinismo en las orcas es raro, pero ha sido documentado (Ellis, 1989).
- En Columbia Británica, un animal de color blanco fue diagnosticado con el Síndrome de Chédiak-Higashi, una enfermedad hereditaria caracterizada por la pérdida de pigmentación y una esperanza de vida reducida (Taylor y Farrell, 1973). Otros parecen ser adultos longevos y se desconoce aún la causa de su coloración blanca (Renner y Bell, 2008).

Aleta Dorsal

- En machos adultos, la aleta dorsal es alta y triangular. Alcanzando una altura de hasta 1,8 m (6 pies) en un gran macho adulto, constituye la aleta dorsal más alta de todos los cetáceos (Heyning y Dahlheim, 1988). En la mayoría de las hembras, la aleta dorsal es ligeramente falcada (curva hacia atrás) y más pequeña, de aproximadamente 0.9 a 1.2 m (3-4 pies) de altura (Heyning y Dahlheim, 1988).
- Al igual que los lóbulos de la aleta caudal, la aleta dorsal está hecha de tejido conectivo denso y fibroso, sin huesos ni cartílagos. La aleta dorsal de los machos adultos puede llegar a ser más alta que la mayoría de los humanos sin ningún hueso duro que la soporte.
- El tamaño y la forma de la aleta dorsal varía entre ecotipos.
- Los investigadores fotografían la aleta dorsal cuando la orca sale del agua para respirar. Esta acción expone la mayoría de las marcas en la aleta dorsal y la espalda. Los investigadores han aprendido a reconocer algunos individuos a través de las fotografías, especialmente las imágenes de la aleta dorsal y el parche de la silla de montar, pero también pueden notar diferencias sutiles en la apariencia de su cuerpo, el tamaño relativo, patrones de pigmentación, cicatrices, deformidades, detalle de los bordes de la aleta caudal, incrustaciones, imperfecciones y marcas de mordidas. La foto-identificación es una importante herramienta de investigación para estudiar diversos aspectos de la biología de los cetáceos y ayuda a detallar los movimientos, la reproducción, los comportamientos diarios y la dinámica de población tanto de los individuos como de los grupos en los que viajan (Olesiuk *et al.*, 2005).
- Algunas orcas (tanto machos como hembras) tienen aletas dorsales de forma irregular: pueden ser curvas, onduladas, retorcidas o dobladas. De las 30 orcas macho adultas que han sido foto-identificadas en aguas de Nueva Zelanda, siete (23%) tenían aletas dorsales plegadas o dobladas (Visser, 1998).
- No se entiende completamente por qué las poblaciones de orcas silvestres desarrollan aletas dorsales anormales o por qué las orcas macho observadas alrededor de Nueva Zelanda tienen una tasa tan alta de anomalías en la aleta dorsal en comparación con otras poblaciones estudiadas. Las teorías de los investigadores incluyen que estas anomalías observadas pueden atribuirse a la edad, el estrés y/o los ataques de otras orcas (Visser, 1998). Sin embargo, debido a que las orcas en SeaWorld tienden a pasar más tiempo en la

superficie trabajando con sus entrenadores, y muchos de los machos adultos tienen las aletas dorsales caídas o dobladas, parece probable que el tiempo pasado en la superficie sea un factor contribuyente.

Dientes

- Los cetáceos odontocetos poseen un solo juego de dientes; no se reemplazan si se pierden (Graham y Dow, 1990).
- El número de dientes para orcas varía entre individuos, pero generalmente hay de 10 a 14 dientes en cada lado de la mandíbula y maxila en un rango de 40-56 dientes (Heyning y Dahlheim, 1999).
- La longitud del diente de una orca es de hasta 10 - 13 cm (4 a 5 pulgadas) de largo (Ford, 2009; Nishiwaki, 1972) y aproximadamente 2.5 cm (1 in) de diámetro. Los dientes se entrelazan, tienen forma cónica y no están diseñados para masticar, sino más bien para atrapar y desgarrar a las presas (Graham y Dow, 1990).
- Los dientes de las orcas comienzan a salir a las pocas semanas de edad, como tarde a las 11 semanas, lo que corresponde con el tiempo en que las crías comienzan a tomar alimentos sólidos de sus madres (Haenel, 1986; Asper *et al.*, 1988; Heyning, 1988).
- Se ha observado un desgaste extensivo en los dientes de individuos viejos (Heyning y Dahlheim, 1999). Se han observado orcas con abscesos y se han observado machos, hembras y juveniles con dientes desgastados hasta la dentina con la pulpa expuesta (Graham y Dow, 1990).
- La mayoría de las orcas adulto del Atlántico Norte tipo 1 tienen dientes severamente desgastados, lo cual es consistente con una dieta de succión de peces pequeños (Foote *et al.*, 2009). Las orcas adultas en alta mar también tienden a tener dientes desgastados hasta la línea de las encías, presuntamente debido a su dieta que incluye tiburones con piel abrasiva (Dahlheim *et al.*, 2008; Ford *et al.*, 2011).

SISTEMAS SENSORIALES

Audición

- Las orcas tienen un sentido del oído bien desarrollado. Su cerebro y sistema nervioso parecen fisiológicamente capaces de procesar sonidos a velocidades mucho más altas que los humanos, lo más probable debido a sus habilidades de ecolocalización (Ridgway, 1990; Wartzok y Ketten, 1999).
- Los oídos, ubicados justo detrás de los ojos, son aberturas del tamaño de un alfiler, sin orejas externas. Las pequeñas aberturas externas de los oídos de los odontocetos como las orcas, no parecen ser importantes en la conducción del sonido. El tejido blando y hueso dirigen el sonido hacia los oídos medios e internos de estos animales. En particular, los lóbulos grasos localizados en la mandíbula inferior parecen ser una adaptación para transportar el sonido a los oídos (Au *et al.*, 2000).
- En las orcas, el complejo óseo del oído (cápsula oótica) no está adherido al cráneo. Los ligamentos sostienen cada hueso del oído en una cavidad espumosa fuera del cráneo. Esta separación del complejo óseo del oído permite que una orca localice el sonido (capacidad direccional), lo cual es importante para la ecolocalización (Au *et al.*, 2000; Wartzok y Ketten, 1999).



Rango de Audición

Los primeros estudios publicados en 1972 sugerían que el rango de audición de las orcas era de aproximadamente 0,5 a 31 kHz (Heyning y Dahlheim, 1999). Estudios más recientes muestran que las orcas pueden escuchar sonidos a frecuencias tan altas como 120 kHz (Szymanski, 1999). La mayor sensibilidad varió de 18 a 42 kHz con la menor sensibilidad a frecuencias de 60 a 120 kHz (Szymanski, 1999).

Rango de frecuencia de producción de sonido

La frecuencia de los silbidos de orca oscila entre 0,5 y 40 kHz (Richardson, 1995 según A. Bowles), con un pico de energía de 6 a 12 kHz (Wartzok y Ketten, 1999).

Tipos de sonido producidos

- Las orcas producen clics, silbidos y llamadas pulsadas o intermitentes con el objetivo de ecolocalizar y socializar (Ford, 2000).
- Al estudiar a las orcas residentes del norte, los investigadores encontraron que estos cetáceos producían más silbidos cuando estaban cerca de otros individuos, mientras que los emitían sólo esporádicamente cuando estaban dispersas en áreas más grandes (Thomsen *et al.*, 2002).
- Las llamadas pulsadas son las vocalizaciones más comunes de las orcas. Los expertos piensan que estas llamadas se emplean para el reconocimiento grupal y la coordinación del comportamiento (Deecke *et al.*, 2005). Las orcas realizan estas llamadas a frecuencias de aproximadamente 0,5 a 25 kHz, con un pico de energía de 1 a 6 kHz (Wartzok y Ketten, 1999).
- Los silbidos se usan para comunicaciones de corto alcance o “privadas” y para la coordinación de interacciones de comportamiento entre animales. Son de alta frecuencia, muestran un alto grado de direccionalidad y están altamente modulados. Como resultado, no se realizan demasiado bajo el agua (Reisch y Deecke, 2011).
- Las orcas transeúntes también usan silbidos, pero con mayor moderación que en las residentes y contando con un menor repertorio (Reisch y Deecke, 2011).
- Es más probable que una cría desarrolle llamadas como las de su madre (Ford, 2009). Estudios de desarrollo vocal en SeaWorld han determinado que una cría aprende su repertorio de llamadas selectivamente de su madre, incluso cuando otras orcas pueden estar presentes y vocalizar con más frecuencia que la madre (Bowles *et al.*, 1988).
- Las llamadas que suenan igual cada vez son conocidas como llamadas estereotipadas. Todas estas llamadas de una orca conforman un repertorio. Los individuos de un grupo en particular comparten el mismo repertorio de llamadas, un sistema de vocalización conocido como “dialecto” (Ford, 2009). Aunque los científicos han notado que existe un tipo de estructura en las llamadas, un dialecto no es lo mismo que un idioma.
- No hay dos grupos de orcas que compartan un repertorio completo. Por lo tanto, cada grupo tiene su propio dialecto único (Tyack, 1999). De hecho, los repertorios vocales de cada uno de ellos son lo suficientemente distintos como para que los científicos puedan identificar a los diferentes grupos por las llamadas que producen (Ford, 2009).
- Los grupos pueden compartir parcialmente su repertorio

con otros, mientras que algunas porciones son únicas. La cantidad de similitudes del repertorio que comparten los grupos es directamente proporcional al grado en que se éstos están relacionados (Ford, 2009).

- Las orcas que están separadas por distancias geográficas significativas tienen dialectos completamente diferentes. Un análisis de los grupos de orcas de Islandia y Noruega reveló que la población islandesa realizó 24 llamadas diferentes y las de Noruega 23, de los cuales ninguno era compartido por ambos grupos (Moore *et al.*, 1988).

Ecolocalización

- Las orcas a menudo necesitan navegar en ausencia de luz/ buena visibilidad. Por lo tanto, la audición es esencial para ellos. El sistema sensorial primario de la orca es el sistema auditivo. Es un sistema altamente desarrollado que incluye la habilidad del sonar biológico o ecolocalización. Los animales emiten sonidos de alta frecuencia, y detectan y analizan los ecos que regresan de esos sonidos, para determinar el tamaño, la forma, la estructura, composición, velocidad y dirección de un objeto (Au, 1993; Au, 2009).
- Al igual que otros delfines, las orcas utilizan estructuras nasales internas llamadas “labios fónicos” para producir clics direccionales en una sucesión rápida, lo que se conoce como “tren”. Cada clic dura menos de un milisegundo. Un estudio llevado a cabo en orcas residentes midió los clics de ecolocalización bimodal que típicamente mostraron picos de baja frecuencia entre 20 a 30 kHz y picos de alta frecuencia entre 40 y 60 kHz (Au *et al.*, 2004).
- El uso de la ecolocalización y las llamadas pueden variar mucho entre los ecotipos que comen peces y los que comen mamíferos (Barrett-Lennard *et al.*, 1996).
 1. En el Pacífico Norte, las orcas residentes son más vocales (Ford y Ellis, 1999) y resulta 27 veces más probable que produzcan trenes de clics para la ecolocalización (Barrett-Lennard *et al.*, 1996).
 2. Estas diferencias probablemente se deben a que las transeúntes intentan cazar otros tipos de mamíferos marinos, los cuales tienen una audición más aguda en el rango de frecuencias de los clics del sonar en comparación con los peces (Barrett-Lennard *et al.*, 1996).
 3. En un intento de pasar desapercibidas, los estudios sugieren que las orcas transeúntes utilizan una escucha pasiva para detectar y localizar mamíferos marinos presa y no depender de la ecolocalización (Barrett-Lennard *et al.*, 1996).



Visión

- La visión de las orcas está bien desarrollada (White *et al.*, 1971).
- El cristalino fuertemente convexo (esférico) de los mamíferos marinos difiere del de un mamífero terrestre (Mass y Supin, 2007).
 1. En el ojo de un mamífero terrestre, la córnea enfoca los rayos de luz hacia el cristalino, el cual dirige dichos rayos de luz hacia la retina. Bajo el agua, la córnea no puede focalizar adecuadamente las ondas en el cristalino debido a que el índice de refracción del agua es similar al del interior del ojo (Mass y Supin, 2007).
 2. El ojo de un mamífero marino compensa esta falta de refracción en la interfaz de la córnea al tener un cristalino más esférico. Es más parecido al cristalino del ojo de un pez que al de un mamífero terrestre (Mass y Supin, 2007).
 3. En el aire, el ojo de un mamífero marino compensa la refracción añadida en la interfaz aire-córnea. La constricción de la pupila ayuda, al menos en situaciones de luz brillante, aunque este sistema no explica completamente cómo una orca logra su agudeza visual en el aire (Mass y Supin, 2007). Investigaciones al respecto están en curso.

Visión a Color

El análisis de ADN de diferentes especies de odontocetos indica que en sus ojos no existen células de pigmento llamadas “conos de onda corta sensible” (S-), los cuales son sensibles a la luz azul. Los investigadores teorizan que todos los cetáceos modernos, incluidas las orcas, carecen de estos pigmentos visuales y, por lo tanto, no son capaces de discriminar el color en las longitudes de onda del azul (Peichl *et al.*, 2001, Levenson y Dizon, 2003).

Olfato

Los lóbulos olfativos del cerebro y los nervios olfatorios están ausentes en todos los odontocetos (Pabst *et al.*, 1999), lo que indica que no tienen olfato. Al ser mamíferos que respiran aire y pasan la mayor parte del tiempo bajo el agua, el sentido del olfato carecería de utilidad en las orcas.

Gusto

En los parques zoológicos, las orcas muestran fuertes preferencias por tipos específicos de peces. Sin embargo, se conoce poco sobre el sentido del gusto de estos animales. Las evidencias comportamentales sugieren que los delfines mulares, una especie estrechamente relacionada, pueden detectar tres o incluso los cuatro principales sabores. La forma en que usan su habilidad para “saborear” no es clara (Friedl *et al.*, 1990). Los científicos están indecisos sobre si los delfines tienen papilas gustativas como otros mamíferos. Tres estudios indicaron que las papilas gustativas se pueden encontrar dentro de 5 a 8 huecos en la parte posterior de la lengua. Uno de esos estudios los encontró en delfines jóvenes, pero no en adultos. En otro estudio, no fue posible encontrar inervación hacia las papilas gustativas. Por otro lado, los estudios de comportamiento indican que los delfines mulares tienen algún tipo de capacidad quimiosensorial dentro de la boca (Ridgway, 1999).

Tacto

Los estudios anatómicos y las observaciones de comportamiento

indican que el sentido del tacto de una orca está bien desarrollado. Los estudios de especies estrechamente relacionadas (delfines comunes, delfines mulares y orcas falsas) sugieren que las áreas más sensibles son la región del orificio nasal (espiráculo) y las áreas alrededor de los ojos y la boca (Wartzok y Ketten, 1999).

NATACIÓN, BUCEO Y TERMORREGULACIÓN

Velocidad Máxima de Natación

Las orcas se encuentran entre los mamíferos marinos más rápidos, ya que pueden nadar a velocidades de hasta 45 km/h (28 mph), pero probablemente sólo durante unos segundos (Williams, 2009).

Velocidad de Natación Promedio

Las orcas generalmente navegan a velocidades mucho más lentas, a menos de 13 km/h (8 mph). Pueden navegar lentamente por largos períodos de tiempo (Nowak, 2003).

Duración de Buceo Promedio

- Las estimaciones de la duración de inmersión varían.
- En un estudio realizado en el Pacífico norte oriental, las orcas residentes repitieron un patrón, por lo general haciendo tres o cuatro inmersiones de 15 segundos, seguidas de una inmersión que duró alrededor de 3-4 minutos (Bigg *et al.*, 1987).
- En otro estudio, la duración promedio de buceo para orcas residentes en el Pacífico Norte fue de aproximadamente 2,3 minutos (Baird *et al.*, 2005).
- Las orcas transeúntes en el Pacífico Norte se han registrado buceando hasta por 11,2 minutos (Miller *et al.*, 2010).
- En otro estudio, las orcas transeúntes en el Pacífico norte oriental a menudo permanecen sumergidas durante más de 5 minutos y ocasionalmente durante más de 15 minutos en una sola inmersión (Bigg *et al.*, 1987).
- Las orcas macho adultas residentes en el Pacífico Norte que se alimentan de peces bucean con mayor frecuencia y profundidad que las hembras adultas (Baird *et al.*, 2005).

Profundidad de Buceo Promedio

- Aunque en general no son buceadores profundos, las orcas residentes durante períodos de alimentación, pueden sumergirse a 100 m (328 pies) o más (Baird *et al.*, 1998).
- Las orcas residentes pasan la gran mayoría del tiempo (> 70%) entorno a los 20 m (65.6 pies) dentro la columna de agua (Baird *et al.*, 1998).
- Más del 80% de las inmersiones registradas tenían menos de 20 m (65.6 pies) de profundidad; 70% de las inmersiones fueron menos de 10 m (33 pies) (Baird *et al.*, 2005).
- En general, las orcas transeúntes, que se alimentan de otros mamíferos, pasaron el 50% de su tiempo a unos 8 m (24 pies) o menos profundidad, estando en global el 90% de su tiempo a 40 m (130 pies) o menos (Miller *et al.*, 2010).

Máxima Profundidad de Buceo Registrada

La inmersión más profunda conocida para una orca, realizada bajo condiciones experimentales, fue de 259 m (850 pies) (Bowers y Henderson, 1972). En 2002, un grupo de siete orcas se equiparon con mecanismos para registrar la profundidad por unidad de tiempo a fin de poder estudiar los comportamientos naturales de buceo. Uno de estos ejemplares, un juvenil, se sumergió dos veces a una profundidad de más de 228 m (748 pies) (Baird *et al.*, 2003).

COMPORTAMIENTO

Agrupación social

- Las poblaciones residentes de orcas del Pacífico Norte, en particular alrededor de la costa de Columbia Británica, Washington y Alaska, han sido estudiadas desde principios de los años setenta. Según estudios a largo plazo, la unidad social básica de orcas residentes en estas áreas es matrilineal y puede llamarse matrilineaje o unidad familiar.
- Cada matrilineaje es un grupo de orcas conectadas por descendencia materna, como una mujer con sus hijos y/o hijas. También puede incluir a los descendientes de sus hijas (Ford, 2009).
- Este grupo central es altamente estable con lazos que parecen ser extremadamente fuertes: los individuos rara vez se observan separados del matrilineaje más allá de unas pocas horas. No se ha observado que los individuos abandonen los matrilineajes de forma permanente (Ford, 2009).
- Algunas líneas matrilineales pueden consistir en una sola generación; otras pueden incluir hasta cuatro generaciones de orcas emparentadas (Ford, 2009).
- El siguiente nivel en la estructura social observado en las orcas residentes del Pacífico Norte es conocido como manada o pod. Un pod está compuesto por un grupo de matrilineajes que se encuentran relacionados y que viajan juntos. Probablemente compartan un antepasado materno en común (Ford, 2009). Las manadas son menos estables y no es inusual que un matrilineaje se separe por un período prolongado, tal vez por semanas o meses (Ford, 2009).
- El siguiente nivel social adicional se llama clan. Los clanes se componen de diferentes manadas del mismo área con dialectos vocales similares, y se cree que están relacionados. Estos grupos pueden haberse desarrollado a partir de una manada ancestral que creció y se fue fragmentando con el tiempo. Los clanes habitan áreas geográficas superpuestas, y las manadas de diferentes clanes son frecuentemente avistadas viajando juntas (Ford, 2009).
- El nivel social superior descrito para las orcas residentes en el Pacífico Norte se llama comunidad. Una comunidad no se basa en vínculos maternos o similitudes vocales, sino que es un grupo de orcas que comparten un rango geográfico común y se asocian regularmente entre sí (Ford, 2009).
 1. Las manadas de una comunidad rara vez viajan con las de otra comunidad. Sin embargo, sus rangos pueden superponerse en algunas áreas (Ford, 2009).
 2. A lo largo de las aguas costeras de Columbia Británica, Washington y Alaska, tres comunidades de orcas residentes han sido documentadas; Alaska meridional (11 manadas, 2 clanes), del sur (3 manadas, 1 clan) y norte (16 manadas, 3 clanes) (Ford, 2009).
 3. Ocasionalmente hay intercambios de miembros entre manadas, por ejemplo, con fines reproductivos (Ford et al., 1994).
- El tamaño del grupo puede variar. Las manadas residentes generalmente incluyen entre cinco y 50 orcas (Ford y Ellis, 1999). En general, son más grandes que las manadas transeúntes (Bigg et al., 1990).

- Las manadas transeúntes generalmente incluyen siete orcas o menos (Ford y Ellis, 1999). De hecho, algunas de ellas observadas en el Pacífico Norte se conforman de un macho adulto solitario (Bigg et al., 1990). En raras ocasiones, las manadas transeúntes se unen para formar grupos de 12 o más (Ford y Ellis, 1999).
- Las orcas oceánicas en el medio silvestre se avistan en grupos de menos de 20 a más de 100 individuos (Dahleim et al., 2008).
- Fuera de Alaska y la Antártida, se han observado grupos de más de 100 animales (Heyning y Dahlheim, 1999). También se han visto grupos más grandes de 130 a 500 individuos, con un reporte de una reunión de unas 2,500 orcas (Ellis, 1989). Estos grupos más grandes pueden deberse a las agregaciones de presas estacionales, por interacción social, o para el apareamiento (NOAA, 2013). Los investigadores no están seguros de por qué las orcas llegan a formar grupos tan grandes.

Formas de Alimentación

- Se sabe que las orcas cazan de forma cooperativa cuando buscan su alimento (Ford, 2009). A veces trabajan juntas para rodear y agregar presas pequeñas antes de atacar. Comparativamente, el tamaño grande de una manada de orcas residentes es una ventaja cuando se persigue a un banco de peces (Van Opzeeland et al., 2005).
- Investigadores han observado orcas de Noruega cazando cooperativamente, utilizando una técnica llamada “carrusel de alimentación”. En ésta, agrupan pequeños peces cerca de la superficie para luego aturdirlos con la aleta caudal y comerlos fácilmente (Similä, 1997).
- Para cazar a una gran ballena, una manada de orcas puede atacar desde varios ángulos. En un ataque documentado, 30 orcas capturaron un rorcual azul de 18,2 m (60 pies). Dos orcas se mantuvieron delante del rorcual y dos en la parte trasera, mientras que las otras rodearon a la ballena lateralmente y por debajo en un aparente esfuerzo por evitar el escape. Algunos saltaron sobre su espalda. Las orcas se turnaban para morder la carne y grasa de su presa. Después de cinco horas, la manada terminó el ataque (Tarp, 1979).
- Alrededor de Nueva Zelanda se observó a un grupo de siete orcas cazando a un tiburón marrajo (*Isurus oxyrinchus*). Cuando el tiburón intentó retirarse, fue mordido y sostenido por su cola y luego alrededor de su circunferencia y cabeza hasta el consumo (Visser et al., 2000). Otro grupo de orcas fue filmado atacando a un tiburón azul (*Prionace glauca*) golpeándolo fuertemente en la superficie del agua con sus aletas caudales (Visser et al., 2000).
- Las orcas transeúntes son conocidas por atacar al acecho o por sorpresa a otros mamíferos marinos. Estos pequeños grupos de transeúntes a menudo cazan silenciosamente, ya que el sonido podría alertar a presas potenciales de su presencia. Se cree que localizan presas de mamíferos marinos escuchando pasivamente los sonidos (Ford, 2009).
- Otras técnicas de caza observadas en orcas transeúntes incluyen conducir a grupos de delfines de flancos blancos del Pacífico a bahías confinadas, donde los capturan, o embestir a leones marinos con sus cabezas o aturdirlos con golpes de cola antes de sumergirlos bajo el agua y asfixiarlos (Ford, 2009).

- Las orcas a veces golpean los témpanos de hielo desde abajo para hacer que los pingüinos y pinnípedos caigan al agua (Fraser, 1949). Cuando un témpano de hielo es demasiado grande para ser volteado, se observó a las orcas nadar y crear una ola lo suficientemente grande como para “barrear” a las presas del hielo al agua (Guinet, 1990)
- Las orcas también cazan individualmente. En la Antártida, las orcas se deslizan sobre témpanos de hielo para cazar pingüinos. Del mismo modo, a veces varan voluntariamente en playas de arena o grava para cazar pinnípedos como elefantes marinos juveniles (López y López, 1985; Guinet, 1990).
- Se documentó un encuentro entre un gran tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*) y orcas en las aguas abiertas al sudeste de Los Farallones, cerca de San Francisco, California. Dos orcas estaban en el área alimentándose de un león marino de California (*Zalophus californianus*), uno de los alimentos favoritos de los tiburones blancos. Tal vez el olor de la sangre fresca del león marino atrajo al tiburón hacia la zona, pero una vez que una de las orcas lo avistó, inmediatamente tuvo contacto con el tiburón debajo del agua. La orca llevó al tiburón de 3 a 4 m de largo (10-13 pies) a la superficie en su boca y las orcas consumieron secciones de éste, como su hígado. Este hecho ciertamente no implica que los tiburones blancos sean presas habituales de las orcas, pero muestra su amplio espectro alimentario (Visser *et al.*, 2008; Pyle *et al.*, 1999).
- Algunas veces, las orcas se alimentan en interacción con operaciones pesqueras, comiendo peces que se deslizan de las redes, o bien de los descartes de la captura incidental (peces que no eran el objetivo durante una operación de pesca y que son desechados por los pescadores). En algunas áreas, las orcas se congregan cerca de los barcos palangreros y se alimentan de los peces capturados en los anzuelos (Couperus, 1994).



- Investigadores que estudiaron a dos orcas recién nacidas y a sus madres en SeaWorld, descubrieron que ni ellas ni las crías parecían dormir o descansar en absoluto durante el primer mes de vida (Lyamin *et al.*, 2005). Durante este período de “desvelo excepcional”, no se observó que las crías cerraran un ojo, lo que indica que no estaban involucradas en el sueño unihemisférico de onda lenta. Durante los próximos meses, las orcas aumentaron gradualmente la cantidad de tiempo de descanso hasta los niveles normales para adultos. Cuatro pares de crías y madres de delfines mulares mostraron el mismo patrón de conducta de sueño. Permanecer activo y alerta después del nacimiento, puede ser una adaptación para evitar depredadores y mantener la temperatura corporal mientras la cría desarrolla su capa de grasa (Lyamin *et al.*, 2005).

REPRODUCCIÓN Y CUIDADO MATERNO

Madurez Sexual

- Dependiendo del área geográfica estudiada, se estima que las hembras alcanzan la madurez sexual cuando miden aproximadamente de 4,6 a 5,4 m (15-18 pies) de longitud, lo que corresponde aproximadamente a edades entre 7 a 16 años (Christensen, 1984; Perrin y Reilly, 1984; Olesiuk *et al.*, 1990).
- La edad del primer estro de la primera generación de orcas de SeaWorld se calculó en $7,5 \pm 0,3$ años (mediana = 7,4, rango: 5,7-8,5 años, $n = 9$). La longitud corporal total en el primer estro fue de $483,7 \pm 10,5$ cm (mediana = 485, rango: 435-523 cm) (Robeck *et al.*, 2015).
- Dependiendo del ecotipo, los machos alcanzan la madurez sexual con longitudes corporales que van desde 5,2 a los 6,4 m (17-21 pies) de largo, lo que corresponde a edades entre 10 a 17,5 años (con un promedio aproximado de 15 años) (Christensen, 1984; Perrin y Reilly, 1984; Duffield y Miller, 1988; Olesiuk *et al.*, 1990).
- En base a las concentraciones séricas de testosterona en orcas mantenidas bajo cuidados humanos en parques zoológicos, los machos alcanzaron la pubertad entre los 8 y los 12 años de edad, con una longitud de unos 16 pies (4,8 m), y fueron sexualmente maduros a partir de los 13 años de edad, con una longitud mayor a 18 pies (5,5 m) (Robeck y Monfort, 2006).
- En los machos, la longitud de la aleta dorsal está influenciada tanto por la genética como por la producción de hormonas vinculadas al sexo (siendo la más notable la testosterona). Estudios bajo cuidados humanos demostraron que el ratio entre la altura de la dorsal y la longitud corporal del animal era de 1,4 y su desarrollo estaba relacionado con la madurez

Descanso

- Se ha demostrado que varias especies de cetáceos, incluidos el delfín mular y la beluga, desarrollan el “sueño unihemisférico de onda lenta” (sus siglas en inglés USWS) durante el cual una mitad del cerebro entra en estado de descanso, mientras que la otra mantiene la conciencia visual y auditiva del medio ambiente, permitiendo también que el animal salga a la superficie para respirar. Esta capacidad puede ayudar a evitar a los depredadores, así como a mantener el contacto visual con las crías. Los delfines tienen un ojo cerrado durante el USWS (Lyamin *et al.*, 2008; Lyamin *et al.*, 2004; Ridgway, 2002; Ridgway, 1990).
- Se ha observado que las orcas suelen descansar inmóviles, varias veces al día, durante el día y la noche, en rangos variables desde cortos períodos de tiempo hasta ocho horas seguidas. Mientras descansan, pueden nadar lentamente o hacer una serie de inmersiones cortas (de 3 a 7) de menos de un minuto antes de hacer una inmersión larga de hasta tres minutos (Jacobsen, 1990).



sexual en machos silvestres (Olesiuk *et al.*, 1990); pero, más recientemente, se ha comprobado que los machos pueden alcanzar esta misma proporción de 1 a 2 años antes de alcanzar la madurez sexual (Robeck y Monfort, 2006).

- Las orcas hembras presentan senescencia reproductiva (menopausia). En el caso de las hembras de orcas residentes del Pacífico Norte, no se conoce que se reproduzcan después de los 46 años de edad, y el 50% de las hembras no se ha reproducido después de los 38 años de edad (Olesiuk *et al.*, 2005).

Gestación

La gestación dura aproximadamente 17 meses. Los embarazos de orcas en parques zoológicos han variado de 15,7 a 18 meses (Duffield *et al.*, 1995; Robeck, 2004; Walker *et al.*, 1988).

Ciclo de la ovulación

En base a estudios en instalaciones zoológicas, se ha demostrado que las orcas tienen 41 días de celo con una fase folicular de 17 días y una fase lútea de 21 días (Robeck *et al.*, 1993; Robeck *et al.*, 2004).

TEMPORADA DE PARTO

Las crías nacen durante todo el año, sin evidencia estadística de temporadas de nacimiento (Duffield *et al.*, 1995). Sin embargo, en regiones específicas pueden existir meses de nacimiento máximo. Por ejemplo, en el noreste del Océano Pacífico muchas crías nacen entre octubre y marzo (Boyd *et al.*, 1999). Los machos producen esperma durante todo el año, aunque la producción máxima de testosterona y esperma corresponde a los meses de marzo a junio en instalaciones zoológicas de América del Norte (Robeck y Monfort, 2006; Robeck *et al.*, 2011).

Periodo de Lactancia

Las crías en parques zoológicos generalmente se amamantan durante aproximadamente un año, aunque la lactancia ocasional puede continuar hasta los dos años. Esto concuerda con observaciones en vida silvestre (Ford, 2009).

Las crías bajo cuidados humanos comienzan a mamar varias horas después del nacimiento. Los primeros intentos exitosos de lactancia variaron de 1,8 a 29,3 horas después del nacimiento (comunicación personal de S. Clark, 2014). La leche de las orcas es muy rica en grasas, una fuente de energía eficiente para impulsar el alto metabolismo de la cría. El contenido de grasa fluctúa a medida que se desarrolla a cría.

Promedio de años entre nacimientos

Basándose en datos tanto de poblaciones silvestres como de instituciones zoológicas, una hembra puede tener una cría cada 2 a 14 años, con un promedio de aproximadamente cada cinco años (Ford, 2009).

LONGEVIDAD Y MORTALIDAD

Sobrevivencia en Vida Silvestre

- Existen diferentes métodos para estimar la esperanza de vida de las orcas. Mientras que algunos investigadores creen saber de manera concluyente cuánto tiempo viven las orcas, la comunidad científica aún no está totalmente de acuerdo en este tema.
- Empleando recuento de las capas de crecimiento en los dientes, los científicos han determinado que las orcas en el Atlántico Norte pueden vivir hasta los 35 años (Ford, 2009). Los estudios todavía están refinando este método de estimación de edad (Ford, 2009).
- La foto-identificación de orcas en el noroeste del Pacífico comenzó en 1973 y proporciona uno de los estudios de campo de cetáceos más largos en el tiempo jamás realizados (Olesiuk *et al.*, 2005).
 1. Estimada desde el momento del nacimiento, la expectativa de vida promedio de orcas residentes tanto del sur como del norte es de unos 29 años en hembras y 17 años en machos (Olesiuk *et al.*, 2005).
 2. Sin embargo, si una orca sobrevive los primeros seis meses de vida, su esperanza de vida promedio asciende a entre 46 y 50 años en hembras y de 30 a 38 años en machos (Ford, 2009; Olesiuk, 2012).

Supervivencia en parques de vida marina

- Una nueva investigación muestra que no hay diferencia en la esperanza de vida entre las orcas nacidas en SeaWorld y una población bien estudiada de orcas silvestres (Robeck *et al.*, 2015).
- Los datos recopilados sobre el ciclo de vida de animales residentes de edad conocida de las partes Norte (NR) y Sur (SR) del Pacífico Norte oriental se compararon con los rasgos de la historia de vida de orcas ubicadas en las instalaciones de SeaWorld (SEA). La tasa de supervivencia anual para SEA aumentó durante aproximadamente 15 años en el período más reciente (2000-2015: 0,976) y mejoró durante los primeros 2 períodos de cautividad (1965-1985: 0,906; 1985-2000: 0,941) (Robeck *et al.*, 2015).

- La tasa de supervivencia (SR: 0,966) y la tasa de supervivencia anual de las orcas residentes del este del Pacífico Norte (0,977) fue más alta que aquella observada en las orcas de SeaWorld hasta el año 2000 (Robeck et al., 2015).
- La tasa de supervivencia anual, la mediana y la esperanza de vida promedio fue de 28,8 y 41,6 años (SEA: 2000-2015), 20,1 y 29,0 años (SR), y 29,3 y 42,3 años (NR), respectivamente (Robeck et al., 2015).
- La tasa de supervivencia anual de los animales nacidos en SeaWorld (0,979) fue más alta que la de aquellos animales colectados inicialmente en el medio silvestre (0,944), con una mediana y expectativa de vida promedio de 33,1 y 47,7 años, respectivamente (Robeck et al., 2015).
- Estos datos evidencia parámetros similares en la historia de vida de las orcas silvestres y aquellas bajo cuidados humanos, y el potencial reproductivo y los patrones de supervivencia establecidos tienen una aplicación en futuras investigaciones relacionadas con la salud general de ambas poblaciones (Robeck et al., 2015).
- Actualmente en SeaWorld, cinco orcas tienen más de 30 años y una de ellas está por acercarse a los 50 (2015, <http://www.wsj.com/articles/ad-targets-seaworld-over-killer-whales-1405703464>).

Supervivencia de las crías

- Por razones desconocidas, los investigadores sospechan que la mortalidad de las crías dentro de los primeros seis meses de vida es “muy alta” (Olesiuk et al., 2005). En el Pacífico noroeste, por ejemplo, se estima que el 43% de todas las crías muere en los primeros seis meses. En otras poblaciones de orcas, la mortalidad puede ser tan alta como el 50% durante el primer año (Olesiuk et al., 1990; Olesiuk et al., 2005).
- Datos recopilados sobre los parámetros del ciclo de vida de animales de edad conocida del norte (NR) y del sur (SR) del Pacífico Norte oriental fueron comparados con aquellos observados en las instalaciones de SeaWorld (SEA). La tasa promedio de supervivencia de las crías a los 2 años de edad en SEA (0,966) fue significativamente mayor que para las poblaciones de orcas SR (0,799) (Robeck et al., 2015).

Depredadores

Las orcas constituyen un gran depredador. Las orcas adultas sanas no tienen depredadores naturales de importancia (Ellis, 1989).

Enfermedades y parásitos

- Las orcas y otros cetáceos desarrollan úlceras estomacales, enfermedades de la piel, tumores, trastornos respiratorios y enfermedades cardíacas (Heyning y Dahlheim, 1988). La enfermedad de Hodgkin también se ha visto en esta especie (Yonezawa et al., 1989).
- Los parásitos, que incluyen nematodos, tenias y trematodos, pueden afectar la salud de las orcas (Heyning y Dahlheim, 1988).
- Entre las enfermedades descritas recientemente se incluyen salmonelosis en una cría neonata varada (Colegrove et al., 2010) y el Virus del Oeste del Nilo en un adulto (St. Leger et al., 2007). Los retrovirus endógenos también han sido documentados dentro del genoma de la orca (LaMere et al., 2009). El impacto de estos virus en la salud de las poblaciones de orca aún se desconoce.

- Las orcas sufren de infecciones virales, bacterianas y fúngicas (Heyning y Dahlheim, 1988). En la mayoría de los casos, es poco probable que las infecciones por parásitos debiliten a los animales sanos, pero pueden dañar a aquellos que ya están debilitados por otras enfermedades o lesiones.

CONSERVACIÓN

Caza

Las orcas nunca han sido explotadas consistentemente a gran escala. Han sido cazadas por su carne, grasa y órganos internos, que se procesan para convertirlos en fertilizantes y se utilizan como cebo (Heyning y Dahlheim, 1999). Las tribus nativas, como Inuits en el este de Groenlandia, cazan orcas para consumir su carne y grasa (llamada muktak) (2014, <http://www.cbc.ca/news/canada/north/greenland-hunting-more-killer-whales-as-climate-changes-1.2782297>).



Perspectivas del pasado

- Se encontró una imagen de una orca tallada en una roca en el norte de Noruega y se estima que tiene 9,000 años de antigüedad, por lo que es la representación más antigua conocida de un cetáceo (Carwardine et al., 1998).
- Algunas culturas humanas han estado fascinadas por las orcas, pero hasta hace poco tiempo sus vidas han estado inmersas en la desinformación; en el pasado, esto llevó a la persecución de estos animales (Ford, 2002).
- Algunas culturas respetaban a las orcas, aunque gran parte del mundo antiguo no lo hacía. Durante el primer siglo, un erudito romano llamado Plinio el Viejo escribió que las orcas “... no pueden ser representadas adecuadamente o descritas más que como una enorme masa salvaje de carne armada con dientes” (Ford et al., 1994).
- En 1835, R. Hamilton escribió que la orca “... tiene el carácter de ser extremadamente voraz y belicoso. Devora una inmensa cantidad de peces de todos los tamaños ... cuando es presionado por el hambre, se dice que se lanza hacia todo lo que encuentra...” (Ellis, 1989).
- Muchas civilizaciones imaginaron a las orcas como amenazas aterradoras para los humanos. En 1973 la Armada de los Estados Unidos indicó a través de un manual de buceo que “...atacarán a los seres humanos si tienen la oportunidad” (Ford et al., 1994).

Confrontaciones con pescadores

- En algunas áreas, la alimentación de las orcas se relaciona con las pesquerías, “robando” pescado de los pescadores. Comen pescado de barcos comerciales en Nueva Zelanda (Visser, 2000) y Alaska (Ford, 2009). En Brasil, se observó que más de 50% de la captura diaria de pez espada puede ser consumida por las orcas, y, ocasionalmente, llegan a comer toda la captura (Secchi et al., 1998).
- Algunos pescadores culpan a las orcas por la destrucción de millones de dólares en equipos y la pérdida de peces, y en raras ocasiones algunos han llegado a matar orcas. Recientemente, los investigadores han intentado desarrollar

elementos disuasivos no letales, incluidos dispositivos de acoso acústico, corrientes eléctricas, dispositivos de chispas (emite un destello de luz para asustar a los cetáceos), balas de goma, productos químicos como éter de cloruro de litio (para inducir náuseas) o reducir los sonidos causados por las operaciones de pesca. Ninguno de estos elementos disuasorios ha sido muy efectivo (Dahlheim, 1988).

- Se cree que los pescadores que disparan a las orcas son uno de los factores que contribuyen a la alta e inusual mortalidad experimentada por un grupo de Prince William Sound en Alaska. Ahí, las orcas son conocidas por sus hábitos de consumir el bacalao negro de las líneas de pesca (Matkin *et al.*, 1986).

Contaminación

- Tanto las toxinas naturales como las toxinas creadas por el hombre pueden dañar a las orcas.
- Los productos químicos que se usan en tierra llegan a las vías fluviales a través de la escorrentía y eventualmente terminan en el océano como contaminación (National Marine Fisheries Service, 2008). Contaminantes industriales son introducidos al medio marino a través de la minería, agricultura, plantas de celulosa y otras actividades industriales costeras. Los plaguicidas para el hogar y el jardín pueden incorporarse a las vías fluviales a través de alcantarillas y desagües.
- Algunos contaminantes llegan a la cadena alimentaria oceánica y se concentran en los cuerpos de las orcas y otros depredadores marinos. Algunos de estos contaminantes (que pueden no ser dañinos en pequeñas cantidades) se almacenan en los tejidos del cuerpo después de ser ingeridos. Las presas que contienen tales toxinas en sus cuerpos, las pasan a los animales en los niveles altos de la cadena alimenticia. Los contaminantes pueden acumularse y alcanzar niveles peligrosos en los cuerpos de grandes depredadores como las orcas (National Marine Fisheries Service, 2008).
- Los contaminantes orgánicos persistentes (COP) son un grupo de contaminantes ambientales que incluye a los PCBs (Bifenilos policlorados), DDT (dicloro difenil tricloroetano) y PBDE (polibromodifenil éter). Cuando se ingieren, los COP no se metabolizan ni se eliminan. Estas moléculas liposolubles se acumulan en la grasa corporal (O'Shea, 1999) y solo pueden entrar en los cuerpos de orcas a través de su dieta (Hickie *et al.*, 2007). El uso y producción de PCBs y DDT fueron prohibidos en los Estados Unidos en la década de 1970, pero estos COP continúan siendo ampliamente utilizados en otras partes del mundo (National Marine Fisheries Service, 2008). Estas sustancias pueden reducir la capacidad reproductiva de las orcas y pueden ser un factor en el declive de la población de orcas residentes del sur (SR) (Krahn *et al.*, 2009).
- Los científicos analizaron muestras de grasa de orcas del este del Pacífico Norte. Los expertos aún no han definido el "umbral tóxico" de PCBs para estos animales, pero sí saben en qué concentraciones estos contaminantes afectan negativamente a las focas. Las concentraciones de PCBs en la mayoría de las muestras de grasa de las orcas superaron dichos niveles peligrosos (Ross *et al.*, 2000).



- Una orca madre transfiere PCBs a su cría a medida que se desarrolla durante la gestación y también a través de la leche rica en grasa con la que la amamanta después del nacimiento (Ylitalo *et al.*, 2001; Ross *et al.*, 2000).
- En un estudio anterior, las orcas transeúntes del Pacífico Norte estaban más contaminadas que las residentes, probablemente debido a las diferencias en la dieta. Los mamíferos marinos (la presa preferida de las orcas transeúntes) tienen niveles más altos de PCBs que los peces (que conforman la dieta de las orcas residentes) (Ylitalo *et al.*, 2001; Ross *et al.*, 2000).
- Hasta 1,000 nuevos químicos entran al medio ambiente cada año (Grant y Ross, 2002), muchos otros que han sido poco estudiados o son desconocidos podrían estar afectando la vida marina, incluidas las parafinas policloradas (PCPs), naftalenos policlorados (PCNs), terfenilos policlorados (PCTs), productos para el cuidado personal como champú y productos farmacéuticos como estrógenos y esteroides sintéticos (National Marine Fisheries Service, 2008).

Petróleo

- Los derrames de petróleo pueden tener efectos a largo plazo en las poblaciones de orcas residentes y transeúntes. Los grupos que habitan en las aguas de Alaska, cerca del sitio del derrame de petróleo Exxon Valdez en 1989, experimentaron grandes disminuciones en el año posterior al derrame y no recuperaron sus números previos al derrame (Matkin *et al.*, 2008).
- Los derrames de petróleo amenazan especialmente a las poblaciones de orcas transeúntes ya que pueden cazar presas enfermas por exposición al derrame (Matkin y Saulitis, 1997; National Marine Fisheries Service, 2008).
- Un problema más grande, pero que a menudo se pasa por alto, son las descargas continuas de petróleo a pequeña escala hacia el océano, las cuales exceden en gran medida el volumen liberado por los derrames mayores (Clark, 1997).



Avistamiento de ballenas

- Las expediciones de observación de cetáceos acercan a las personas a estos animales silvestres y ayudan a las personas a conocerlas, pero el constante crecimiento de la actividad ha suscitado algunas preocupaciones entre los investigadores de orcas (Hoyt, 2001). En Columbia Británica y el estado de Washington, las orcas son los cetáceos más populares de compañías comerciales de observación de cetáceos (Hoyt, 2001). Las altas concentraciones y proximidad de los botes pueden obligar a los animales a alejarse de sus hábitats tradicionales y puede reducir las capacidades de ecolocalización de las orcas cuando están cazando (National Marine Fisheries Service, 2008).
- La Administración Nacional Oceánica y Atmosférica (NOAA) de Estados Unidos ha desarrollado “Guías de observación de vida marina” para proteger a estos animales. Entre otras recomendaciones, las pautas instruyen a los observadores a mantener distancias de seguridad. No está permitido cortar el paso de los animales. Perseguir, acosar, tocar y alimentar a los animales también está prohibido (2015, <http://www.nmfs.noaa.gov/pr/education/viewing.htm>).

Protección legal

- La Ley de Protección de Mamíferos Marinos de los EEUU (MMPA) de 1972 prohibió de manera legal cazar u hostigar a los mamíferos marinos del país. El MMPA lo permite en algunos casos excepcionales: caza de subsistencia nativa, captura de mamíferos marinos para investigación, educación y exhibición pública; así como la captura incidental de números restringidos de mamíferos marinos en el curso de operaciones de pesca.
- La Ley de Especies en Peligro de 1973 (ESA) conserva las especies en declive y sus ecosistemas. Una especie se considera en riesgo si está en peligro de extinción. Como se define en la ESA, una “especie” protegida puede incluir una subespecie o una parte de población concreta (DPS). En 2005, las orcas residentes del sur del Océano Pacífico oriental se catalogaron como DPS en peligro, bajo la ESA. La población se estimó en 200 individuos a fines del siglo XIX y actualmente se encuentra en alrededor de 85 orcas (NOAA, 2013). Este DPS enfrenta riesgos que incluyen el tráfico de embarcaciones, productos químicos tóxicos y la competencia por el alimento, especialmente el salmón. El pequeño DPS también es susceptible de posibles riesgos catastróficos, como enfermedades o derrames de petróleo.
- En Canadá, la Ley de Especies en Riesgo (SARA) se aprobó en 2003. Uno de los objetivos principales de SARA es

“fomentar la recuperación de especies de organismos silvestre que son extirpadas del entorno, se encuentran en peligro o amenazadas como resultado de la actividad humana” (Fisheries and Oceans Canada, 2007). Bajo SARA, las poblaciones de orcas transeúntes de la costa oeste se incluyeron en la lista como “Amenazadas” y se emitió una estrategia de recuperación para enfrentar los peligros como bioacumulación de toxinas en las presas o disturbios físicos y acústicos (Fisheries and Oceans Canadá, 2007).

- La Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas (CITES) es un tratado internacional desarrollado en 1973 para regular el comercio de ciertas especies de vida silvestre. Las orcas están incluidas en CITES en su Apéndice II: especies que no necesariamente están en peligro de extinción, pero que pueden llegar a estarlo a menos que el comercio esté estrechamente controlado (2015, <http://www.cites.org/eng/app/appendices.php>).

CONTRIBUCIONES DE LAS INSTALACIONES DE AMMPA A LA CONSERVACIÓN

Hasta la década de 1970, las orcas se consideraban principalmente animales molestos (Olesiuk *et al.*, 2005). Las actitudes comenzaron a cambiar drásticamente, gracias a las exhibiciones en parques de vida marina, que permitieron a las personas conocer y apreciar a las orcas como no se había hecho antes (Olesiuk *et al.*, 2005).

Los mamíferos marinos pasan gran parte de su tiempo bajo el agua, por lo que es difícil observar y cuantificar ciertos aspectos de sus vidas (Clark y Odell, 1999). Estudiar los comportamientos de lactancia de las orcas en vida silvestre, por ejemplo, requeriría observaciones cercanas y limitadas desde un bote u observación submarina por humanos, algunas de las cuales podría causar alteraciones en las conductas bajo investigación (Clark y Odell, 1999; Morisaka *et al.*, 2010).

El estudio de poblaciones de cetáceos bajo cuidados humanos en escenarios de investigación controlada ha proporcionado información fundamental sobre muchos aspectos específicos de su biología. Observar cetáceos en parques de vida marina permite realizar estudios de gran escala y a largo plazo, lo cual sería difícil lograr en el océano (Morisaka *et al.*, 2010) y tales estudios incrementan nuestro conocimiento general de los cetáceos y complementan la información fragmentada de las observaciones en la naturaleza (Clark y Odell, 1999; Morisaka *et al.*, 2010).

Algunas de las contribuciones a la comprensión de los procesos fisiológicos básicos en orcas gracias al estudio de animales bajo

cuidados humano incluyen adaptaciones al buceo (Hedrick y Duffield 1991), detección auditiva, ecolocación y aprendizaje (Hall y Johnson 1972; Dahlheim y Awbrey 1982; Bowles *et al.*, 1988; Szymanski *et al.*, 1999; Crance *et al.*, 2013), fisiología reproductiva (Benirschke y Cornell 1987, Walker *et al.*, 1988; Robeck *et al.*, 1993, 2004, 2006), crecimiento y desarrollo (Asper *et al.*, 1988; Clark y Odell 1999a, 1999b; Clark *et al.*, 2000), requisitos metabólicos y energéticos (Kastelein *et al.*, 2000; Williams *et al.*, 2011; Worthly *et al.*, 2013), estado de salud (Cornell, 1983; Reidarson *et al.*, 2000; Robeck y Nollens 2013), función del sistema inmune (King *et al.*, 1996; Funke *et al.*, 2003) y genética (Stevens *et al.*, 1989).

Para garantizar la utilidad de estos estudios para la evaluación de la salud y las estrategias de conservación de las poblaciones silvestres es necesario que las poblaciones bajo cuidados humanos sean saludables y prósperas. En las orcas y otros definidos, los indicadores de salud de la población comúnmente utilizados son el éxito reproductivo y los patrones de supervivencia específicos de la edad (Wells y Scott 1990; Small y DeMaster 1995; Olesiuk *et al.*, 2005; Matkin *et al.*, 2008; Matkin *et al.*, 2013). El análisis reciente de poblaciones de delfines mulares (*Tursiops truncatus*), una especie estrechamente relacionada con las orcas, demostró que el éxito reproductivo y los patrones de supervivencia son comparables o superiores a los experimentados por los ejemplares silvestres (Wells y Scott 1990; Innes 2005; Venn-Watson *et al.*, 2011a). Como tales, estas poblaciones bajo cuidados pueden proporcionar modelos para comprender los cambios geriátricos y los impactos únicos de la edad o los factores estresantes fisiológicos específicos en las poblaciones silvestres (Venn-Watson *et al.*, 2011a, 2011b; Robeck y Nollens 2013).

REFERENCES

- Asper, E. D., G. W. Young and M. Walsh. 1988. Observations on the Birth and Development of a Captive-born Killer Whale. *International Zoo Yearbook* 27: 295-304.
- Au, Whitlow W. L. 1993. *The Sonar of Dolphins*. New York: Springer-Verlag Inc.
- Bain, D. 1990. Examining the validity of inferences drawn from photo-identification data, with special reference to studies of the killer whale (*Orcinus orca*) in British Columbia. *Reports of the International Whaling Commission Special Issue* 10: 93-100.
- Baird, R. W. 2000. The Killer Whale: Foraging Specializations and Group Hunting. In: J. Mann, R. C. Connor, P. L. Tyack and H. Whitehead, editors. *Cetacean societies: Field Studies of Dolphins and Whales*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois: 127-153.
- Baird, R. W., Lawrence M. Dill and M. Bradley Hanson. 1998. Diving Behaviour of Killer Whales. *Abstracts of the World Marine Mammal Science Conference*, Monaco: 8.
- Baird, R. W., M. B. Hanson, E. A. Ashe, M. R. Heithaus and G. J. Marshall. 2003. Studies of foraging in "southern resident" killer whales during July 2002: dive depths, bursts in speed, and the use of a "Cittercam" system for examining subsurface behavior. *National Marine Fisheries Service, National Marine Mammal Laboratory, Seattle, Washington, NMFS report AB 133F-02-SE-1744*.
- Baird, R.W., M. B. Hanson and L. M. Dill. 2005. Factors influencing the diving behaviour of fish-eating killer whales: sex differences and diel and interannual variation in diving rates. *Canadian Journal of Zoology* 83: 257-267.
- Bain, D. 1990. Examining the Validity of Inferences Drawn from Photo-identification Data, With Special Reference to Studies of the Killer Whale (*Orcinus orca*) in British Columbia. *Report of the International Whaling Commission, Special Issue* 12: 93-100.
- Barnes, L. G. 1990. The Fossil Record and Evolutionary Relationships of the Genus *Tursiops*. In: Leatherwood, S. and R. R. Reeves, eds., *The Bottlenose Dolphin*. New York: Academic Press: 3-26.
- Barrett-Lennard, L.G., J. K. B. Ford and K. A. Heise. 1996. The mixed blessing of echolocation: differences in sonar use by fish-eating and mammal-eating killer whales. *Animal Behavior*. 51:553-565.
- Benirschke, K., and L. H. Cornell. 1987. The placenta of the killer whale, *Orcinus orca*. *Marine Mammal Science* 3:82-86.
- Berta, Annalisa and James Sumich. 1999. *Marine Mammals: Evolutionary Biology*. San Diego: Academic Press.
- Bigg, M. A. 1982. An Assessment of Killer Whale (*Orcinus orca*) Stocks off Vancouver Island, British Columbia. *Rep. Int. Whal. Commn.* 32: 655-666.
- Bigg, M. A., G. M. Ellis, J. K. B. Ford and K. C. Balcomb. 1987. *Killer Whales—a Study of Their Identification, Genealogy and Natural History in British Columbia and Washington State*. Phantom Press, Nanaimo.
- Black, N. A., A. Schulman-Janiger, R. L. Ternullo and M. Guerrero-Ruiz. 1997. Killer whales of California and western Mexico: A Catalog of photo-identified individuals. *U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFSS-WFSC-247*. 174p.
- Bowers, C.A. and R.S. Henderson. 1972. PROJECT DEEP OPS: Deep Object Recovery with Pilot and Killer Whales. NUC TP 306. Undersea Surveillance and Ocean Sciences Department, Naval Undersea Center, San Diego, CA. Unclassified.
- Bowles, A. E., W. G. Young and E. D. Asper. 1988. Ontogeny of Stereotyped Calling of a Killer Whale Calf, *Orcinus orca*, During Her First Year. In: J. Sigurjonsson and S. Leatherwood (eds.), *North Atlantic Killer Whales*, *Rit Fiskideildar* 11. Reykjavik.: 251-275.
- Boyd, I. L., C. Lockyer and H. D. Marsh. 1999. Reproduction in Marine Mammals. In: Reynolds J. E. and S. A. Rommel, *Biology of Marine Mammals*. Smithsonian Institution Press. Washington: 218-286.
- Carwardine, Mark, Erich Hoyt, R. Ewan Fordyce and Peter Gill. 1998. *Whales, Dolphins & Porpoises*. The Nature Company Guides. New York: Dorling Kindersley, Inc.
- Clark, R. B. 1997. *Marine pollution*. 4th edition. Clarendon Press, Oxford, United Kingdom.
- Clark, S. T., and D. K. Odell. 1999a. Nursing parameters in captive killer whales (*Orcinus orca*). *Zoo Biology* 18:373-384.
- Clark, S. T., and D. K. Odell. 1999b. Allometric relationships and sexual dimorphism in captive killer whales (*Orcinus orca*). *Journal of Mammalogy* 80:777-785.
- Clark, Steven T., Daniel K. Odell and C. Thad Lacinak. 2000. Aspects of Growth in Captive Killer Whales (*Orcinus orca*). *Marine Mammal Science*, Volume 16, Issue 1: 110-123.
- Christensen, Ivar. 1984. Growth and Reproduction of Killer Whales, *Orcinus orca*, in Norwegian Coastal Waters. *Report of the International Whaling Commission. Special Issue* 6: 253-258.
- Colegrove, Kathleen M., Judy A. St. Leger, Stephen Raverty, Spencer Jang, Michelle Berman-Kowalewski and Joseph K. Gaydos. 2010. Salmonella Newport Omphaloarteritis in a Stranded Killer Whale (*Orcinus orca*) Neonate. *Journal of Wildlife Diseases*, 46 (4): 1300-1304.
- Couperus, A. S. 1994. Killer Whales (*Orcinus orca*) Scavenging on Discards of Freezer Trawlers North East of Shetland Islands. *Aquatic Animals*, 20.1: 47-51.
- Cornell, L. H. 1983. Hematology and clinical chemistry values in the killer whale (*Orcinus orca*). *Journal of Wildlife Diseases* 19:259-264.
- Crance, J. L., A. E. Bowles and A. Garver. 2013. Evidence for vocal learning in juvenile male killer whales, *Orcinus orca*, from an adventitious cross-socializing experiment. *Journal of Experimental Biology* 217:1229-1237.
- Cutnell, John D. and Kenneth W. Johnson. 1998. *Physics*. 4th ed. New York: Wiley: 466.
- Dahlheim, M. E. and F. Awbrey. 1982. A classification and comparison of vocalizations of captive killer whales (*Orcinus orca*). *Journal of the Acoustic Society of America* 72:661-670.
- Dahlheim, M., C. Schulman, A. Janiger, N. Black, R. Ternullo, D. Ellifrit and K. Balcomb. 2008. Eastern Temperate North Pacific Offshore Killer Whales (*Orcinus orca*): Occurrence, Movements, and Insights into Feeding Ecology. *Marine Mammal Science*, 24 (3): 719-729.
- Dahlheim, M. 1988. Killer Whale (*Orcinus orca*) Depredation on Longline Catches of Sablefish (*Anoplopoma fimbria*) in Alaskan Waters. *Seattle: NWAFC Processed Report, National Marine Fisheries Service*, 88-14.
- Deecke, V. B., J. K. B. Ford, and P. J. B. Slater. 2005. The Vocal Behaviour of Mammal-eating Killer Whales: Communicating with Costly Calls. *Animal Behaviour* 69: pp. 395-405.
- Duffield, Deborah A. and K. W. Miller. 1988. Demographic Features of Killer Whales in Oceanaria in the United States and Canada, 1965-1987. *Rit Fiskideildar* 11: 297-306.

- Duffield, Deborah A., Daniel K. Odell, James F. McBain and Brad Andrews. 1995. Killer Whale Reproduction at Sea World. *Zoo Biology* 14: 417-430.
- Duffus, David A. and Philip Dearden. 1993. Recreational Use, Valuation, and Management of Killer Whales (*Orcinus orca*) on Canada's Pacific Coast. *Environmental Conservation*, Vol. 20 (2).
- Ellis, Richard. 1989. Dolphins and Porpoises. New York: Alfred A. Knopf, Inc: 167-189.
- Fisheries and Oceans Canada. 2007. Recovery Strategy for the Transient Killer Whale (*Orcinus orca*) in Canada. Species at Risk Act Recovery Strategy Series. Fisheries and Oceans Canada, Vancouver, vi + 46 pp.
- Foote, A., J. Newton, S. Piertney, E. Willerslev and M. Gilbert. 2009. Ecological, Morphological and Genetic Divergence of Sympatric N. Atlantic Killer Whale Populations. *Molecular Ecology* 18 (24): 5207-5217.
- Ford, J. K. B. and G. M. Ellis. 1999. Transients: Mammal-hunting Killer Whales of British Columbia, Washington, and Southeastern Alaska. UBC Press, Vancouver, British Columbia.
- Ford, J. K. B., G. Ellis and K. C. Balcomb. 1994. Killer Whales: the Natural History and Genealogy of *Orcinus orca* in British Columbia and Washington State. Canada: UBC Press.
- Ford, J. K. B., G. M. Ellis, L. G. Barrett-Lennard, A. B. Morton, R. S. Palm and K. C. Balcomb III. 1998. Dietary Specialization in Two Sympatric Populations of Killer Whales (*Orcinus orca*) in Coastal British Columbia and Adjacent Waters. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1456-1471.
- Ford, J. K. B., G. M. Ellis and K. C. Balcomb. 2000. Killer Whales: the Natural History and Genealogy of *Orcinus orca* in British Columbia and Washington State. 2nd ed. UBC Press, Vancouver, British Columbia.
- Ford, J. K. B., G. M. Ellis, C. O. Matkin, M. H. Wetklo, L. G. Barrett-Lennard and R. E. Wither. 2011. Shark Predation and Tooth Wear in a Population of Northeastern Pacific Killer Whales. *Aquatic Biology* 11: 213-224.
- Ford, J. K. B. 2002. Killer Whale *Orcinus orca*. In: Perrin W. F., B. Wursig and J. G. M. Thewissen. *Encyclopedia of Marine Mammals*, San Diego, CA: Academic Press: 669-676.
- Ford, J. K. B. 2009. Killer Whale *Orcinus orca*. In: Perrin W. F., B. Wursig and J. G. M. Thewissen. *Encyclopedia of Marine Mammals*, 2nd edn, San Diego, CA: Academic Press: 650-657.
- Forney, K. A. and P. Wade. 2006. Worldwide Distribution and Abundance of Killer Whales. In: J. A. Estes, R. L. Brownell, Jr., D. P. DeMaster, D. F. Doak and T. M. Williams (editors). *Whales, Whaling and Ocean Ecosystems*. University of California Press, Berkeley, California: 145-162.
- Fraser, F. C. 1949. Whales and Dolphins. *Field Book of Giant Fishes*. Eds J. R. Norman and F. C. Fraser. Pp. 201-349. G. Putman's Son, New York.
- Friedl, W. A., P. E. Nachtigall, P. W. B. Moore, N. K. W. Chun, J. E. Haun, R. W. Hall. 1990. Taste Reception in the Pacific Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus gilli*) and the California Sea Lion (*Zalophus californianus*). In: J.A. Thomas and R.A. Kastelein. (eds.) *Sensory Abilities of Cetaceans: Laboratory and Field Evidence*. Series A: Life Sciences Vol. 196. Plenum Press. New York, NY.: 447-454.
- Funke, C., D. P. King, J. F. McBain, D. Adelung and J. L. Stott. 2003. Expression and functional characterization of killer whale (*Orcinus orca*) interleukin-6 (IL-6) and development of a competitive immunoassay. *Veterinary Immunology and Immunopathology* 93:69-79.
- Geisler, Jonathan H. and Jessica M. Theodor. 2009. Hippopotamus and Whale Phylogeny. *Nature* 458, E1-E4.
- Graham, Mark S. and Pierre R. Dow. 1990. Dental Care for a Captive Killer Whale, *Orcinus orca*. *Zoo Biology* Vol. 9 (4): pp. 325-330.
- Grant, S. C. H. and P. S. Ross. 2002. Southern Resident Killer Whales at Risk: Toxic Chemicals in the British Columbia and Washington Environment. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 2412: 1-111. Grolier Publishing. 1967. "Body, Human." *The New Book of Knowledge*. New York: Grolier: 285.
- Guinet, Christophe. 1990. Interntional Stranding in Killer Whales. *Whalewatcher*. San Pedro: The American Cetacean Society, Volume 24 (3): 9-11.
- Haenel, N. J. 1986. General Notes on the Behavioral Ontogeny of Puget Sound Killer Whales and the Occurrence of Allomaternal Behavior. In: B. C. Kirkevold and J. S. Lockard, editors. *Behavioral Biology of Killer Whales*. Alan R. Liss, New York, New York: 285-300.
- Hall, J. D., and C. S. Johnson. 1972. Auditory thresholds of a killer whale *Orcinus orca Linnaeus*. *Journal of the Acoustic Society of America* 51:515.
- Hammers, A. M. 2003. Killer Whales Killing Other Whales. *National Geographic Today*.
- Hedrick, M. S., and D. A. Duffield. 1991. Haematological and rheological characteristics of blood in seven marine mammal species: physiological implications for diving behaviour. *Journal of Zoology (London)* 225:273-283.
- Herman, Louis M., ed. 1980. *Cetacean Behavior: Mechanics and Functions*. New York: John Wiley and Sons.
- Heyning, John E. 1988. Presence of Solid Food in a Young Killer Calf Whale (*Orcinus orca*). *Marine Mammal Science* 4: 68-71.
- Heyning, John E. and Marilyn E. Dahlheim. 1999. Killer Whale-*Orcinus orca*. *Handbook of Marine Mammals*, Vol. 6, 11: 281-322.
- Heyning, John E. and Marilyn E. Dahlheim. 1988. *Orcinus orca*. *Mammalian Species* No. 304. American Society of Mammalogists: 1-9.
- Hickie, B. E., P. S. Ross, R. W. Macdonald and J. K. B. Ford. 2007. Killer Whales (*Orcinus orca*) Face Protracted Health Risks Associated with Lifetime Exposures to PCBs. *Environmental Science & Technology* 41: 6613-6619.
- Hoelzel, A. R., M. E. Dahlheim and S. J. Stern. 1998. Low genetic variation among killer whales (*Orcinus orca*) in the Eastern North Pacific, and genetic differentiation between foraging specialists. *J. Heredity* 89:121-128.
- Hoyt, E. 2001. *Whale Watching 2001: Worldwide Tourism Numbers, Expenditures, and Expanding Socioeconomic Benefits*. International Fund for Animal Welfare, Yarmouth, Massachusetts.
- Hoyt, E. 1990. *Orca: the Whale Called Killer*. 3rd edition. Camden House Publishing, North York, Ontario.
- Jacobsen, Jeff. 1990. *The Social Ways of Sleeping Orca*. *Whalewatcher*. San Pedro: The American Cetacean Society, Volume 24 (3): 6-8.
- Jefferson, T. A., Marc A. Webber and R. L. Pitman. 2008. *Marine Mammals of the World: A Comprehensive Guide to Their Identification*. Amsterdam, Academic Press: 158-163.
- Jefferson, T. A., P. J. Stacey and R. W. Baird. 1991. A Review of Killer Whale Interactions with Other Marine Mammals: Predation to Co-existence. *Mammal Reviews*, 21 (4): 151-180.
- Jefferson, T. A., Stephen Leatherwood and Marc A. Webber. 1993. *FAO Species Identification Guide*. *Marine Mammals of the World*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United States.
- Kasamatsu, F. and G. G. Joyce. 1995. Current status of odontocetes in the Antarctic. *Antarctic Sci* 7: 365-379.
- Kastelein, R.A., S. Walton, D. Odell, S. H. Nieuwstraten, and P. R. Wiepkema. 2000. Food consumption of a captive female killer whale (*Orcinus orca*). *Aquatic Mammals* 26:127-131.
- Killer Whales in the Eastern North Pacific (*Orcinus orca*). 2002. *Marine Mammal Commission-Annual Report for 2002*: 51-57.
- King, D. P., et al. 1996. Molecular cloning and sequencing of interleukin 6 cDNA fragments from the harbor seal (*Phoca vitulina*), killer whale (*Orcinus orca*), and Southern sea otter (*Enhydra lutris nereis*). *Immunogenetics* 43:190-195.
- Krahn, M. M., M. J. Ford, W. F. Perrin, P. R. Wade and R. P. Angliss. 2004. Status Review of Southern Resident Killer Whales (*Orcinus orca*) Under the Endangered Species Act. NOAA Technical Memo NMFS-NWFSC-62. Northwest Fisheries Science Center, Seattle, WA.
- Krahn, M. M., M. B. Hanson, G. S. Schorr, C. K. Emmons, D. G. Burrows, J. L. Bolton, R. W. Baird and G. M. Ylitalo. 2009. Effects of Age, Sex and Reproductive Status on Persistent Organic Pollutant Concentrations in "Southern Resident" Killer Whales. *Marine Pollution Bulletin*. 58: 1522-1529.
- Kuczaj, S. (ed.) 2010a. Research with Captive Marine Mammals is Important Part I. *International Journal of Comparative Psychology* 23 (3): 225-534.
- Kuczaj, S. (ed.) 2010b. Research with Captive Marine Mammals is Important Part II. *International Journal of Comparative Psychology* 23 (4): 536-825.
- LaMere, S. A., J. A. St. Leger, M. D. Schrenzel, S. J. Anthony, B. A. Rideout and D. R. Salomon. 2009. Molecular Characterization of a Novel Gammaretrovirus in Killer Whales (*Orcinus orca*). *Journal of Virology*, 83: 12956-12967.
- Levenson, D. H. and A. Dizon. 2003. Genetic Evidence for the Ancestral Loss of Short-Wavelength-Sensitive Cone Pigments in Mysticete and Odontocete Cetaceans. *Proceedings: Biological Sciences*: 673-679.
- López, J. C. and D. López. 1985. Killer Whales (*Orcinus orca*) of Patagonia and their behavior of intentional stranding while hunting near shore. *Journal of Mammalogy*. 66 (1): 181-3.
- Lyamin, O., P. R. Manger, S. H. Ridgway, L. M. Mukhvetov and J. M. Siegel. 2008. Cetacean Sleep: An Unusual Form of Cetacean Sleep. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 32: 1451-1484.
- Lyamin, O., L. M. Mukhametov and J. M. Siegel. 2004. Relationship Between Sleep and Eye State in Cetaceans and Pinnipeds. *Archives Italiennes de Biologie*, 142: 557-568.
- Lyamin, O., J. Pryaslova, V. Lance and J. M. Siegel. 2005. Continuous Activity in Cetaceans After Birth. *Nature*, 435: 1177.
- Mass, A. M. and A. Ya. Supin. 2007. Adaptive features of aquatic mammals' eye. *The Anatomical Record*. 290: 701-715.

- Matkin, C. O., E. L. Saulitis, G. M. Ellis, P. Olesuik and S. D. Rice. 2008. Ongoing population-level impacts on killer whales *Orcinus orca* following the 'Exxon Valdez' oil spill in Prince William Sound, Alaska. *Marine Ecology Progress Series*. 356: 269-281.
- Matkin, C. O. and E. L. Saulitis. 1997. Restoration Notebook: Killer Whale (*Orcinus orca*). Exxon Valdez Oil Spill Trustee Council, Anchorage, Alaska.
- Matkin, C. O. and E. L. Saulitis. 1994. Killer Whale (*Orcinus orca*) Biology and Management in Alaska. Contract Number T75135023. Marine Mammal Commission, Washington D.C. 46 pp. Miller, L. J. 2009. The Effects of Dolphin Education Programs on Visitors' Conservation-Related Knowledge, Attitude and Behavior. PhD Dissertation. University of Southern Mississippi, Hattiesburg, MS. 62 pp.
- Mitchell, Edward and Alan N. Baker. 1980. Age of Reputedly Old Killer Whale, *Orcinus orca*, 'Old Tom' From Eden, Twofold Bay, Australia. Rep. International Whaling Commission, Special Issue 3.
- Miller, P. J. O., A. D. Shapiro, V. B. Deecke. 2010. The diving behaviour of mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*): variations with ecological not physiological factors. *Canadian Journal of Zoology*, vol 88, no. 11: 1103-1112.
- Moore, S. E., J. K. Francine, A. E. Bowles and J. K. F. Ford. 1988. Ontogeny of Calls of Killer Whales *Orcinus orca*, from Iceland and Norway. In: J. Sigurjonsson and S. Leatherwood (eds.), North Atlantic Killer Whales, Rit Fiskideildar 11. Reykjavik: 225-250.
- Morin, P. A., F. I. Archer and A. D. Foote. 2010. Complete Mitochondrial Genome Phylogeographic Analysis of Killer Whales (*Orcinus orca*) Indicates Multiple Species. *Genome Research*. <http://www.genome.org/cgi/doi/10.1101/gr.102954.109>.
- Morisaka, Tadamechi, Shiro Kohshima, Motoi Yoshioka, Miwa Suzuki and Fumio Nakahara. 2010. Recent Studies on Captive Cetaceans in Japan: Working in Tandem with Studies on Cetaceans in the Wild. *International Journal of Comparative Psychology*, 23: 644-663.
- Nishiwaki, Masaharu. 1972. General Biology. In: S. H. Ridgway, ed., *Mammals of the Sea: Biology and Medicine*: 3-204.
- Nishiwaki, Masaharu and Chikao Handa. 1958. Killer Whales Caught in the Coastal Waters off Japan for Recent 10 Years. *The Scientific Reports of the Whale Research Institute*, 13: 85-96.
- Nowak, R. M. and J. L. Paradiso. 1999. *Killer Whale*. Walker's *Mammals of the World*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press: 942-944.
- Odell, Daniel K. and Loran Wlodarski. 2009. Marine Parks and Zoos. In: Perrin W. F., B. Würsig and J. G. M. Thewissen. *Encyclopedia of Marine Mammals*, 2nd edn, San Diego, CA: Academic Press: 692-696.
- Olesuik, P. F., M. A. Bigg and G. M. Ellis. 1990. Life History and Population Dynamics of Resident Killer Whales (*Orcinus orca*) in the Coastal Waters of British Columbia and Washington State. Report of the International Whaling Commission, Special Issue 12: 209-243.
- Olesuik, P. F., G. M. Ellis and J. K. B. Ford. 2005. Life history and population dynamics of Northern Resident Killer Whales (*Orcinus orca*) in British Columbia. *Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document* 1005/045.
- Olesuik, P. F. 2012. Population biology of the resident ecotype of killer whale in British Columbia. Materials of the killer whale workshop, Suzdal, Russia.
- O'Shea, Thomas J. 1999. Environmental Contaminants and Marine Mammals. In: Reynolds J. E. and S. A. Rommel, *Biology of Marine Mammals*. Smithsonian Institution Press. Washington: 485-564.
- Pabst, Ann D., S. A. Rommel and William A. McLellan. 1999. The Functional Morphology of Marine Mammals. In: Reynolds J. E. and S. A. Rommel, *Biology of Marine Mammals*. Smithsonian Institution Press. Washington: 15-72.
- Peichl, L., G. Behrmann and R. H. H. Kröger. 2001. For Whales and Seals the Ocean is not Blue: a Visual Pigment Loss in Marine Mammals. *European Journal of Neuroscience* 13: 1520-1528.
- Perrin, W. F. and S. B. Reilly. 1984. Reproductive Parameters of Dolphins and Small Whales of the Family Delphinidae. Report of the International Whaling Commission, Special Issue 6: 97-134.
- Pitman, R. L. (ed.). 2011. Killer Whale: The Top, Top Predator. *Whalewatcher* (Journal of the American Cetacean Society) 40(1):1-67.
- Pitman, R. L., J. W. Durban, M. Greenfelder, C. Guinet, M. Jorgensen, P. A. Olson, J. Plana, P. Tixier and J. R. Towers. 2011. Observations of a Distinct Morphotype of Killer Whale (*Orcinus orca*), Type D, From Subantarctic Waters. *Polar Biology*. 34: 303-306.
- Pitman, R. L. and J. W. Durban. 2011. Cooperative Hunting Behavior, Prey Selectivity and Prey Handling by Pack Ice Killer Whales (*Orcinus orca*), Type B, in Antarctic Peninsula Waters. *Marine Mammal Science*. Advance copy.
- Pitman, R. L. and J. W. Durban. 2010. Killer Whale Predation on Penguins in Antarctica. *Polar Biology*. 33: 1589-1594.
- Pitman, R. L., D. L. Perryman and E. Eilers. 2007. A Dwarf Form of Killer Whale in Antarctica. *Journal of Mammalogy*. 88 (1): 43-48.
- Pitman, R. L. and P. Ensor. 2003. Three Forms of Killer Whales (*Orcinus orca*) in Antarctic Waters. *Journal of Cetacean Research and Management*. 5 (2): 131-139.
- Poudyal, N. C., D. G. Hodges and C. D. Merrett. 2009. A hedonic analysis of demand for and benefit of urban recreation parks. *Land Use Policy*, Vol. 26 (4), 975-983, ISSN 0264-8377.
- Pyle, P., M. J. Schramm, C. Keiper and S. D. Anderson. 1999. Predation on a White Shark by a Killer Whale and a Possible Case of Competitive Displacement. *Marine Mammal Science*. 5 (2) April: 563-568.
- Reidarson, T. H., D. Duffield, and J. McBain. 2000. Normal hematology of marine mammals. Pp. 1164-1173 in Schalm's veterinary hematology (B. V. Feldman, J. G. Zinkl, and N. C. Jain, eds.). Lippincott Williams & Wilkins, Baltimore, Maryland.
- Renner, M. and K. Bell. 2008. A white killer whale in the central Aleutians Arctic 61: 102-104.
- Reynolds J. E. and S. A. Rommel, *Biology of Marine Mammals*. Smithsonian Institution Press. Washington. 1999.
- Richardson, W. J., C. R. Greene, C. I. Malme and D. H. Thomson. 1995. *Marine mammals and noise*. Academic Press, Inc., San Diego, California.
- Ridgway, S. H. 1999. The Cetacean Central Nervous System. In: Adelman, G. and Smith, B.H., (eds.), *Elsevier's Encyclopedia of Neuroscience*, 2nd ed. Cambridge, Massachusetts: Elsevier Science Publishing Co.: 352-358.
- Ridgway, S. H. 2002. Asymmetry and Symmetry in Brain Waves from Dolphin Left and Right Hemispheres: Some Observations after Anesthesia, During Quiescent Hanging Behavior, and During Visual Obstruction. *Brain, Behavior and Evolution* 60: 265-274.
- Ridgway, S. H. and D. A. Carder. 1990. Tactile Sensitivity, Somatosensory Responses, Skin Vibrations, and the Skin Surface Ridges of the Bottlenose Dolphin, *Tursiops truncatus*. In: Thomas, J.A. and R. A. Kastelein (eds.), *Sensory Abilities of Cetaceans: Laboratory and Field Evidence*. NATO ASI Series, Vol. 196. New York: Plenum Publishing: 163-179.
- Riesch, R. and V. B. Deecke. 2011. Whistle communication in mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*): further evidence for acoustic divergence between ecotypes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:1377-1387.
- Robeck, T. R., and N. H. Nollens. 2013. Hematologic and serum biochemical parameters reflect physiological changes during gestation and lactation in killer whales (*Orcinus orca*). *Zoo Biology* 32:497-509.
- Robeck, T. R. and S. L. Monfort. 2006. Characterization of male killer whale (*Orcinus orca*) sexual maturation and reproductive seasonality. *Theriogenology*, 66, 2: 242-250.
- Robeck, T. R., S. A. Gearhart, K. J. Steinman, E. Katsumata, J. D. Loureiro and J. K. O'Brien. 2011. In vitro sperm characterization and development of a sperm cryopreservation method using directional solidification in the killer whale (*Orcinus orca*). *Theriogenology* 76: 267-279.
- Robeck, T. R., A. L. Schneyer, J. F. McBain, L. M. Dalton, M. T. Walsh, N. Czekala and D. C. Kraemer, 1993. Analysis of urinary immunoreactive steroid metabolites and gonadotropins for characterization of the estrous cycle, breeding period, and seasonal estrous activity of captive killer whales (*Orcinus orca*). *Zoo Biology*, 12, 2: 173-188.
- Robeck, T. R., K. J. Steinman, S. Gearhart, T. R. Reidarson, J. F. McBain and S. L. Monfort. 2004. Reproductive physiology and development of artificial insemination technology in killer whales (*Orcinus orca*). *Biology of Reproduction* 71: 650-660.
- Robeck, T. R., K. Willis, M. R. Scarpuzzi and J. K. O'Brien. 2015. Comparisons of life-history parameters between free-ranging and captive killer whale (*Orcinus orca*) populations for application toward species management. *Journal of Mammalogy Advance Access published July 10, 2015*.
- Rommel, Sentiel. 1990. Osteology of the Bottlenose Dolphin. In Leatherwood, Stephen and Randall R. Reeves, *The Bottlenose Dolphin*. San Diego: Academic Press, Inc.: 29-50.
- Ross, P. S., G. M. Ellis, M. G. Ikonomou, L. G. Barrett-Lennard and R. F. Addison. 2000. High PCB Concentrations in Free-ranging Pacific Killer Whales (*Orcinus orca*): Effects of Age, Sex and Dietary Preference. *Marine Pollution Bulletin* 40: 504-515.
- Saulitis, E., C. Matkin, L. Barrett-Lennard, K. Heise and G. Ellis. 2000. Foraging Strategies of Sympatric Killer Whale (*Orcinus orca*) Populations in Prince William Sound, Alaska. *Marine Mammal Science* 16: 94-109.
- Shevchenko, V. I. 1975. Nature of Correlations Between Killer Whales and Other Cetaceans (in Russian). *Morskiye Mlekopitayuschchiye*: 173-175.

- Scheffer, V. B. and J. W. Slipp. 1948. The Whales and Dolphins of Washington State With a Key to the Cetaceans of the West Coast of North America. *American Midland Naturalist* 39: 257-337.
- Similä, T. 1997. Behavioral Ecology of Killer Whales in Northern Norway. Dr. Scient Thesis, Norwegian College of Fisheries Science, University of Tromsø, Tromsø, Norway.
- St. Leger, Judy, Guang Wu, M. Anderson, L. Dalton, E. Nilson and D. Wang. 2007. West Nile Virus Infection in Killer Whale, Texas, USA, 2007. Emerging Infectious Diseases (accessed September, 2011). <http://www.cdc.gov/EID/content/17/8/101979.htm>
- Stevens, T. A., D. A. Duffield, E. D. Asper, K. G. Hewlett, A. Bolz, L. J. Gage and G. D. Bossart. 1989. Preliminary findings of restriction fragment differences in mitochondrial DNA among killer whales (*Orcinus orca*). *Canadian Journal Zoology* 67:2592-2595.
- Sweeney, D. L. 2009. Learning in Human-Dolphin Interactions at Zoological Facilities. PhD Dissertation. University of California, San Diego. 304 pp.
- Szymanski, M. D., D. E. Bain, K. Kiehl, S. Pennington, S. Wong and K. R. Henry. 1999. Killer Whale (*Orcinus orca*) Hearing: Auditory Brainstem Response and Behavioral Audiograms. *Journal of the Acoustical Society of America*. 106: pp. 1134-1141.
- Tarpy, Cliff. 1979. Killer Whale Attack! *National Geographic*, April: pp. 542-545.
- Taylor, B. L., et al. 2013. *Orcinus orca* IUCN 2014. IUCN Red List of threatened species. Ver. 2014.1. www.iucnredlist.org. Accessed 17 June 2014.
- Taylor R. F. and R. K. Farrell. 1973. Light and electron microscopy of peripheral blood neutrophils in a killer whale affected with Chediak-Higashi syndrome. *Fed Proc* 32: 822abs.
- Thewissen, J. G. M., L. N. Cooper, M. T. Clementz, S. Bajpai and B. N. Tiwari. 2007. *Nature* 450: 1190-1194.
- Tomilin, A. G. 1957. Mammals of the U.S.S.R. and Adjacent Countries. Vol. IX. Cetacea. Moscow, Soviet Union (English translation, 1967, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem).
- Thomsen Franf, Dierk Franck and J. K. B. Ford. 2002. Whistle Sequences in Wild Killer Whales (*Orcinus orca*). *Naturwissenschaften*. September 89 (9): 404-407.
- Titze, I. R. 1994. Principles of Voice Production, Prentice Hall: 354 pp.
- Tyack, P. L. 1999. Communication and Cognition. In: Reynolds J. E. and S. A. Rommel, *Biology of Marine Mammals*. Smithsonian Institution Press. Washington: 287-323.
- Walker, L. A., L. Cornell, K. D. Dahl, N. M. Czekala, C. M. Dargen, B. Joseph and A. J. Hsueh. 1988. Urinary concentrations of ovarian steroid hormone metabolites and bioactive follicle-stimulating hormone in killer whales (*Orcinus orca*) during ovarian cycles and pregnancy. *Biology of Reproduction*, 39 (5): 1013-1020.
- Visser, Ingrid N. 2005. First Observations of Feeding on Thresher (*Alopias vulpinus*) and Hammerhead (*Sphyrna zygaena*) Sharks by Killer Whales (*Orcinus orca*), Which Specialise on Elasmobranchs as Prey. *Aquatic Mammals* 31: 83-88.
- Visser, Ingrid N. 1999. Benthic Foraging on Stingrays by Killer Whales (*Orcinus orca*) in New Zealand Waters. *Marine Mammal Science*. 15 (1): 220-227.
- Visser, Ingrid N. 1998. Proliferous Body Scars and Collapsing Dorsal Fins on Killer Whales (*Orcinus orca*) in New Zealand Waters. *Aquatic Mammals*. 24:2: 71-81.
- Visser, Ingrid N., J. Berghan, R. van Meurs and D. Fertl. 2000. Killer Whale (*Orcinus orca*) Predation on a Shortfin Mako Shark (*Isurus oxyrinchus*) in New Zealand Waters. *Aquatic Mammals* 26: 229-234.
- Visser, Ingrid N., T. G. Smith, I. D. Bullock, G. D. Green, O. G. L. Carlsson and S. Imberti. 2008. Antarctic Peninsula Killer Whales (*Orcinus orca*) Hunt Seals and a Penguin on Floating Ice. *Marine Mammal Science*. 24 (1): 225-234.
- Walker, L. A., et al. 1988. Urinary concentrations of ovarian steroid hormone metabolites and bioactive FSH in killer whales (*Orcinus orca*) during ovarian cycles and pregnancy. *Biology of Reproduction* 39:1013-1020.
- Wartzok, Douglas and Darlene R. Ketten. 1999. *Marine Mammal Sensory Systems*. In: Reynolds, J. E. and S. A. Rommel, *Biology of Marine Mammals*. Smithsonian Institution Press. Washington: 117-175.
- Weon, B. M. and J. H. Je. 2009. Theoretical estimation of maximum human lifespan. *Biogerontology*. 10: 65-71.
- White, D., N. Cameron, P. Spong and J. Bradford. 1971. Visual Acuity of the Killer Whale (*Orcinus orca*). *Experimental Neurology* 32: 230-236.
- Wiles, G. J. 2004. Washington State Status Report for the Killer Whale. Washington Department Fish and Wildlife, Olympia: 106 pp.
- Williams, T. M. 2009. Swimming. In: Perrin, W. F., B. Wursig and J. G. M. Thewissen. *Encyclopedia of Marine Mammals*, San Diego, CA: Academic Press: 1140-1147.
- Williams, R., et al. 2011. Competing conservation objectives for predators and prey: estimating killer whale prey requirements for chinook salmon. *PLoS One* 6:e26738.
- Whitehead, H. 1985. Why whales leap. *Scientific American*, 252(3), 84-93.
- Worthy, G. A., T. A. Worthy, P. K. Yochem, and C. Dold. 2013. Basal metabolism of an adult male killer whale (*Orcinus orca*). *Marine Mammal Science*. 30:1229-1237.
- Ylitalo, Gina M., Craig O. Matkin, Jon Buzitis, Margaret M. Krahn, Linda L. Jones, Teri Rowles and John E. Stein. 2001. Influence of Life-history Parameters on Organochlorine Concentrations in Free-ranging Killer Whales (*Orcinus orca*) from Prince William Sound, AK. *The Science of the Total Environment*: 183-203.
- Yonezawa, M., H. Nakamine, T. Tanaka and T. Miyaji. 1989. Hodgkin's Disease in a Killer Whale (*Orcinus orca*). *Journal of Comparative Pathology*. Volume 100, Issue 2: 203-207.

WEBSITES

- Alliance of Marine Mammal Parks and Aquariums (AMMPA). 2007. Ocean Literacy and Marine Mammals: An Easy Reference Guide. Online publication: www.ammpa.org/docs/OceanLiteracyGuide.pdf (accessed January 2011)
- Alliance of Marine Mammal Parks and Aquariums (AMMPA). 2005. Online publication: www.ammpa.org/_docs/HarrisPollResults.pdf (accessed January 2011)
- Alliance of Marine Mammal Parks and Aquariums (AMMPA). The Alliance of Marine Mammal Parks and Aquariums' Guide to Responsible Wildlife Watching with a Focus on Marine Mammals. Online publication: www.ammpa.org/doc_watchablewildlife.html (accessed January 2011)
- CITES <http://www.cites.org/eng/app/appendices.php> (accessed April 2015)
- IUCN Red List of Threatened Species: <http://www.iucnredlist.org/details/15421/0>
- NOAA Killer Whale (*Orcinus orca*) Fact Sheet: <http://www.nmfs.noaa.gov/pr/species/mammals/cetaceans/kill-erwhale.htm> (accessed April 2015)
- NOAA Responsible Marine Wildlife Viewing <http://www.nmfs.noaa.gov/pr/education/viewing.htm> (accessed April 2015)
- Society for Marine Mammalogy: Committee on Taxonomy. 2012. List of marine mammal species and subspecies. Society for Marine Mammalogy, www.marinemammalscience.org, consulted on May 12, 2014. http://www.marinemammalscience.org/index.php?option=com_content&view=article&id=645&Itemid=340
- Southwest Fisheries Science Center, Killer Whale: <https://swfsc.noaa.gov/mmt-d-killerwhale/>
- Wall Street Journal <http://www.wsj.com/articles/ad-targets-seaworld-over-killer-whales-1405703464> (accessed April 2015)

