

Orca – *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758)

Alberto Suárez-Esteban
Estación Biológica de Doñana (CSIC)
Avda. Américo Vespucio s/n, 41092 Sevilla

Ismael Miján
Sociedade Galega de Historia Natural, Apdo. 356 Ferrol, A Coruña

Fecha de publicación: 20-06-2011



(C) N. A. Rodríguez

Descripción

La orca (*Orcinus orca*) es quizá uno de los odontocetos más fácilmente reconocibles. Es el delfínido de mayor tamaño, llegando a alcanzar los 9,0 m los machos y los 7,7 m las hembras. Su masa corporal oscila entre los 3.500 Kg. y los 6.000 Kg. Además del tamaño corporal, los machos se diferencian de las hembras por poseer aletas de mayor envergadura, tanto las pectorales como la caudal y la dorsal, la cual, erguida, puede llegar a alcanzar los 1,8 m de longitud y es, sin duda, el rasgo más determinante para diferenciar ambos sexos. Los neonatos suelen medir entre 2 y 2,5 m y pesar alrededor de 200 Kg. (Ford, 2002).

Otra de las características más distintivas de la orca es su coloración parcheada. En general, la parte dorsal es negro azabache. Sobre los ojos presentan un parche ovalado de color blanco. Detrás de la aguda aleta dorsal, aparece un dibujo en forma de silla de montar de color gris blanquecino. El mentón y la garganta son de color blanco. A partir de ellos surge una amplia franja blanca que se extiende por el vientre y se ramifica en forma de tridente en la parte posterior del cuerpo (Aguilar y Grau, 1998). Las aletas pectorales son completamente negras y la caudal es también negra en el dorso y blanca en el reverso. En la parte inferior de los flancos emerge un entrante blanco resultado de la expansión del tridente ventral (Heyning y Dahlheim, 1988). En las crías, las áreas normalmente blancas se muestran en un tono anaranjado (Ford, 2002).

El cráneo de la orca se distingue del resto de las especies de la familia Delphinidae por su gran tamaño, aunque debido a sus variedades regionales, ejemplares de pequeño tamaño podrían ser confundidos con adultos de *Pseudorca crassidens*. Es por ello que la descripción que sigue a continuación tendrá como referente comparativo más próximo a la *P. crassidens*.

La fórmula dentaria de la orca es de 10-12 y 10-12 en ambos maxilares y mandíbulas respectivamente. Los dientes son grandes y se encuentran comprimidos en la raíz anteroposteriormente (Dahlheim y Heyning, 1998).

La expansión lateral de los premaxilares en *P. crassidens* supone más del 50 % del ancho total del rostro (entiéndase rostro como la expansión anterior de los maxilares, premaxilares y vómer a la muesca anteorbital -*antorbital notch sensu* Mead y Fordyce, 2009-) mientras que en la orca es inferior al 50 % (Dahlheim y Heyning, 1998).

El proceso ascendente de maxilar y hueso frontal a la altura del proceso postorbital es progresivo en *Orcinus orca* y mucho más abrupto en *P. crassidens* formando un ángulo ligeramente superior a los 90°.

En el conjunto de huesos que forman el vértex el interparietal tiene un notable desarrollo anterior entre los frontales en *P. crassidens* mucho menos evidente, casi inexistente en *O. orca*.

El desarrollo de los nasales en *Orcinus orca* muestra una notable expansión lateral derivada del ancho espacio de los pasajes nasales. *P. crassidens* difiere de la orca en el desarrollo ventrodorsal de los nasales que es notablemente superior que su expansión lateral.



Figura 1. Vista dorsal de los cráneos de *Orcinus orca* (izquierda) (MA0163) y *Pseudorca crassidens* (derecha) (MA0166). (no están a escala). Museo da Natureza de la Sociedade Galega de Historia Natural. (C) I. Miján.

Ambas especies presentan una fosa temporal de grandes dimensiones con una cresta temporal muy desarrollada posteriormente. La superficie interior de la fosa temporal formada por el parietal, frontal, escamosal presenta una notable concavidad lateral hacia la región posterior en *P. crassidens* lo que reduce considerablemente la profundidad de la fosa temporal y, por tanto, la musculatura temporal en contra de lo que ocurre en orca que es mucho más profundo lo que posibilita un gran desarrollo del músculo temporal lo que hace posible ejercer una mayor presión en la mordedura. Parece existir una relación directa entre el tamaño de la fosa temporal, las dimensiones de los dientes y el tipo de presas del que se alimentan los cetáceos. A medida que se reducen las dimensiones de la fosa temporal, también existe una reducción, no sólo en el tamaño de los dientes, sino también en la fórmula dentaria, en algunos casos inexistentes o disfuncionales en lo que a captura de presas se refiere, como es el caso de los zifios y cachalotes. La captura de presas de gran tamaño, con esqueleto óseo, se reduce a aquéllas especies con una gran potencia en la musculatura temporal, caso de la orca o de especies fósiles como el *Leviathan melvillei*, un cachalote del mioceno que se alimentaba de cetáceos y que contrasta con el *Physeter macrocephalus* y los zifios cuya reducida dentición y fosa premaxilar sugiere una alimentación por succión (Heyning, 1989; Lambert et al., 2010).

Los márgenes interiores de los pterigoides muestran una ancha separación en la orca mientras que en *Pseudorca* es notablemente más estrecha.



Figura 2. Vista lateral del cráneo de *Pseudorca crassidens* (arriba) (MA0166) y *Orcinus orca* (abajo) (MA0163) (no están a escala). Museo da Natureza de la Sociedade Galega de Historia Natural. (C) I. Miján.

Tamaño

En el Atlántico norte, la longitud total media de los machos mide 6,6 m y la de hembras 5,3 m (Sigurjónsson, 1994).

Variación geográfica

El hecho de que la orca sea un animal cosmopolita, facilita que se hayan encontrado variaciones geográficas, sobre todo en lo concerniente al tamaño y la pigmentación. De este modo, se han descrito dos especies antárticas que difieren en varios aspectos morfológicos y ecológicos de *Orcinus orca*, a saber, *O. nanus* Mikhalev y Ivashin, 1981 y *O. glacialis* Berzin y Vladimirov, 1983. No obstante, esta clasificación se basa en tamaños muestrales muy reducidos y es puesta en duda por la mayoría de la comunidad científica (Dahlheim y Heyning, 1998). Por tanto, se requiere una exhaustiva revisión mundial para documentar las variaciones geográficas con fidelidad.

En el Pacífico Norte se ha descrito la existencia de tres ecotipos de orcas: residentes, nómadas o transeúntes y oceánicas. Estos ecotipos difieren genéticamente, en los hábitos alimenticios, en la organización social, en el comportamiento y la vocalización, ligeramente en morfología y,

por último, en la distribución geográfica (Bigg et al., 1990; Ford et al., 1998; Jones, 2006; Matkin et al., 2007).

Estudios recientes del genoma mitocondrial completo indican que los ecotipos conocidos representan linajes diferenciados hace 150.000 – 700.000 años. El ecotipo de orcas transeúntes del Pacífico Norte habría divergido de las demás orcas hace 700.000 años. La diferenciación entre dos ecotipos antárticos habría tenido lugar hace 150.000 años (Morin et al., 2010). Estos autores proponen considerar los tres ecotipos como especies.

Hábitat

La orca parece seleccionar positivamente hábitats costeros de gran productividad (Heyning y Dahlheim, 1988), y negativamente aquellas zonas sujetas a una alta presión pesquera, donde el alimento escasea y las perturbaciones humanas son frecuentes (Burdin et al., 2007). Evita mares con escasa productividad como el Mediterráneo (Notarbartolo di Sciarra, 1987).

Abundancia

Su amplio rango de distribución y sus complejos patrones de movimiento dificultan enormemente el estudio de los tamaños poblacionales de este cetáceo. Por tanto, sólo existen estimaciones más o menos fiables para algunas áreas geográficas, basadas generalmente en técnicas de foto-identificación. Por ejemplo, Dahlheim et al. (1997) identificaron 850 individuos diferentes desde el este del mar de Bering hasta el sudeste de Alaska. También en el Golfo de Alaska, Zerbini et al. (2007) estimaron una población de 991 orcas residentes y 200 transeúntes. Bigg et al. (1990) identificaron 260 orcas residentes, pertenecientes a 19 grupos, y 75 nómadas, pertenecientes a 30 grupos, al este y al oeste de la isla Vancouver. En el Atlántico norte, se ha documentado la presencia de 483-1.507 orcas en la costa de Noruega (Christensen, 1988) y de 143 en la costa de Islandia (Sigurjónsson et al., 1988).

Se desconoce su abundancia en aguas ibéricas, aunque su densidad es aparentemente muy baja. Esteban (2008) sugiere la presencia de 42 ejemplares repartidos en 5 grupos en las proximidades del Estrecho de Gibraltar.

Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN (2008): Datos Insuficientes DD (Taylor et al., 2010).

En 1994 se catalogaba a esta especie como “deficientemente conocida”. Dos años después, ocupaba la categoría de “bajo riesgo, dependiente de conservación”, para volver en la actualidad a la condición de “datos insuficientes” (Taylor et al., 2010).

Factores de amenaza

Históricamente, la orca ha sido objeto de persecución directa en determinadas regiones como Japón, donde se utilizaba para el consumo humano, o Noruega, donde se cazaban para disminuir la presión de este depredador sobre otras pesquerías (Ford, 2002). Este conflicto entre pescadores y orcas ha existido durante siglos en gran parte del mundo y aún se mantiene, lo que conlleva la muerte de algunos ejemplares anualmente (Burdin et al., 2007). Actualmente su persecución directa se da por desaparecida (Ford, 2002), aunque se han encontrado productos derivados de la orca en algunos mercados asiáticos (Baker et al., 2006).

Otro de los fines por los que las orcas han sido capturadas es para su exhibición en zoos y delfinarios. Esta actividad estuvo en auge entre las décadas de los 60 y de los 80. En la mayor parte de los casos, bien la captura o bien el traslado provocaban o precipitaban la muerte del animal (Burdin et al., 2007). La mejora de las condiciones en las que se encuentran los animales cautivos y los avances en la cría en cautividad de esta especie han hecho disminuir este tipo de capturas, aunque no han desaparecido totalmente (Ford, 2002).

Su condición de gran depredador, además de su gran longevidad, convierte a la orca en un animal altamente susceptible a la bioacumulación de contaminantes. Éste es otro de los

grandes problemas de conservación a los que se enfrenta la especie. Por ejemplo, se ha constatado el impacto negativo de altas concentraciones de PCBs y compuestos similares en las orcas de la Columbia Británica sobre el desarrollo neurológico y reproductor, y sobre el sistema inmunitario (Ross, 2006). Los grupos familiares más afectados parecen ser los nómadas y aquéllos que se alimentan de presas migratorias, ya que en ambos casos la probabilidad de contacto con el contaminante es más elevada (Ross et al., 2000; Ross, 2006). Los machos adultos, capaces de cazar otros depredadores (cetáceos, pinnípedos, etc.) son los que muestran niveles más altos de contaminación (Ross et al., 2000; Rayne et al., 2004).

La inmunodepresión derivada de las altas concentraciones de contaminantes puede aumentar la sensibilidad de las orcas a la presencia de endoparásitos (cestodos, trematodos, nematodos, etc.) y patógenos (poxvirus, morbilivirus, herpesvirus, etc.), lo cual puede suponer un problema de conservación añadido (Gaydos et al., 2004).

El vertido intencionado o accidental de derivados del petróleo puede afectar a la viabilidad de algunas poblaciones, ya que incrementa directa o indirectamente sus tasas de mortalidad y reduce su capacidad de recuperación (Ford, 2002; Matkin et al., 2008).

El tráfico marítimo es otro de los factores de amenaza para estos cetáceos. El ruido y las molestias causadas por diversas embarcaciones alteran los patrones de comportamiento naturales de la especie, de manera que reducen el tiempo que dedican a alimentarse y desparasitarse, además de incrementar los niveles de estrés y dificultar la comunicación entre individuos (Ford, 2002; Williams et al., 2006). Esto conduce a una depauperación del estado físico de las orcas que puede a su vez aumentar las probabilidades de fracaso en la reproducción (Williams et al., 2006).

Asimismo, la reducción de la abundancia de presas causada tanto por la contaminación como por la degradación de los hábitats marinos y la sobreexplotación de los stocks pesqueros afecta negativamente a estos depredadores, sobre todo a los grupos de carácter sedentario (Ford, 2002).

Distribución geográfica

Especie cosmopolita, presente en todos los océanos y mares del mundo (Leatherwood y Dahlheim, 1978; Heyning y Dahlheim, 1988; Dahlheim y Heyning, 1998; Taylor et al., 2010). Pese a que se ha constatado su presencia en zonas tropicales y oceánicas, son más abundantes en hábitats costeros y en altas latitudes. Parecen mostrar preferencia por aguas frías y productivas, por lo que alcanzan mayores densidades en las zonas polares de ambos hemisferios (Heyning y Dahlheim, 1988; Taylor et al., 2010). La única limitación a su distribución parece ser la formación de hielo durante los inviernos polares. En algunas zonas su presencia puede ser estacional, generalmente asociada a los movimientos migratorios de sus presas (Heyning y Dahlheim, 1988).

En la actualidad, su presencia en las costas ibéricas es escasa (Casinos y Vericad, 1976). Los registros más frecuentes se suceden en el Cantábrico occidental y en las aguas próximas al estrecho de Gibraltar, siendo relativamente abundantes durante las migraciones de túnidos (*Thunnus* spp). En el archipiélago canario su presencia es ocasional (Aguilar y Grau, 1998).

En el Mediterráneo occidental es escaso (Casinos y Vericad, 1976; Casinos, 1981; Raga et al., 1985) y raro en el Mediterráneo oriental. No parece haber una población residente y su presencia parece responder a movimientos de las poblaciones del Atlántico norte (Notarbartolo di Sciara, 1987).

Ecología trófica

La dieta de la orca puede variar entre áreas colindantes e incluso dentro de una misma zona. Está bien documentado que estos depredadores pueden consumir una gran variedad de presas, incluyendo peces, cetáceos, pinnípedos, mustélidos, aves, tortugas marinas y cefalópodos (Dahlheim y Heyning, 1998).

Algunos grupos de orcas se han especializado en la captura de peces, como salmones (*Oncorhynchus* spp; Ford et al., 1998) o peces sable (*Anoplopoma fimbria*; Dahlheim, 1988); en

aguas del Estrecho de Gibraltar depredan sobre atún rojo (*Thunnus thynnus*) (Rodríguez Roda, 1978; Cañadas y de Stephanis, 2006; de Stephanis et al., 2008).

Otros grupos se han especializado en la caza de mamíferos marinos, como la foca común (*Phoca vitulina*; Baird y Dill, 1995; Ford et al., 1998), la ballena de Groenlandia (*Balaena mysticetus*; Craighead et al., 1994), el león marino de Steller (*Eumetopias jubatus*; Heise et al., 2003), la nutria marina (*Enhydra lutris*; Kuker y Barrett-Lennard, 2010), la ballena gris (*Eschrichtius robustus*; Ljungblad y Moore, 1983) o la beluga (*Delphinapterus leucas*; Shelden et al., 2003) entre otros. Se cree que ésta selección diferencial de presas puede haber sido motivada por la competencia por los recursos tróficos entre individuos en zonas de alta densidad de orcas (Baird, 1994).

Además, se ha constatado que, generalmente, las orcas que habitan un área de forma continua (residentes) suelen ser las de hábitos piscívoros, mientras que las de carácter nómada o transeúnte suelen depredar sobre otros mamíferos marinos (Ford et al., 1998). Sin embargo, apenas existen datos acerca de la dieta del tercer ecotipo descrito, las orcas oceánicas. No obstante, algunas observaciones sugieren que son, al igual que las orcas residentes, de hábitos piscívoros (Jones, 2006).

Las orcas utilizan gran variedad de técnicas de caza, incluyendo la cooperación entre individuos para atacar bancos de peces o grandes cetáceos. Las orcas basan su estrategia de caza en la emisión de ondas de sónar (ecolocación), lo que les capacita tanto para localizar a sus presas como para comunicarse con otros individuos del grupo y tender emboscadas a sus presas, táctica especialmente importante en la caza de grandes mamíferos marinos (Barrett-Lennard et al., 1996). Cuando abaten ballenas y otros grandes cetáceos, las orcas cesan de emitir sonidos (para no ahuyentarlos) y se organizan y reparten el trabajo para aislar, agotar y ahogar a la presa (Ljungblad y Moore, 1983; Guinet et al., 2000).

Al igual que ocurre con la dieta, las orcas residentes, consumidoras de peces, utilizan ondas y señales de ecolocación distintas a las orcas nómadas, depredadoras de otros mamíferos (Barrett-Lennard et al., 1996; Matkin et al., 2007).

En aguas del Estrecho de Gibraltar utilizan la técnica de agotamiento persiguiendo atunes rojos migradores durante periodos de hasta 30 min con una velocidad sostenida de 3,7 m/s⁻¹ hasta capturarlos. Mediante esta estrategia capturan atunes de tamaño medio o pequeño (Guinet et al., 2007). De un total de 4.151 atunes examinados, el 3,6% tenían señales de depredación por orcas. El peso medio era de 67,9 kg (rango= 8-199 kg; n= 152) (de la Serna et al., 2010).

Biología de la reproducción

La orca es un cetáceo claramente polígamo. Las épocas de apareamiento y alumbramiento pueden durar varios meses. Además, parece no existir sincronía alguna en los ciclos reproductores, variando en distintas partes del mundo (Dahlheim y Heyning, 1998).

En el Atlántico Norte, los machos alcanzan la madurez con 12-16 años y una longitud total de 5,8 m, las hembras con 6-10 años y 4,6-4,9 m (Sigurjónsson, 1994). Ward et al. (2009) sostiene que la fecundidad está íntimamente relacionada con la disponibilidad de alimento. El periodo de gestación oscila entre los 15 y los 18 meses (Ford, 2002). Las crías no desarrollan la dentición completa hasta las 13 semanas de vida, momento en el que comienzan a consumir alimento sólido. Los cuidados maternos finalizan unos 18 meses después del alumbramiento (Dahlheim y Heyning, 1998). Habitualmente las hembras jóvenes colaboran en el cuidado de las crías (Ford, 2002).

Demografía

La mortalidad juvenil es alta. Se estima que el 43% de las crías perecen en los primeros 6 meses de vida (Olesiuk et al., 1990).

La esperanza de vida de las hembras es aproximadamente de unos 50-60 años. Sin embargo, dejan de ser fértiles entorno a los 40 años de edad. Por tanto, aportan entre 5 y 6 individuos a la población durante toda su vida. Los machos tienen una esperanza de vida más corta,

entorno a los 30 años, aunque se han registrado longevidades máximas similares a las de las hembras (Olesiuk et al., 1990; Ford, 2002).

Interacciones entre especies

En ocasiones pueden formar grupos mixtos con presas potenciales, como yubartas (*Megaptera novaeangliae*), leones marinos o marsopas. En estos casos, las orcas parecen haberse especializado en la captura de una única especie de presa y conviven con el resto de cetáceos y pinnípedos sin atacarlos (Jefferson et al., 1991; Dahlheim y Heyning, 1998).

Las ballenas piloto (*Globicephala melas*) residentes en el Estrecho de Gibraltar desaparecen durante 1-2 semanas en coincidencia con la presencia de orcas (Andreu et al., 2009).

Depredadores

Las orcas adultas no poseen ningún depredador, a excepción del ser humano.

Parásitos y patógenos

Se ha constatado la presencia de parásitos, tanto internos (Nematodos, Cestodos y Trematodos) como externos (Dahlheim y Heyning, 1998). Éstos últimos, como el cirrípedo *Xenobalanus globicipitis* (Heyning y Dahlheim, 1988) o el piojo de la ballena (*Cyamus* spp) aparecen en ejemplares viejos o debilitados. También pueden ser víctimas de infecciones bacterianas, que penetran generalmente por la cavidad bucal (Dahlheim y Heyning, 1998).

Actividad

Durante la noche efectúan inmersiones de menor profundidad y de mayor duración y menos inmersiones profundas (Miller et al., 2010).

Durante el primer mes de vida, la cría y su madre están activas las 24 h (Lyamin et al., 2005).

Dominio vital

No hay datos.

Movimientos

Apenas existen estudios de los movimientos de las orcas, sobre todo a una escala espacial amplia. Sin embargo, parece estar claro que las orcas residentes efectúan movimientos cortos, aunque comunes, mientras que las orcas de carácter nómada realizan movimientos más largos, ya que ocupan áreas mucho mayores (Matkin et al., 1997; Dahlheim y Heyning, 1998). La movilidad de este último ecotipo podría ser un hándicap a la hora de establecer reservas para su protección (Burdin et al., 2007).

Comportamiento

Se han descrito cuatro pautas principales de comportamiento en las orcas: alimentación, natación, descanso y socialización (Ford, 2002).

Alimentación

Los patrones de comportamiento ligados a la alimentación varían enormemente entre áreas y dependiendo del tipo de presa. Las orcas residentes, piscívoras, realizan lances de pesca de entre 2 y 3 horas de duración, en las que todos los individuos se mueven en la misma dirección y a la misma velocidad (movimiento denominado de carrusel). Normalmente rodean a los peces y, mediante golpes con las aletas o el vientre, los empujan hacia la superficie. Una vez cercados los golpean con las aletas caudales y capturan a los ejemplares debilitados. Las

orcas transeúntes, depredadoras de mamíferos, suelen esperar en la costa o próximas a zonas de descanso de pinnípedos sin emitir vocalizaciones (Ford, 2002). Una vez detectan a una foca o a un león marino, le tienden una emboscada (en la que en ocasiones algunas orcas quedan varadas intencionadamente) y lo agotan golpeándolo bruscamente hasta poder sumergirlo y darle muerte (Ford et al., 1998). En la región antártica se ha descrito como derriban a focas y pingüinos que descansan en bloques de hielo aislados formando una gran ola (Ford, 2002; Visser et al., 2008). Cuando depredan a otros cetáceos, como delfines o marsopas, los persiguen hasta su extenuación y saltan sobre ellos para impedir que asciendan a respirar a la superficie. A diferencia de las residentes, las orcas nómadas comparten las presas que capturan; éste parece ser otro de los argumentos que explican su reducido tamaño de grupo. No obstante, existen grupos más numerosos especializados en la captura de grandes cetáceos. En estos lances de caza algunas orcas atacan a las aletas de la ballena para inmovilizarla mientras que, simultáneamente, otras atacan la zona cefálica y el orificio respiratorio (Ford, 2002).

Natación

Se trata de movimientos coordinados de varias orcas sin que exista una aparente motivación de alimentación. Las manadas acostumbran a viajar en varias líneas paralelas y sincronizadas (Ford, 2002). Suelen realizar entre 3 y 5 pequeños desplazamientos, saliendo a respirar cada 20 segundos aproximadamente, seguidos de un largo movimiento de entre 1 y 5 minutos (Dahlheim y Heyning, 1998).

Descanso

Consiste en un desplazamiento pausado en el que las orcas permanecen en filas paralelas y relativamente unidas. En este caso, efectúan largos desplazamientos sincronizados de entre 2 y 5 minutos de duración. Incluso pueden permanecer prácticamente estáticas en la superficie (Ford, 2002).

Voz

Las orcas presentan un amplio repertorio de sonidos, vinculados a la ecolocación y a la comunicación entre individuos (Dahlheim y Heyning, 1998; Ford, 2002). Las crías y los jóvenes aprenden dicho repertorio de los adultos del grupo (Deecke, 1998). La emisión de sonidos parece estar relacionada con una serie de sacos del conducto nasal (Dahlheim y Heyning, 1998; Deecke, 1998).

Numerosos estudios sugieren que existen notables diferencias en los dialectos o señales acústicas entre distintos grupos de orcas (Ford, 2002; Yurk et al., 2002). Asimismo, se ha demostrado que las orcas residentes emiten señales acústicas con una frecuencia más elevada que las transeúntes o nómadas (Barret-Lennard et al., 1996; Ford, 2002).

Socialización

Existen multitud de actividades ligadas a la socialización, como saltos aéreos, golpes con las aletas, movimientos con la cabeza, etc. También son frecuentes los deslizamientos por el fondo de las playas. Los juveniles, al igual que ocurre en muchos otros mamíferos, suelen ser los individuos que más tiempo invierten en el juego y la socialización (Ford, 2002).

Estructura social

Los estudios en la Columbia Británica de Bigg et al. (1990) y Ford (2002) sugieren que las orcas de carácter residente presentan hasta cuatro niveles de organización social.

La unidad social básica consiste en un *matriarcado* formado hasta por cuatro generaciones de individuos emparentados por vía materna. Por ejemplo, la típica unidad familiar estaría compuesta por una hembra, sus crías (machos y hembras), y los descendientes de éstas (también de ambos sexos). Estos grupos son muy estables y permanecen altamente cohesionados. De hecho, no se han observado ejemplares de un mismo matriarcado separados más de unas pocas horas, ni se han detectado casos dispersión de individuos.

Varias de estas unidades familiares básicas pueden unirse a otras con un antepasado materno común reciente formando *manadas*, que generalmente no superan los 40 individuos (Dahlheim y Heyning, 1998). Éstas son menos estables que los anteriores. No obstante, los matriarcados

integrantes de una misma manada suelen viajar juntos, aunque también lo hacen de manera independiente.

Por encima de las manadas, las orcas se organizan en *clanes*. Éstos están compuestos por varias manadas con dialectos vocales similares. Esa similitud entre dialectos no es más que un reflejo probable de un cierto parentesco entre manadas. Las uniones entre las manadas de un mismo clan son aún más laxas, de manera que se han observado manadas de distintos clanes viajando juntas. Precisamente, las manadas de orcas residentes que ocupan un área común y viajan en grupo sin compartir un nexo aparente forman las *comunidades*, el máximo nivel de organización social descrito para este ecotipo (Ford, 2002).

En cambio, la estructura social de las orcas nómadas o transeúntes no está tan definida. Al igual que ocurre con las residentes, el matriarcado parece ser la unidad social básica. No obstante, las relaciones entre orcas del mismo grupo parecen ser más frágiles, ya que no es extraño que individuos, tanto juveniles como adultos, se separen del grupo durante largos periodos de tiempo e incluso definitivamente. De hecho, la observación de individuos aislados de este ecotipo de orcas (mayoritariamente machos) es relativamente frecuente. Éste hecho explica también el reducido número de individuos que presentan las agrupaciones de orcas transeúntes en relación a las de orcas residentes. Estos matriarcados pueden reunirse también en manadas, pero mucho menos cohesionadas que las de las orcas residentes (Ford, 2002).

Bibliografía

- Aguilar, A., Grau, E. (1998). Orca *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758). En: Blanco, J. C. *Mamíferos de España*, Vol. II. Ed. Geoplaneta, Barcelona.
- Andreu, E., Medina, B., García, A., Martínez, M., Gallego, P., Cervera, J. L. (2009). Breves periodos de ausencia de Calderón común *Globicephala melas* (Traill, 1809) en el Estrecho de Gibraltar. *Galemys*, 21 (Número Especial): 181-194.
- Baird, R. W. (1994). *Foraging behaviour and ecology of transient killer whales (Orcinus orca)*. B. Sc. Thesis. Simon Fraser University.
- Baird, R. W., Dill, L. M. (1995). Occurrence and behaviour of transient killer whales: seasonal and pod-specific variability, foraging behaviour, and prey handling. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 1300-1311.
- Baker, C. S., Lukoschek, V., Lavery, S., Dalebout, M. L., Yong-un, M., Endo, T., Funahashi, N. (2006). Incomplete reporting of whale, dolphin and porpoise “bycatch” revealed by molecular monitoring of Korean markets. *Animal Conservation*, 9: 474-482.
- Barrett-Lennard, L. G., Ford, J. K. B., Heise, K. A. (1996). The mixed blessing of echolocation: differences in sonar use by fish-eating and mammal-eating killer whales. *Animal Behaviour*, 51: 553-565.
- Bigg, M. A., Olesiuk, P. F., Ellis, G. M., Ford, J. K. B., Balcomb, K. C. (1990). Social organization and genealogy 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: 383–405.
- Burdin, A. M., Hoyt, E., Filatova, O. A., Ivkovich, T. V., Tarasyan, K. K., Sato H. (2007). *Status of killer whales (Orcinus orca) in Eastern Kamchatka (Russian Far East) based on photo-identification and acoustic studies. Preliminary results*. IWC Scientific Committee (SC/59/SM4). 11 pp.
- Cañadas, A., de Stephanis, R. (2006). *Orcinus orca*. Pp. 34-38. En: Reeves, R., Notarbartolo di Sciara, G. (Eds.). *The status and distribution of Cetaceans in the Black Sea and Mediterranean Sea*. IUCN Centre for Mediterranean Cooperation, Malaga.
- Casinos, A. (1981). Notes on cetaceans of the Iberian coasts: A record of *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758) from the island of Minorca. *Sauget. Mitt.*, 29 (2): 80-81.

- Casinos, A., Vericad, J. R. (1976). The cetaceans of the Spanish coasts: a survey. *Mammalia*, 40 (2): 267-289.
- Christensen, I. (1988). Distribution, movements and abundance of killer whales (*Orcinus orca*) in Norwegian coastal waters, 1982-1987, based on questionnaire surveys. Pp.: 79-88. En: Sigurjónsson, J., Leatherwood, S. (Eds.). *North Atlantic Killer Whales*, Vol. 11. Marine Institute Reykjavic.
- Craighead, J., Philo, L. M., Hazard, K., Withrow, D., Carroll, G. M., Suydam, R. (1994). Frequency of Killer Whale (*Orcinus orca*) attacks and ship collisions based on scarring on Bowhead Whales (*Balaena mysticetus*) of the Bering-Chukchi-Beaufort Seas stock. *Artic*, 47 (3): 247-255.
- Dahlheim, M. E. (1988). *Killer whale (Orcinus orca) depredation on longline catches of sablefish (Anoplopoma fimbria) in Alaskan waters*. Northwest and Alaska Fisheries center. National Marine Fisheries Service.
- Dahlheim, M. E., Ellifrit, D. K., Swenson, J. D. (1997). *Killer whales (Orcinus orca) of Southeast Alaska: A catalogue of photo-identified individuals*. National Marine Mammal Laboratory, National Marine Fisheries Service, Seattle. 79 pp.
- Dahlheim, M. E., Heyning, J. E. (1998). Killer whale *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758). Pp: 281-309. En: Ridgway, S.H., Harrison, R. (Eds.). *Handbook of Marine Mammals, Volume 6: The Second Book of Dolphins and Porpoises*. Academic Press, Orlando.
- de la Serna, J. M., Ortiz de Urbina, J. M., Godoy, M. D., Majuelos, E. (2010). Interacción de la orca (*Orcinus orca*), con las pesquerías de atún rojo (*Thunnus thynnus* L.) en el área del estrecho de Gibraltar. *International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas*, 65: 744-754.
- de Stephanis, R., Cornulier, T., Verborgh, P., Salazar Sierra, J. M., Pérez Gimeno, N., Guinet, C. (2008). Summer spatial distribution of cetaceans in the Strait of Gibraltar in relation to the oceanographic context. *Marine Ecology-Progress Series*, 353: 275-288.
- Deecke, V. B. (1998). *Stability and change of killer whale (Orcinus orca) dialects*. B. Sc. Thesis. The University of British Columbia.
- Esteban, R. (2008). *Abundancia, estructura social y parámetros de historia natural de la orca (Orcinus orca) en el Estrecho de Gibraltar*. Tesis de máster. Universidad de Cádiz. Facultad de ciencias del mar y ambientales. Departamento de Biología. 70 pp.
- Ford, J. K. B. (2002). Killer Whale *Orcinus orca*. Pp.: 650-657. En: Perrin, W. F., Würsig, B., Thewissen, J. G. M. (Eds.). *Encyclopedia of marine mammals*. 2nd Edition. Academic Press, London.
- Ford, J. K. B., Ellis, G. M., Barrett-Lennard, L. G., Morton, A. B., Palm, R. S., Balcomb, K. C. (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.
- Gaydos, J. K., Balcomb, K. C., Osborne, R. W., Dierauf, L. (2004). Evaluating potential infectious disease threats for southern resident killer whales, *Orcinus orca*: a model for endangered species. *Biological Conservation*, 117: 253-262.
- Guinet, C., Barrett-Lennard, L. G., Loyer, B. (2000). Coordinated attack behavior and prey sharing by killer whales at Crozet Archipelago: strategies for feeding on negatively-buoyant prey. *Marine Mammal Science*, 16(4): 829-834.
- Guinet, C., Domenici, P., de Stephanis R., Barrett-Lennard, L., Ford, J. K. B., Verborgh, P. (2007). Killer whale predation on bluefin tuna: exploring the hypothesis of the endurance-exhaustion technique. *Marine Ecology-Progress Series*, 347: 111-119.
- Heise, K., Barrett-Lennard, L. G., Sautilis, E., Matkin, C., Bain, D. (2003). Examining the evidence for killer whale predation on Steller sea lions in British Columbia and Alaska. *Aquatic Mammals*, 29 (3): 325-334.

- Heyning, J. E. (1989). Comparative facial Anatomy of Beaked Whales (Ziphiidae) and a Systematic Revision Among the Families of Extant Odontoceti. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County Contributions in Science*, 405: 1-64.
- Heyning, J. E., Dahlheim, M. E. (1988). *Orcinus orca*. *Mammalian Species*, 304: 1-9.
- Jefferson, T. A., Stacey, P. J., Baird, B. W. (1991). A review of killer whale interactions with other marine mammals: predation to co-existence. *Mammal Review*, 21 (4): 151-180.
- Jones, I. M. (2006). A northeast pacific offshore killer whale (*Orcinus orca*) feeding on a pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*). *Marine Mammal Science*, 22 (1): 198-200.
- Kuker, K., Barrett-Lennard, L. G. (2010). A re-evaluation of the role of killer whales *Orcinus orca* in a population decline of sea otters *Enhydra lutris* in the Aleutian Islands and a review of alternative hypotheses. *Mammal Review*, 40 (2): 103-124.
- Lambert, O., Bianucci, G., Post, K., de Muizon, C., Salas-Gismondi, R., Urbina, M., Reumer, J. (2019). The giant bite of a new raptorial sperm whale from the Miocene epoch of Peru. *Nature*, 466: 105-108.
- Leatherwood, J. S., Dahlheim, M. E. (1978). *Worldwide distribution of pilot whales and killer whales*. Naval Ocean Systems Center, Tech. Rep., 443: 1-39.
- Ljungblad, D. K., Moore, S. E. (1983). Killer whales (*Orcinus orca*) chasing gray whales (*Eschrichtius robustus*) in the Northern Bering Sea. *Artic*, 36 (4): 361-364.
- Lyamin, O., Pryaslova, J., Lance, V., Siegel, J. (2005). Animal behaviour: continuous activity in cetaceans after birth. *Nature*, 435: 1177-1178.
- Matkin, C. O., Barrett-Lennard, L. G., Yurk, H., Ellifrit, D., Trites, A. W. (2007). Ecotypic variation and predatory behaviour among killer whales (*Orcinus orca*) off the eastern Aleutian Islands, Alaska. *Fisheries Bulletin*, 105: 74-87.
- Matkin, C. O., Matkin, D. R., Ellis, G. M., Saulitis, E., McSweeney, D. (1997). Movements of resident killer whales in southeastern Alaska and Prince William Sound, Alaska. *Marine Mammal Science*, 13 (3): 469-475.
- Matkin, C. O., Saulitis, E. L., Ellis, G. M., Olesiuk, R., Rice, S. D. (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.
- Mead, J. G., Fordyce, R. E. (2009). The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 627: 249 pp.
- Miller, P. J. O., Shapiro, A. D., Deecke, V. B. (2010). The diving behaviour of mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*): variations with ecological not physiological factors. *Canadian Journal of Zoology*, 88 (11): 1103-1112.
- Morin, P. A., Archer, F., Foote, A. D., Vilstrup, J., Allen, E. E., Wade, P., Durban, J., Parsons, K., Pitman, R., Li, L., Bouffard, P., Nielsen, S. C. A., Rasmussen, M., Willerslev, E., Gilbert, M. T. P., Harkins, T. (2010). Complete mitochondrial genome phylogeographic analysis of killer whales (*Orcinus orca*) indicates multiple species. *Genome Research*, 20 (7): 908-916.
- Notarbartolo di Sciara, G. (1987). Killer whale, *Orcinus orca*, in the Mediterranean Sea. *Marine Mammal Science*, 3 (4): 356-360.
- Olesiuk, P. F., Bigg, M. A., Ellis, G. M. (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.
- Raga, J. A., Raduan, M. A., Blanco, C. (1985). Contribución al estudio de la distribución de cetáceos en el Mediterráneo y Atlántico Ibérico. *Miscellanea Zoologica*, 9: 361-366.

- Rayne, S., Ikonomou, M. G., Ross, P. S., Ellis, G. M., Barrett-Lennard, L. G. (2004). PBDEs, PBBs, and PCNs in three communities of free-ranging killer whales (*Orcinus orca*) from the northeastern Pacific Ocean. *Environmental Science and Technology*, 38: 4293-4299.
- Rodríguez, Roda, J. (1978). Rendimiento de las almadrabas del sur de España durante los años 1962 a 1977 en la pesca del atún *Thunnus thynnus* (L.). *Investigación Pesquera*, 42 (2): 443-454.
- Ross, P. S. (2006). Fireproof killer whales (*Orcinus orca*): flame-retardant chemicals and the conservation imperative in the charismatic icon of British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63: 224-234.
- Ross, P. S., Ellis, G. M., Ikonomou, M. G., Barrett-Lennard, L. G., Addison, R. F. (2000). High PCB concentrations in free-ranging Pacific killer whales, *Orcinus orca*: effects of age, sex and dietary preference. *Marine Pollution Bulletin*, 40 (6): 504-515.
- Shelden, K. E., Rugh, D. J., Mahoney, B. A., Dahlheim, M. E. (2003). Killer whale predation on belugas in Cook Inlet, Alaska: implications for a depleted population. *Marine Mammal Science*, 19 (3): 529-544.
- Sigurjónsson, J. (1994). *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758) – Schwertwal, Grosser Schwertwal. Pp. 433-468. En: Robineau, D., Duguy, R., Klima, M. (Eds.). Band 6: Meeressäuger. Teil I: Wale und Delphine – Cetacea. Teil IA: Einführung, Monodontidae, Phocoenidae, Delphinidae. En: Niethammer, F., Krapp, F. (Eds.). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Aula Verlag, Wiesbaden.
- Sigurjónsson, J., Lyrholm, T., Leatherwood, S., Jónsson, E., Víkingsson, G. (1988). Photoidentification of killer whales, *Orcinus orca*, off Iceland, 1981 through 1986. *Rit fiskideildar*, 11: 99–114.
- Taylor, B. L., Baird, R., Barlow, J., Dawson, S. M., Ford, J., Mead, J. G., Notarbartolo di Sciara, G., Wade, P., Pitman, R. L. (2010). *Orcinus orca*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010.2. <www.iucnredlist.org>.
- Visser, I. N., Smith, T. G., Bullock, I. D., Green, G. D., Carlsson, O. G. L., Imberti, S. (2008). Antarctic peninsula killer whales (*Orcinus orca*) hunt seals and a penguin on floating ice. *Marine Mammal Science*, 24 (1): 225-234.
- Ward, E. J., Holmes, E. E., Balcomb, K. C. (2009). Quantifying the effects of prey abundance on killer whale reproduction. *Journal of Applied Ecology*, 46: 632-640.
- Williams, R., Lusseau, D., Hammond, P. S. (2006). Estimating relative energetic costs of human disturbance to killer whales (*Orcinus orca*). *Biological Conservation*, 133: 301-311.
- Yurk, H., Barrett-Lennard, L. G., Ford, J. K. B., Matkin, C. O. (2002). Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Animal Behaviour*, 63: 1103-1119.
- Zerbini, A. N., Waite, J. M., Durban, J. W., LeDuc, R., Dahlheim, M. E., Wade, P. R. (2007). Estimating abundance of killer whales in the nearshore waters of the Gulf of Alaska and Aleutian Islands using line-transect sampling. *Marine Biology*, 150: 1033-1045.