

# ÁREAS MARINAS CLAVE DURANTE LA MIGRACIÓN DE LOS PINGÜINOS EN EL MAR ARGENTINO: APORTES AL CONOCIMIENTO PARA SU CONSERVACIÓN

Melina Barrionuevo<sup>1\*</sup> , Marcelo Acha<sup>2</sup>  & Esteban Frere<sup>3</sup> 

<sup>1</sup>Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), CONICET, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina

<sup>2</sup>Programa Ecología Pesquera, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), CONICET, Paseo Victoria Ocampo No. 1, B760 HSA Mar del Plata, Argentina

<sup>3</sup>Centro de Investigaciones de Puerto Deseado, Universidad Nacional de la Patagonia Austral, CONICET, Av. Prefectura s/n, 9100 Puerto Deseado, Argentina

\*[melinabarrionuevo@comahue-conicet.gov.ar](mailto:melinabarrionuevo@comahue-conicet.gov.ar)

**RESUMEN:** Durante la migración, las aves marinas se concentran en áreas oceánicas claves asociadas a una alta productividad. Los Pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y Penacho Amarillo (*Eudyptes chrysocome chrysocome*) pasan la mayor parte de la temporada no-reproductiva migrando en el Mar Argentino. Aquí comparamos las distancias y fenologías de los viajes migratorios entre ambas especies que nidifican en colonias cercanas (< 20 km de distancia en Puerto Deseado, Santa Cruz). Además, evaluamos la asociación de estas colonias y otras colonias de Pingüinos de Magallanes a los frentes marinos durante la migración. Entre 2017 y 2024, analizamos 186 geolocalizadores recuperados de individuos adultos de ambas especies. Los Pingüinos Penacho Amarillo recorrieron distancias totales mayores y se desplazaron más mar adentro que los Pingüinos de Magallanes, pero las distancias máximas alcanzadas fueron similares. Los Pingüinos de Magallanes partieron y regresaron de la colonia antes que los Pingüinos Penacho Amarillo, manifestando una alocronía reproductiva interespecífica. El frente más utilizado por ambas especies fue el de El Rincón. En el caso del Pingüino de Magallanes, el frente del Río de la Plata parece actuar como el límite oriental en la migración de individuos de las colonias del norte (60% de la población evaluada), en tanto que el frente de la Corriente Patagónica es utilizado por los individuos de las colonias del sur (16%). Ante anomalías térmicas, los Pingüinos Penacho Amarillo usaron además el frente del talud. Estos hallazgos evidencian una segregación espacial y temporal en la utilización de hábitats de estas especies y resaltan la importancia de áreas clave para su conservación, como las aguas de El Rincón y el Río de la Plata.

**PALABRAS CLAVE:** época no-reproductiva, frentes marinos, Mar Argentino, migración, pingüinos

Los pingüinos son meso-depredadores o depredadores tope y, dada su abundancia y distribución, son claves en las cadenas tróficas del Mar Argentino (Falabella et al. 2009, García-Borboroglu & Boersma 2013). Sus sitios de reproducción son en general de fácil acceso, en consecuencia, la evaluación de su éxito reproductivo, su salud y distribución a lo largo del año en el mar pueden emplearse como indicadores ambientales del océano (Boersma 2008). Existen dos especies de pingüinos que utilizan principalmente

la plataforma continental argentina: el Pingüino de Magallanes (PM, *Spheniscus magellanicus*) y el Pingüino Penacho Amarillo (PPA, *Eudyptes chrysocome chrysocome*; pero ver Baylis et al. 2015, Baylis et al. 2021). Ambas especies pasan gran parte de su ciclo anual en el mar, son migratorias, pero se reproducen en colonias en tierra. El PM conforma colonias desde el Islote Lobos (40°47'S), en su punto más septentrional, y hacia el sur a lo largo de toda la costa continental patagónica argentina, y las islas de Tierra del Fuego

y Malvinas (Raya Rey et al. 2014, Millones et al. 2021, García-Borboroglu et al. 2022). También nidifica en la costa chilena, desde el extremo sur hasta Isla Algarrobo (33°22'S, 71°40'O). La población total (atlántica y pacífica) se estima en 1.2-1.6 millones de parejas (Boersma et al. 2013) y está considerada por la IUCN (International Union for Conservation of Nature) como de 'Preocupación Menor' (Birdlife International 2020a). El PPA se reproduce en varias colonias de las Islas Malvinas, en Islas de los Estados y en varias islas del sur de Chile-sur del paralelo 51° (Pütz et al. 2013). Durante la década de los 80's se encontró una pequeña colonia en Isla Pingüino (47°54'S, 65°42'O), el punto más septentrional de su distribución (Frere et al. 1993). Esta especie conforma una población global de 900,000 parejas (Pütz et al. 2013, Raya Rey et al. 2014, Gandini et al. 2017) y su estatus es considerado como Vulnerable (Birdlife International 2020b). El PPA comparte sitios de reproducción con el PM, aunque no conforman colonias mixtas (Boersma et al. 2013, Pütz et al. 2013).

Mucho se ha estudiado de la ecología trófica y los movimientos en el mar durante la etapa reproductiva en estas dos especies de pingüinos, período en el cual son forrajeadoras centrales (Schiavini & Raya Rey 2004, Oehler et al. 2018, Ainley & Wilson 2023). Sin embargo, la etapa no reproductiva ha sido significativamente menos estudiada (Stokes et al. 1998, Pütz et al. 2000, Pütz et al. 2007, Raya Rey et al. 2007). La etapa no reproductiva es importante porque es en ella cuando los individuos enfrentan los mayores riesgos de depredación, enfermedades, agotamiento, escasez de alimento, y condiciones climáticas adversas (Newton 2008) que luego impactan en las poblaciones. En el último tiempo, con el advenimiento de nuevas tecnologías menos invasivas para los pingüinos, como sí lo son los dispositivos satelitales (Clarke & Kerry 1994, Wilson et al. 2004, Wilson et al. 2015), y el abaratamiento de los costos, se han sumado nuevos trabajos que aportaron información de diferentes colonias y de la migración completa de los pingüinos (Yamamoto et al. 2019, Barrionuevo et al. 2020, Dodino et al. 2021, Barrionuevo et al. 2023, Green et al. 2023).

Los PM del Atlántico sur migran hacia el norte de sus colonias (Stokes et al. 1998, Pütz et al. 2007, Yamamoto et al. 2019, Barrionuevo et al. 2020, Dodino et al. 2021, Barrionuevo et al. 2023, Rebstock & Boersma 2023). Sin embargo, existe la migración parcial en esta especie: en colonias del sur de su distribución algunos individuos migran mientras que otros se quedan en las cercanías de sus colonias reproductivas (Barrionuevo & Frere 2024). Los sitios utilizados durante esta

dispersión dependen de la colonia estudiada, segregando también en el nicho ambiental y trófico que utilizan (Barrionuevo et al. 2023), lo cual les confiere un uso extensivo de la plataforma argentina durante el invierno. Además, existe una segregación entre sexos, siendo la migración de las hembras más cercana a la costa que la de los machos (Yamamoto et al. 2019, Barrionuevo et al. 2020, Rebstock & Boersma 2023). En cuanto al PPA, su migración difiere sustancialmente dependiendo de la colonia reproductiva (Pütz et al. 2002, Pütz et al. 2006a, Raya Rey et al. 2007, Ratcliffe et al. 2014, Green et al. 2023, Barrionuevo et al. 2025). Los pingüinos de la colonia de Isla de los Estados migran hacia el sur y luego hacia el oeste rumbo al Pacífico, ingresando ocasionalmente en el Océano Austral (Green et al. 2023). Mientras que los pingüinos de la colonia de Isla Pingüino migran hacia el norte quedándose en la plataforma argentina (Barrionuevo et al. 2025). En las Islas Malvinas, dependiendo de la colonia, siguen uno u otro patrón migratorio (Ratcliffe et al. 2014). En esta especie no se ha encontrado una segregación sexual en el uso del espacio durante la migración (Thiebot et al. 2015) o el viaje de pre-muda (Dodino et al. 2024). Recientemente se ha analizado la migración de individuos de ambas especies que nidifican en Puerto Deseado, Santa Cruz, uno de los sitios donde coexisten, por medio de geolocalizadores e isótopos estables (Barrionuevo et al. 2025). Los resultados demuestran que los PPA difieren en el nicho isotópico y espacial con respecto a los PM, siendo la migración de los primeros más centrada en el talud y en la zona de El Rincón, mientras que los PM migran frente a Península Valdés y golfo San Matías, utilizando en menor proporción las costas frente a la provincia de Buenos Aires y el Río de la Plata. Sin embargo, ambas especies tienen un nicho ambiental relativamente similar, aunque el PM utiliza aguas menos profundas y más cálidas que el PPA (8.6°C vs. 11°C, Barrionuevo et al. 2025).

Durante la migración los pingüinos podrían utilizar los frentes marinos como áreas claves. Las áreas marinas claves son sectores del océano con una productividad biológica excepcional donde la estructura de los frentes marinos (zonas de contacto entre distintas masas de agua) genera una agregación predecible de presas (Alemany et al. 2009). En el Mar Argentino, estos frentes actúan como 'imanes' biológicos que facilitan el forrajeo de los pingüinos, entre otras aves marinas y megafauna marina, al concentrar nutrientes y biomasa en puntos específicos del talud y la plataforma (Falabella et al. 2009, Piola et al. 2018). De hecho, los frentes marinos son áreas elegidas por

muchas especies por sus características ambientales y la presencia de altas concentraciones de presas claves (e.g., pequeños peces y crustáceos pelágicos). La coincidencia espacial entre los frentes y la producción primaria es en general muy alta (e.g., Acha et al. 2004), pero disminuye gradualmente a medida que consideramos organismos de niveles tróficos superiores que, debido a su mayor tamaño, capacidad locomotora y complejidad de comportamiento, poseen mayor independencia del medio (Alemany et al. 2018). Además, desde un punto de vista físico, un frente puede definirse como una línea que conecta los puntos de máximo gradiente horizontal de alguna variable (típicamente la temperatura o la salinidad). Aunque conceptualmente es correcto, carece de sentido para los estudios ecológicos, ya que los organismos no viven a lo largo de una línea, sino que se encuentran y se concentran en una región de 'influencia frontal', por lo tanto, los frentes pueden ser muy importantes para las especies sin que exista un alto porcentaje de solapamiento con la línea que define al frente en términos físicos (Acha et al. 2024).

Es en la fase acuática, como la migratoria, cuando los pingüinos enfrentan los mayores riesgos antrópicos; si bien tanto el PM como el PPA sufren en tierra amenazas antrópicas vinculadas al cambio global —tales como la exposición a altas temperaturas o lluvias extremas durante la cría, con el consiguiente aumento en la mortalidad de pichones e incluso adultos (Boersma & Rebstock 2014, Holt & Boersma 2022, Lera et al. 2023). Cuando están en el mar, la captura incidental por pesquerías es moderadamente importante en especial para el PM, con registros de mortalidad en las pesquerías con redes de enmalles y arrastre (Crawford et al. 2017). A pesar de que la mortalidad hallada en los estudios puntuales es relativamente baja, y no se compara con la de otras especies de aves marinas pelágicas (Favero et al. 2011, Tamini et al. 2015), podría resultar de importancia considerando un efecto acumulativo a lo largo del amplio rango de distribución de la especie, en el que se encuentra solapada con diferentes tipos de pesquerías (Crawford et al. 2017). Otro riesgo antrópico al que están expuestos los pingüinos en la plataforma argentina es la explotación petrolera. Esta fue una causa importante de mortalidad de PM en las décadas de 1980 y 1990, se estima 40,000 pingüinos muertos anualmente durante ese periodo (Gandini et al. 1994). Sin embargo, hoy en día las tasas de mortalidad por empetrolamiento han disminuido drásticamente gracias a medidas de mitigación adecuadas (ver Wagner et al. 2023). Durante episodios de prospección sísmica en los océanos, vinculadas

a la exploración y explotación de nuevas fuentes de hidrocarburos, se producen sonidos artificiales muy intensos, que se ha visto que disminuyen momentáneamente la abundancia de Pingüinos de Magallanes en las zonas afectadas (Seco Pon et al. 2019). Por otro lado, la contaminación por ingestión de residuos marinos es muy común en pingüinos juveniles varados en las costas (Di Benedetto et al. 2017, Seco Pon et al. 2023). Sin embargo, salvo excepciones, no es causal de mortalidad (Neto et al. 2021). Esta problemática es poco reportada en adultos reproductivos. También se encontraron microplásticos en heces de pingüinos ingresados a centros de rehabilitación (Mendez-Sanhueza et al. 2023) y distintos tejidos contaminados con organoclorados y metales pesados (Baldassin et al. 2016, Quadri-Adrogué et al. 2022), sin embargo, se desconoce el impacto efectivo de estas problemáticas en los individuos. En la actualidad se considera que los cambios globales en los océanos podrían representar la mayor amenaza para estas especies (Trathan et al. 2015), pero para valorar esa hipótesis es necesario profundizar el conocimiento sobre este tema. Hasta el momento, solo se han encontrado indicios en el Pingüino Penacho Amarillo, como ser alteraciones en los patrones migratorios ante anomalías de temperaturas de las aguas superficiales (Raya Rey et al. 2007, Barrionuevo et al. 2025) y registros de altas mortalidades durante la etapa del viaje de pre-muda, que no pudieron atribuirse a otras causas relacionadas con brotes de enfermedades (Boersma 1987, Morgenthaler et al. 2018). Proyecciones de cambios en los océanos, principalmente los relacionados con la temperatura superficial del mar y altura de la superficie del mar, muestran una disminución del hábitat preferido de los PPA que utilizan el océano Pacífico, pero una ampliación del hábitat para los que usan el Atlántico (Green et al. 2023), de modo que los estudios sobre la plasticidad de la especie y la forma en que pueden adaptarse a nuevos escenarios serán muy importantes en el marco de las acciones de conservación.

Con el objetivo de profundizar en el conocimiento migratorio y establecer las áreas marinas claves de ambas especies, planteamos los siguientes objetivos particulares: 1) Comparar las características de los viajes migratorios (e.g., distancias recorridas y alcanzadas, fenología y dirección del viaje) de individuos de ambas especies que se reproducen en Puerto Deseado, Santa Cruz. 2) Evaluar el uso que realizan estas especies de los frentes marinos durante la migración. Luego, en la discusión, en función de los resultados hallados mencionamos los riesgos potenciales de diferentes actividades antrópicas durante los viajes

migratorios en ambas especies.

## MÉTODOS

### Sitios de estudio

Para el estudio migratorio del PPA trabajamos con individuos de la Isla Pingüino (IP; 47°54'S, 65°42'O) situada en Santa Cruz, Argentina. Esta isla está dentro del parque Interjurisdiccional Marino Isla Pingüino y posee una colonia de penacho amarillo de formación reciente, totalizando 1581 parejas. Esta colonia ha venido creciendo a una tasa del 7.7% desde 1985 (Gandini et al. 2017), y es, probablemente, el resultado de la inmigración de individuos de las colonias de las Islas Malvinas (Gandini et al. 2017, Lois et al. 2020). En esta isla también nidifican PMs (10,169 parejas reproductivas; Millones et al. 2021).

Para el estudio migratorio del PM utilizamos tres colonias que se encuentran distribuidas a lo largo de casi toda la extensión latitudinal en que se reproducen. Mucha información recopilada de la migración de estas colonias puede encontrarse en Barrionuevo et al. (2023). Las colonias fueron: a) Estancia San Lorenzo (42°05'S, 63°54'O), situada al norte de la distribución reproductiva posee una población de 240 mil parejas reproductivas siendo la colonia de mayor tamaño para la especie. Esta colonia aumentó un 92% su población desde los 90' (García-Borboroglu et al. 2022). b) Isla Quiroga, la cual se encuentra dentro de la Ría Deseado formando parte de la Reserva Provincial Ría Deseado, localizada a 20 km de Isla Pingüino. Alberga 1348 parejas de Pingüino de Magallanes y está rodeada en un entorno de 10 km por un total de casi 25,000 parejas, conformando una población estable (Millones et al. 2021). c) Finalmente, Cabo Vírgenes, situada al sur de la distribución reproductiva siendo la tercera colonia más grande con 127 mil parejas reproductivas y mostrando un incremento del 42% en los últimos 30 años (Millones et al. 2021).

### Trabajo de campo

Durante finales de la etapa reproductiva o el período de muda (febrero a marzo), entre los años 2017 a 2024, colocamos 186 geolocalizadores: 159 MK4 y 27 MK3 (peso de los geolocalizadores: 1.80 g y 2.5 g, respectivamente; menos del 0.1% de la masa corporal de los animales; Lotek, UK) en PM y PPA adultos para rastrearlos durante la migración. Los distintos modelos difieren en su precisión, siendo los MK4 los de una nueva generación. Estos equipos se colocan en los tarsos con precintos recubiertos con fundas termocontraíbles para no dañar los animales (Ratcli-

ffe et al. 2014b) de manera relativamente rápida, la colocación dura menos de tres minutos. Los aparatos fueron recuperados cuando los pingüinos regresaron de la migración (septiembre/octubre para PM y noviembre para PPA). En el Material Suplementario, la Tabla 1 muestra el número de aparatos analizados para cada año y cada colonia. La recuperación fue aproximadamente de un 78.03% en promedio entre todos los años estudiados. En este trabajo utilizamos solamente los datos del viaje migratorio evitando el viaje de premuda (ver en análisis estadísticos como se realiza este corte).

Los pingüinos son capturados en sus nidos por la pata con un gancho debidamente reforzado para evitar lastimarlos. Los machos poseen un pico ligeramente más ancho que las hembras, lo cual permite distinguir entre los sexos (Gandini et al. 1992).

### Análisis estadísticos

Para descargar los datos de los geolocalizadores utilizamos el software Bastrack (BioTrack 2013) y para su análisis utilizamos el paquete *TwGeos* (Lisovski et al. 2015) de R (R Development Core Team 2021). Los geolocalizadores no registran posición sino intensidad de luz natural cada minuto almacenando el mayor registro en 5 min. Además, registran el estado del aparato (seco-mojado) y la temperatura luego de un periodo continuo de 25 min de estar en el mismo estado. Por lo tanto, para estimar una posición definimos los eventos crepusculares (amaneceres/atardeceres) mediante el método del umbral. Es decir, elegimos un umbral arbitrario de 1.5 unidades de luz para todos los especímenes e individualmente para cada viaje seleccionamos periodos de calibración para estimar un ángulo cenital y la distribución de errores (Lisovski et al. 2020). Luego, calculamos 1000 trayectorias migratorias posibles modificando los horarios crepusculares con base en la distribución del error crepuscular, lo que resultó en 1000 estimaciones de ubicación por evento crepuscular que representan la distribución espacial esperada de las posibles ubicaciones. Finalmente, utilizamos el paquete de R *SGAT* (Wotherspoon et al. 2016) y los métodos bayesianos de Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) para refinar las trayectorias de movimiento, incluyendo información previa sobre la distribución del error crepuscular esperado, una máscara espacial delimitando las áreas con tierra y mar, una máscara con la temperatura superficial del mar para calibrar con los registros del aparato, y un modelo de movimiento. Más detalles se pueden leer en Lisovski et al. (2020) y Barrionuevo et al. (2023).

Para el primer objetivo, comparar las características de los viajes migratorios entre los PM y PPA que nidifican en sitios cercanos, utilizamos solamente los datos de Isla Quiroga e Isla Pingüino. Ambas colonias se encuentran cercanas entre sí (~ 20 km), haciendo más adecuada la comparación entre ambas especies. Además, solamente usamos los años donde había suficientes datos para ambas especies (2019, 2021, 2022 y 2024).

Para definir la partida y el arribo a la colonia utilizamos el estado del aparato, ya que los pingüinos una vez que inician la migración no suelen salir del agua. La partida se definió como el día en el cual los registros se mantuvieron mojados continuamente por más de seis horas con eventos cortos del estado seco (30 min), mientras que definimos el arribo cuando los registros continuos fueron secos por más de seis horas con eventos cortos del estado seco (30 min). Con esta información se estimó la duración del viaje migratorio. De poseer datos del viaje de pre-muda (donde también los pingüinos se encuentran en el agua por largo periodos de tiempo) los hemos descartado.

Para calcular las características de los viajes utilizamos el paquete *track2KBA* (Beal et al. 2021) de R utilizando únicamente el viaje más probable para cada individuo. Así calculamos para cada individuo la distancia máxima alcanzada (desde la colonia al punto más lejano en línea recta), la distancia total y la dirección angular (ángulo entre el punto más lejano y la ubicación de la colonia tomando como 0° al norte geográfico).

Luego, estas variables fueron utilizadas, una por vez, en modelos lineales como variables respuestas (paquete *nlme*, Pinheiro et al. 2023). Estos modelos incluyeron como variables predictivas el sexo, la especie, el año de estudio, las interacciones dobles entre la especie y el sexo, y la especie y el año, y la interacción triple. Se generaron un total de 64 modelos mediante la función *dredge* del paquete *MuMin* (Bartón 2023). Los modelos fueron clasificados según el Criterio de Información de Akaike corregidos para muestras pequeñas (AICc). Siguiendo un criterio de parsimonia, consideramos como competitivos a todos los modelos con un delta AICc < 4. Para obtener estimaciones robustas de los parámetros realizamos un promedio de modelos sobre este conjunto (model averaging). Para evaluar si un predictor fue informativo dentro de este conjunto de modelos, examinamos sus intervalos de confianza al 95% con la función *confint*. Las variables predictivas con un intervalo de confianza que incluyó al cero se consideraron no informativas, mientras las que excluían al cero son consideradas importantes

para la varianza de la variable respuesta (Grueber et al. 2011). Para las variables informativas, se realizaron comparaciones múltiples a posteriori utilizando Medias Marginales Estimadas (EMMeans) con el paquete *emmeans* (Lenth 2024), considerando un nivel de significancia de  $\alpha = 0.05$ .

Para el segundo objetivo, evaluar la superposición de las áreas utilizadas por los pingüinos con los frentes marinos, determinamos la ubicación de los frentes presentes durante la temporada fría a partir de la distribución climatológica de los gradientes de temperatura superficial del mar (TSM) y de salinidad, como se reportó en Acha et al. (2020). Para estimar el grado de superposición utilizamos la totalidad del set de datos de viajes migratorios. Para ello, primero creamos un mapa de densidad de ocurrencia en el espacio con los viajes de cada pingüino, para cada colonia. Las celdas de este mapa tienen una resolución de  $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ . Luego convertimos la densidad a una escala entre 0 y 1, y filtramos las celdas con mayor presencia (1 - 0.3), eliminando los valores bajos de ocurrencia. Finalmente solapamos estas celdas con las celdas de cada frente, quedándonos con el número de celdas que sí solapan con el frente, valor que luego dividimos por el total de las celdas con mayor presencia de los pingüinos para obtener un porcentaje.

## RESULTADOS

### Viajes migratorios del Pingüino de Magallanes (PM) y Penacho Amarillo (PPA)

La distancia máxima alcanzada fue explicada por el modelo nulo. Sin embargo, tanto la especie como el sexo estuvieron presentes en los tres modelos que también resultaron plausibles, pero estas variables se consideran no informativas, ya que sus intervalos de confianza (IC) del 95% incluyeron al cero (Material Suplementario Tabla 2; media  $\pm$  SD: PPA =  $1208 \pm 206$  km,  $n = 42$ ; PM =  $1166 \pm 490$  km,  $n = 65$ ).

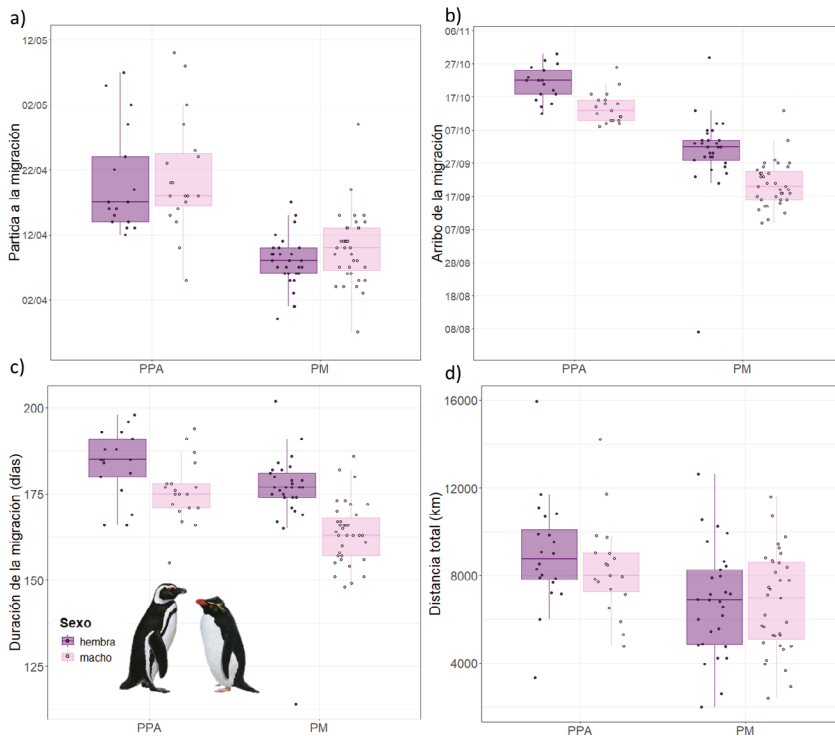
La distancia total recorrida fue mayor en el PPA que el PM (media  $\pm$  SD: PPA =  $8651 \pm 2360$  km,  $n = 39$ ; PM =  $6778 \pm 2325$  km,  $n = 64$ ; Fig. 1; Material Suplementario Tabla 2): de acuerdo con el análisis multi-modelo, la especie fue el único predictor informativo (IC 95% excluyó el cero; Material Suplementario Tabla 3), siendo el factor principal en los modelos con mayor soporte. El sexo y la interacción entre la especie y el sexo estuvieron presentes en los modelos importantes, sin embargo, se consideran no informativos. Los análisis post-hoc confirmaron que las diferencias entre especies fueron consistentes para ambos sexos (Contraste PPA-PM: Hembras: Estimado  $\pm$  SE =  $1901 \pm$

511,  $t$ -ratio = 3.72,  $p < 0.00$ ; Machos: Estimado  $\pm$  SE = 1834  $\pm$  511,  $t$ -ratio = 3.59,  $p < 0.00$ ).

La dirección angular fue explicada por un conjunto de cuatro modelos con AIC  $< 4$  (Material Suplementario Tabla 2). Uno de los modelos incluyó el año de estudio, la especie y la interacción entre ambos factores como predictores. Otro modelo incluyó además al sexo, y el finalmente un modelo más incluyó además la interacción entre el sexo y especie (Material Suplementario Tabla 2). Sin embargo, solo el año y su interacción con la especie resultaron los predictores informativos (IC 95% excluyeron el cero). La dirección de todos los viajes de los PM fue de media  $\pm$  SD 36.7  $\pm$  24.5°NE (rango = 32°- 44.3°,  $n = 65$ ), mientras que la de los PPA fue de 47  $\pm$  32.6° NE (rango = 36.3°- 73.7°,  $n = 42$ ). Justamente en 2021, el PPA se desplazó en un ángulo de 73.7  $\pm$  17.2° NE, viajando más al este de lo habitual (Fig. 2). Esta diferencia fue estadísticamente importante entre los PPA de 2021 y los PM de 2022 y 2024 (Contrastes Post hoc: PPA:2021-PM:2022 Estimado  $\pm$  SE = 40.46  $\pm$  10.76,  $t$ -ratio = 3.76,  $p = 0.01$ ; PPA:2021-PM:2024 Estimado  $\pm$  SE = 39.08  $\pm$  11.36,  $t$ -ratio = 3.44,  $p = 0.02$ ; Material Suplementario Tabla 3). Los demás con-

tes resultaron no significativos ( $0.11 < p < 1$ ; PPA:2021 – PPA:2022  $p = 0.07$ ). Además, ni el sexo ni sus interacciones aportaron información significativa al modelo (Material Suplementario Tabla 3).

El modelo con el AIC más pequeño que explicó la fecha de inicio de la migración incluyó el sexo, el año de estudio, la especie y la interacción entre especie y año. Sin embargo, otros cuatro modelos fueron importantes e incluyeron también la interacción entre especie y sexo (Fig. 1; Material Suplementario Tabla 2). Los predictores informativos fueron la interacción año-especie, y también el año y la especie (todos excluyeron el cero en los IC 95%). El PM abandonó la colonia antes que PPA en todos los años (media  $\pm$  SD: PPA = 110  $\pm$  8.17 días (~ 20 de abril),  $n = 45$ ; PM = 99  $\pm$  4.91 días (~ 9 de abril),  $n = 67$ ) independientemente del sexo, no encontrándose diferencias significativas entre machos y hembras dentro de cada especie (Contrastes entre sexos: PPA  $p = 0.61$ , PM  $p = 0.57$ ; Material Suplementario Tabla 3). La fecha de partida mostró una interacción significativa entre el año y la especie ( $p = 0.01$ ; Material Suplementario Tabla 2). Este efecto se debió a un retraso excepcional en la PPA



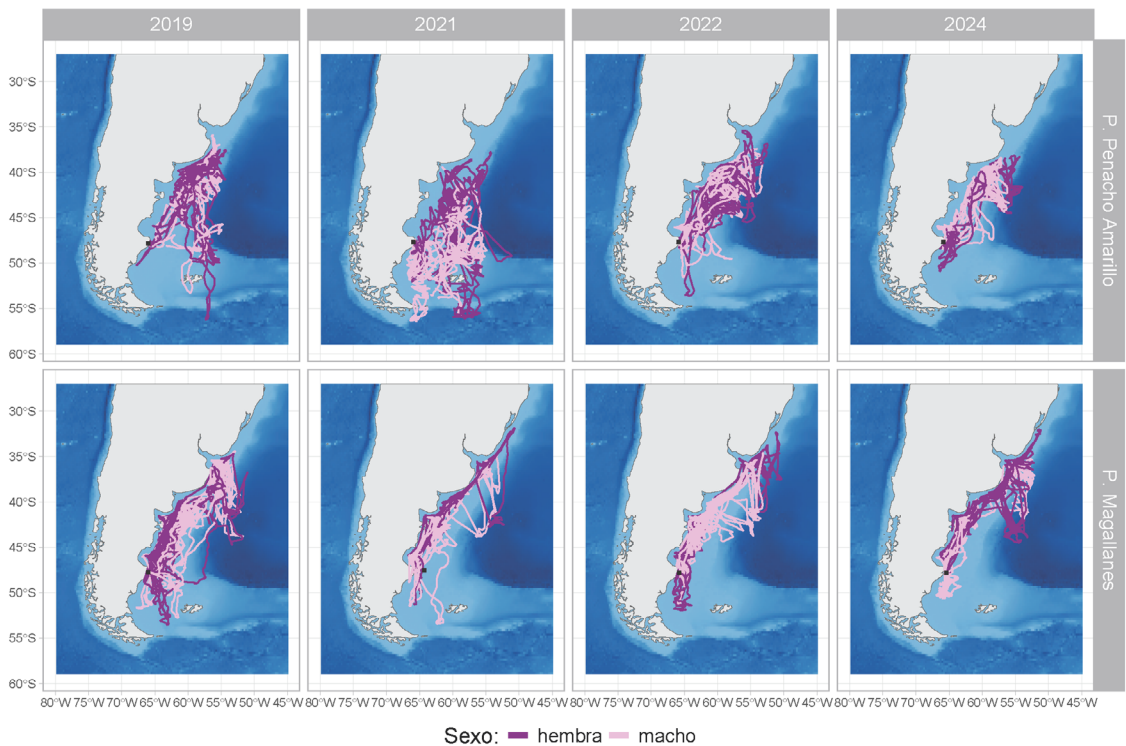
**Figura 1.** Características de los viajes migratorios de los Pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) de Isla Quiroga y del Pingüino Penacho Amarillo (*Eudyptes chrysocome*) de Isla Pingüino, ambos nidifican cercanos en la localidad de Puerto Deseado, Argentina. Los diagramas de cajas muestran las diferencias entre los sexos en cuanto a: a) las fechas de partida, b) arribo (los años están agrupados), y c) la duración de la migración (total de días), y d) la distancia total recorrida (en km). Las cajas representan el primer y tercer cuartil (25 y 75%), las líneas dentro de las cajas la mediana, los bigotes (líneas de dispersión) indican los rangos intercuartílicos y los puntos los valores. Los datos más oscuros corresponden a hembras y los más claros a los machos.

durante 2021, donde los individuos partieron hacia sus áreas de invernada en promedio el día  $116 \pm 2$  (~ 26 de abril), significativamente más tarde que en 2019 (media  $\pm$  SE:  $106 \pm 2$ ; Post-hoc  $p = 0.01$ ) y 2024 ( $106 \pm 2$ ; Post-hoc  $p = 0.02$ ). Por el contrario, los PM mantuvieron una notable estabilidad interanual en sus fechas de partida (rango de medias: 98–100; todos los contrastes interanuales  $p > 0.90$ ). Como consecuencia de este desfase asimétrico, la diferencia cronológica entre ambas colonias se duplicó en 2021, alcanzando los 16.1 días de diferencia ( $p < 0.00$ ) frente a los 7.90 días observados en 2019 ( $p = 0.02$ ).

La fecha de arribo a la colonia (fin de la migración) fue explicada por dos modelos relevantes (AIC < 4) que incluyeron la especie, el sexo, el año de estudio y la interacción entre sexo y especie (Fig. 1; Material Suplementario Tabla 2). La especie, el año y sexo resultaron predictores informativos (IC 95% excluyeron el cero; Material Suplementario Tabla 3). Los PM arribaron antes que los PPA a las colonias (Post-hoc Estimado  $\pm$  SE =  $22 \pm 1.70$ , t-ratio = 12.96,  $p > 0.00$ ; media  $\pm$  SE: PPA =  $290 \pm 5.94$  días (~ 17 de octubre),  $n = 36$ ; PM =  $268 \pm 11$  días (~ 25 de septiembre),  $n = 64$ ). En cuanto

a las variaciones anuales, los contrastes a posteriori confirmaron una diferencia significativa entre 2019 y 2022 entre los pingüinos (Estimado  $\pm$  SE =  $7.07 \pm 2.09$  días, t-ratio = 3.38,  $p = 0.06$ ). Los demás contrastes interanuales no fueron significativos tras el ajuste de comparaciones múltiples ( $p > 0.16$ ). Los machos llegaron siempre antes que las hembras, independientemente de la especie y año (Post-hoc, Estimado  $\pm$  SE =  $8.25 \pm 1.66$ , t-ratio = 4.96,  $p < 0.00$ ). De este modo, los machos de PM fueron los primeros en arribar, seguidos por las hembras de PM, quienes llegaron antes que los machos de PPA, siendo las hembras de PPA las últimas en completar la migración (media  $\pm$  SE: día Juliano: PM $\sigma$  =  $264 \pm 7$ , PM $\varphi$  =  $274 \pm 13$ , PPA $\sigma$  =  $287 \pm 4$ , PPA $\varphi$  =  $294 \pm 5$ ; Material Suplementario Tabla 3).

La duración del período migratorio fue explicada por dos modelos que incluyeron el año, la especie, el sexo y la interacción sexo:especie (Fig. 1; Material Suplementario Tabla 2). La interacción fue el único predictor que no resultó informativo de los mencionados (IC 95 % incluyó el cero). La migración de los machos duró menos días que la migración de las hembras (media  $\pm$  SD:  $\sigma = 168 \pm 11$  días,  $n = 54$ ;  $\varphi = 179 \pm 13$  días,



**Figura 2.** Viajes migratorios de los Pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) de la colonia de Isla Quiroga y de los Pingüinos Penacho Amarillo (*Eudyptes chrysocome*) de la colonia de Isla Pingüino, Santa Cruz Argentina. Se incluyen viajes para los cuatro años (2019, 2021, 2022, 2024) donde se posee información de ambas especies a la vez. Las colonias están identificadas con un cuadrado negro. Los viajes más claros corresponden a machos y los más oscuros a las hembras. En el eje x puede observarse la longitud marcada como W para el oeste y en el eje y la latitud. Las tonalidades de azul indican una estimación de la profundidad del mar.

$n = 46$ ; Material Suplementario Tabla 2). El PPA pasó más días en el mar que el PM (media  $\pm$  SD: PPA =  $180 \pm 10$  días,  $n = 36$ ; PM =  $169 \pm 13$  días,  $n = 64$ ). Además, los contrastes a posteriori mostraron que la migración en 2019 duró más que en 2021 y 2022 (respectivamente;  $p = 0.04$ ,  $p = 0.02$ ; Material Suplementario Tabla 3).

### Relación entre los viajes migratorios y los frentes marinos

Estas especies utilizaron diferentes áreas de la plataforma continental (Figs. 2 & 3). Además, los PM utilizan diferentes áreas dependiendo de la colonia reproductiva, observándose una tendencia a que individuos de las colonias más al norte utilicen regiones más al norte. El PPA utilizó la zona del Rincón, aunque durante el año 2021 también ocupó el talud (Fig. 2).

El frente más utilizado por los pingüinos fue el frente de El Rincón, el cual fue ampliamente visitado por las colonias del norte y centro del PM, e incluso también por un porcentaje menor de las colonias del sur, y por el PPA (Fig. 3, Tabla 1). El frente del talud fue utilizado esencialmente por el PPA. El frente de la Corriente Patagónica fue usado en menor medida por los PM del centro y en gran medida por los PM del sur de la distribución (Fig. 3, Tabla 1). El frente del Río de la Plata no solapó con la distribución de los pingüinos de las diferentes colonias estudiadas.

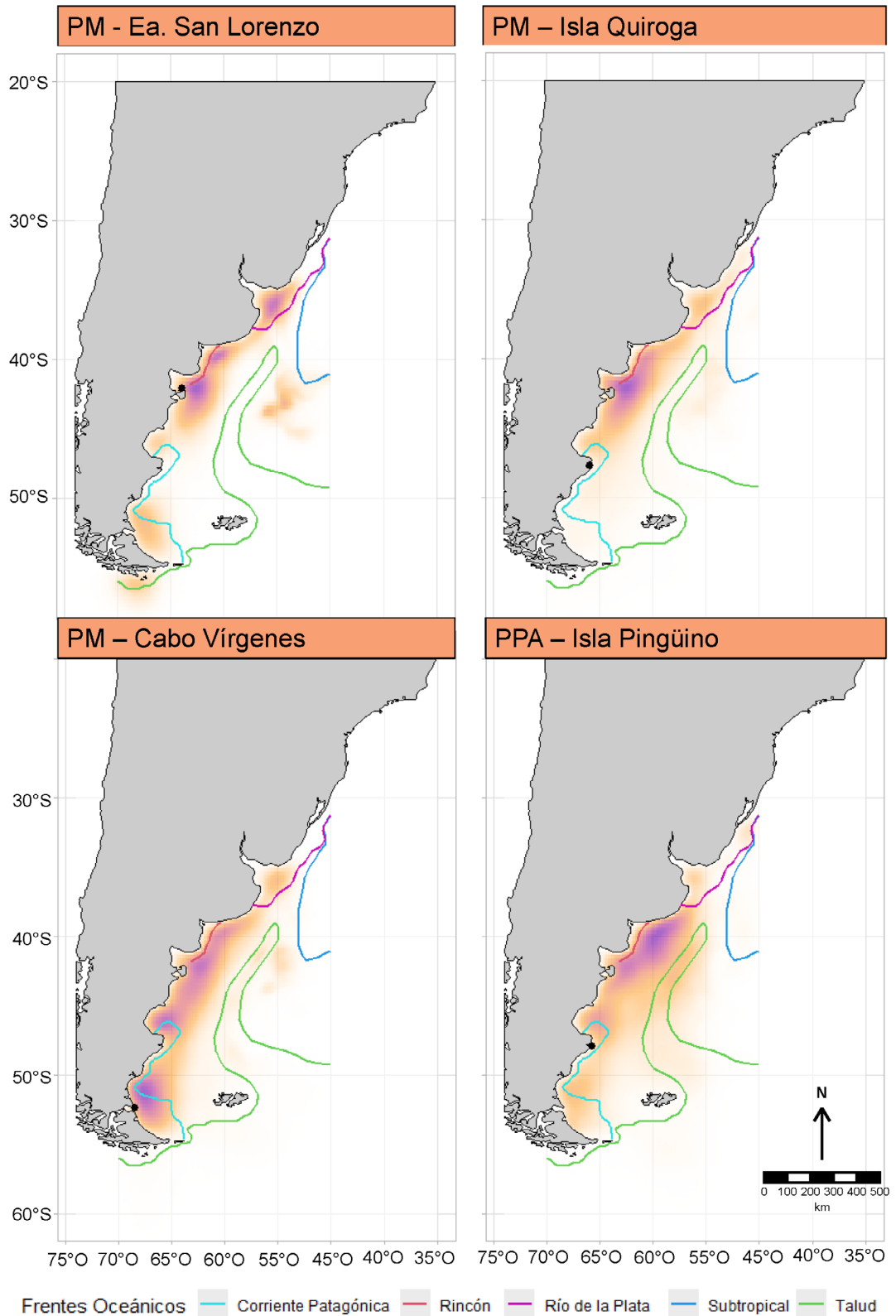
## DISCUSIÓN

En este trabajo, hemos encontrado diferencias interespecíficas en las características de los viajes migratorios del Pingüino de Magallanes (PM) y del Pingüino Penacho Amarillo (PPA) que se reproducen en colonias muy cercanas en Puerto Deseado. Además, hemos encontrado diferencias en la intensidad de uso de los frentes marinos de acuerdo a la colonia y especie. Especialmente importante para estas especies fue la zona del frente de El Rincón, la cual involucra aguas de la boca del Golfo San Matías, en Río Negro, y las del sur de la provincia de Buenos Aires, además de conformar un Parque Nacional Marino y Reserva Natural.

En estudios previos realizados en Isla Quiroga e Isla Pingüino, se ha visto que el PM y PPA comparten parcialmente las áreas utilizadas durante la migración, en mayor proporción comparten el nicho oceanográfico (concentraciones de clorofila, temperatura, salinidad), pero no comparten el nicho isotópico—demostrando distintas dietas (Barrionuevo et al. 2025). Para completar el entendimiento de la segregación migratoria era necesario realizar una comparación de los parámetros de los viajes. En cuanto a las carac-

terísticas de los viajes migratorios, los PPA viajaron casi 2000 kilómetros más que los PM. Esta diferencia en kilómetros probablemente no se deba a una mayor capacidad de natación de los PPA, ya que incluso son un poco más pequeños que los PM (Boersma et al. 2013, Pütz et al. 2013). Además, los PPA bucean a menores profundidades medias que los PM durante la reproducción (Pütz et al. 2006b, Sala et al. 2014, Dehnhard et al. 2016, Rosciano et al. 2022). La diferencia tampoco puede ser explicada por la distancia máxima alcanzada, ya que no encontramos diferencias entre las especies, ni por la duración de la migración, ya que, si bien la migración de los PPA duró 10 días más que la de los PM, esto no alcanza para explicar 2000 km más de recorrido. Por lo tanto, probablemente el mayor recorrido esté vinculado a un mayor movimiento diario de los PPA respecto de los PM. En ambas especies, las hembras migraron más tiempo que los machos, aunque esa diferencia fue mucho mayor en los PM (15 días más vs. 8 días más en PPA). La diferencia en la duración de la migración entre los sexos es explicada por las diferencias en el arribo (10 días antes los machos de PM que las hembras, y 7 días antes los machos de PPA que las hembras), ya que la partida fue en fechas similares entre los sexos de las especies. En general, los pingüinos machos llegan antes que las hembras a los sitios de nidificación para acondicionar y defender sus nidos (Boersma et al. 2013). A su vez, hubo diferencias entre especies para las fechas de arribo y partida; los PM salen aproximadamente 11 días antes a la migración que los PPA, y además llegan de vuelta a la colonia antes que los PPA; 23 días de diferencia entre machos de PM y PPA, y 17 días entre las hembras. Esto se traduce directamente en una diferencia en la fenología reproductiva de las especies. En el sitio de estudio las fechas promedio de puesta de los primeros huevos son el 10 de octubre para los PM y el 7 de noviembre para los PPA (Lera et al. 2023).

Durante la migración sería esperable encontrar que los pingüinos utilicen los frentes marinos, aunque dada la dieta de los mismos, esperaríamos no encontrar una superposición absoluta entre los frentes marinos y el uso de hábitat de los pingüinos. El PM consume principalmente peces, como Anchoíta (*Engraulis anchoita*) y Sardina Fueguina (*Sprattus fuegensis*), pero también calamares y crustáceos (Boersma et al. 2013, Ciancio et al. 2021). Por el contrario, los PPA consumen en estratos inferiores de la cadena trófica consumiendo larvas de esas especies de sardina, calamares y crustáceos (Pütz et al. 2013). Al respecto, encontramos que las distintas colonias utilizaron de manera diferente los frentes de la plataforma argentina. El PPA de Isla



**Figura 3.** Mapas de densidad de ocurrencia durante la migración para el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus* - PM) en tres colonias y para el Pingüino Penacho Amarillo (*Eudyptes chrysocome* - PPA) que nidifica en Isla Pingüino. La ocurrencia se encuentra estandarizada de 0-1, donde uno es la mayor ocurrencia y cero la menor; se la muestra a través de un degradé de colores continuo de violeta (1) a blanco (0). La localización de cada colonia para cada mapa está señalada con un círculo cerrado negro. Las líneas de distintos colores pertenecen a diferentes frentes que se pueden identificar en las referencias (tomados de Acha et al. 2020).

Pingüino utiliza los frentes en menor proporción que el PM. Solamente el 15% de los sitios que más utilizaron los PPA se solapan con el frente del Rincón y el 8% con el frente del talud. Sin embargo, la zona del Rincón es la zona más utilizada por esta especie. La zona del frente del talud fue especialmente importante en 2021 cuando hubo anomalías positivas de la temperatura superficial del agua (Barrionuevo et al. 2025), demostrando el potencial de ser un sitio importante, como refugio, ante los escenarios de calentamiento global.

En el PM podríamos dividir en tres a la población global de Argentina (excluyendo a la de las Islas Malvinas) de acuerdo a la información disponible de las colonias, su ubicación y tamaño poblacional, y su migración. 1) Las colonias del norte, que en este trabajo estarían representadas por Estancia San Lorenzo, abarcarían las de Río Negro y Chubut (García-Borboroglu et al. 2022) y representarían el 62.4 % de la población total de la Argentina. En este caso la distribución del PM solapó ampliamente con el frente de El Rincón, y si bien no se solapan con otro frente, si se puede observar cómo el frente del Río de la Plata, que constituye el límite oriental de la pluma del río (Piola et al. 2008), parece ser también una frontera oriental para estos individuos. Este frente divide las aguas estuarinas de las marinas, probablemente los pingüinos que aprovechan la región hacia el oeste de este frente están capturando presas de origen estuarino o costero. 2) Las colonias del centro de la distribución reproductiva del PM podrían incluir las del norte/centro de Santa Cruz, de Punta Pájaros a Monte León (Millones et al. 2021) y comprenden el 21.4% de la población total. Los pingüinos del centro de la distribución están representados en este trabajo por la colonia de Isla Quiroga y utilizaron fundamentalmente el frente de El Rincón (70%) y en menor medida el frente de la Corriente Patagónica (1.6%). 3) Por último, las colonias del sur, que abarcaría las del sur de Santa Cruz (Millones et al. 2021) y Tierra del Fuego (Raya Rey et al. 2004), representan el 16.2% de la población. Esta distribución está representada en nuestro trabajo por la colonia de Cabo Vírgenes cuyos

pingüinos utilizaron el frente de la Corriente Patagónica (40%) y El Rincón (15%).

Los sectores norte (1) y centro (2) de la distribución reproductiva del PM, que reúnen la mayor parte de la población, y la colonia de PPA estudiada, usaron preferentemente el área de El Rincón. Este frente abarca aproximadamente desde los 39°S-41° S, se localiza en aguas costeras, de baja profundidad, y está presente todo el año (Acha et al. 2004), se encuentra al sur-sureste de la provincia de Buenos Aires, incluyendo la boca del Golfo San Matías. Esta área representa una de las zonas de mayor desarrollo hidrocarburífero del país, como el polo petroquímico de Bahía Blanca, y en un futuro cercano se desarrollará como un área de carga de petróleo y de gas, con la instalación de boyas y buques desgasificadores en el Golfo San Matías. Por otro lado, es una zona de esfuerzo pesquero relativamente bajo, con áreas de veda durante buena parte del año (Copello et al. 2014). Aquí operan tanto la flota industrial de arrastre de fondo como la flota artesanal de palangre, la primera lo hace durante todo el año, aunque con un menor esfuerzo durante los meses de invierno, cuando los pingüinos utilizan estas aguas. Sin embargo, interacciones directas o indirectas podrían estar ocurriendo en la zona, por la captura incidental de pingüinos o inclusive de especies no blanco, como la Anchoíta (ver Gandini et al. 1998). Si bien existen registros de captura incidental de pingüinos en arrastre de Merluza Común (*Merluccius hubbsi*) o Langostino Patagónico (*Pleoticus muelleri*), su incidencia no parece ser muy alta (Gandini et al. 1998, González-Zeballos & Yorio 2006, Crawford et al. 2017).

Las colonias del norte de la distribución del PM, que representa el 62% de la población analizada en este trabajo, utilizaron el área de la boca del Río de la Plata. La pluma del Río de la Plata conforma una zona de baja salinidad y alta concentración de nutrientes, cuya extensión depende principalmente del caudal del río y la intensidad y dirección de los vientos (Piola et al. 2008). Ha sido reportado que la dinámica de la extensión de

**Tabla 1.** Utilización de los frentes marinos de la plataforma argentina por el Pingüino Penacho Amarillo (*Eudyptes chrysocome*) y el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) detallado por colonia. Los valores se expresan como el porcentaje que cada frente representa dentro del total de celdas de mayor uso de cada colonia.

Especie	Frente Colonia	Corriente Patagónica	El Rincón	Talud	Subtropical	Río de la Plata
Pingüino Penacho Amarillo	Isla Pingüino	0	15.38	7.59	0	0
	San Lorenzo	0	92.31	0	0	0
Pingüino de Magallanes	Isla Quiroga	1.61	69.23	0	0	0
	Cabo Vírgenes	40.32	15.38	0	0	0

la pluma tuvo gran incidencia en el éxito reproductivo de los PM de Punta Tombo (Rebstock & Boersma 2018), colonia del sector norte de acuerdo a nuestra categorización de la distribución nacional de la especie. En cuanto a la pesca comercial es un área de importancia para la flota fresquera de altura y costera. Es un área de pesca de algunas especies presa de los pingüinos, aunque el esfuerzo y la captura total no son altos (Copello et al. 2014). Hay pocos registros de interacciones directas con los pingüinos en flotas de este tipo (e.g., Tamini et al. 2002, Seco Pon et al. 2013).

El frente del talud, que fue utilizado principalmente por el PPA en años anómalos, es un frente permanente y se extiende a lo largo del talud desde el Banco de Burdwood hacia el este, alrededor de las Malvinas y hacia al norte hasta la confluencia entre las corrientes de Malvinas y Brasil (Acha et al. 2004). Hay dos pesquerías principales en esta zona que son la de la Merluza Común y el Calamar (*Illex argentinus*), pero los datos indican que ninguna de ellas tiene un efecto directo significativo sobre los pingüinos en la zona (Tamini et al. 2015, Crawford et al. 2017). Por otro lado, el frente de la Corriente Patagónica fue utilizado en gran medida por el sector sur de la distribución del PM, pero este sector solamente representa el 16% de la población estudiada. Este frente es clave para la cría y distribución de adultos presas de los pingüinos como la Sardina Fueguina (*Sprattus fuegensis*; Madirolas et al. 2000) y *Grimothea gregaria* (Diez et al. 2016).

En síntesis, los frentes asociados a las aguas de la provincia de Buenos Aires parecen resultar claves como áreas de alimentación de los pingüinos, en especial para los PM, durante el período no reproductivo. Los PPA, utilizan estos frentes, aunque en mucha menor medida. Afortunadamente, hasta el momento la pesca comercial no parece representar un problema durante los meses de invierno para los pingüinos que utilizan esa zona, ni por competencia por presas ni por capturas (Crawford et al. 2017). La identificación de las áreas más utilizadas durante la migración de los pingüinos y su consecuente protección, en especial referido a actividades extractivas de gran escala, se torna imprescindible para la conservación de los pingüinos que nidifican en el Mar Argentino, más aún en el marco de un contexto de desarrollo hidrocarburífero dentro de la plataforma continental y, al mismo tiempo, de un proceso de cambio global, donde existe ya evidencia de cambios registrados en áreas marinas de la plataforma continental argentina (Franco et al. 2020).

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Nahuel Marchisio, Annick Morgenthaler, Ana Millones, Javier Fernández de Darwin Expeditions, Ariel Serra, Ralph Vanstreels, Víctor Flores y Daniela Hernández del Consejo Agrario de Santa Cruz, Flavio Quintana, Gabriela Blanco, Tincho Brogger y Juan Cruz Martín por su ayuda en el campo. A Amanda Manero y los torreros de la Armada Argentina por la logística en Cabo Virgenes. A Simeon Lisovski por su ayuda con los análisis de los geolocalizadores. A Alberto Piola por la información sobre la localización de los frentes marinos. A dos revisores/as anónimos y a la editora en jefe de esta revista quienes realizaron valiosos comentarios para mejorar la primera versión. Este proyecto fue subsidiado por fondos de WCS y Pan American Energy otorgados a EF, y un PICT Joven y un PIBAA otorgado a MB. Los permisos de la provincia de Santa Cruz fueron otorgados por el Consejo Agrario a Esteban Frere.

## MATERIAL SUPLEMENTARIO

Accedé al material suplementario de este artículo, visitando <https://doi.org/10.56178/eh.v41i1.1537>.

## REFERENCIAS

- Acha EM, Iribarne O, Piola A (ed) (2024) The Patagonian Shelf-break Front. Ecology, Fisheries, Wildlife Conservation. Springer Cham, Aquatic Ecology Series. Pp. 282. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-52504-9>
- Acha EM, Mianzan HW, Guerrero, RA, Favero M, Bava J (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America: physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44(1-2):83-10. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.05.007>
- Acha EM, Viñas MD, Derisio C, Alemany D, Piola A (2020) Large-scale geographic patterns of pelagic copepods in the Southwestern Atlantic: physical and biological drivers. *Journal of Marine Systems* 204:103281. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.103281>
- Ainley DG, Wilson RP (2023) The aquatic world of penguins: biology of fish-birds. Springer Cham. Pp. 567. <https://doi.org/10.1007/978-3-031-33102-2>
- Alemany D, Acha EM, Iribarne O (2009) The relationship between marine fronts and fish diversity in the Patagonian Shelf Large Marine Ecosystem. *Journal of Biogeography* 36(11):2111-2124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02150.x>
- Alemany D, Iribarne O, Acha EM (2018) Marine fronts as preferred habitats for young Patagonian hoki (*Macruronus magellanicus*) in the southern Patagonian shelf. *Marine Ecology Progress Series* 588:191-200. <https://doi.org/10.3354/meps12461>

- Baldassin P, Taniguchi S, Gallo H, Maranhão A, Kolesnikovas C, Amorim DB, ... Montone RC (2016) Persistent organic pollutants in juvenile Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) in South America. *Chemosphere* 149:391-399. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.01.077>
- Barrionuevo M, Ciancio J, Steinfurth A, Frere E (2020) Geolocation and stable isotopes indicate habitat segregation between sexes in Magellanic penguins during the winter dispersion. *Journal of Avian Biology* 51(2). <https://doi.org/10.1111/jav.02347>
- Barrionuevo M, Frere E (2024) Partial migration in Magellanic penguins. *Journal of Avian Biology* 2024(3-4):e03203. <https://doi.org/10.1111/jav.03203>
- Barrionuevo M, Frere E, Quintana F, Ciancio J, Marchisio N, Lisovski S (2023) Within-and among-colony variation in non-breeding dispersion of Magellanic penguins breeding along the coast of Argentina. *Marine Ecology Progress Series* 721:151-160. <https://doi.org/10.3354/meps14442>
- Barrionuevo M, Lisovski S, Morgenthaler A, Millones A, Frere E (2025) Different Migration Strategies Under Warming Ocean Anomalies in Penguins: A Study of Spatial, Oceanographic, and Isotopic Niche Segregation. *Journal of Ornithology* 167:325-337. <https://doi.org/10.1007/s10336-024-02213-9>
- Bartoń K (2023) MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.47.5. [URL: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>]
- Baylis AM, Orben RA, Pistorius P, Brickle P, Stanilan I, Ratcliffe N (2015) Winter foraging site fidelity of king penguins breeding at the Falkland Islands. *Marine Biology* 162(1):99-110. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2561-1>
- Baylis AM, Tierney M, Orben RA, Gonzalez de la Pena D, Brickle P (2021) Non-breeding movements of Gentoo Penguins at the Falkland Islands. *Ibis* 163(2):507-518. <https://doi.org/10.1111/ibi.12891>
- Beal M, Oppel S, Handley J, Pearmain EJ and others (2021) track2KBA: an R package for identifying important sites for biodiversity from tracking data. *Methods in Ecology and Evolution* 12(12):2372-2378. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13713>
- Biotrack (2013) M-series geolocator user manual V11. Lotek UK Ltd, Wareham
- BirdLife International (2020a) *Spheniscus magellanicus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020:e.T22697822A157428850. [URL: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T22697822A157428850.en>]. (04/06/2026)
- BirdLife International (2020b) *Eudyptes chrysocome*. The IUCN Red List of Threatened Species 2020:e.T22735250A182762377. [URL: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-3.RLTS.T22735250A182762377.en>]. (04/06/2024)
- Boersma PD (1987) El Niño behind penguin deaths? *Nature* 327(6118):96-96. <https://doi.org/10.1038/327096a0>
- Boersma PD (2008) Penguins as marine sentinels. *Bioscience* 58(7):597-60. <https://doi.org/10.1641/B580710>
- Boersma PD, Frere E, Kane O, Pozzi LM, Pütz K, Raya Rey AN, ... Garcia Borboroglu JP (2013) Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*). In: Borboroglu PG, Boersma PD (eds) *Penguins: natural history and conservation*. University of Washington Press, Seattle, WA. Pp. 233-263
- Boersma PD, Rebstock GA (2014) Climate change increases reproductive failure in Magellanic penguins. *PLOS One* 9(1):e85602. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085602>
- Ciancio JE, Yorio P, Buratti C, Colombo GÁ, Frere E (2021). Isotopic niche plasticity in a marine top predator as indicator of a large marine ecosystem food web status. *Ecological Indicators* 126:107687. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107687>
- Clarke J, Kerry K (1994) The effects of monitoring procedures on Adélie penguins. *CCAMLR Science* 1:155-164
- Copello S, Pon JPS, Favero M (2014) Spatial overlap of Black-browed albatrosses with longline and trawl fisheries in the Patagonian Shelf during the non-breeding season. *Journal of Sea Research* 89:44-51. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.10.003>
- Crawford R, Ellenberg U, Frere E, Hagen C, Baird K, Brewin P, ..., Small C (2017) Tangled and drowned: a global review of penguin bycatch in fisheries. *Endangered Species Research* 34:373-396. <https://doi.org/10.3354/esr00847>
- Dehnhard N, Ludynia K, Masello JF, Voigt CC, McGill RA, Quillfeldt P (2016) Plasticity in foraging behaviour and diet buffers effects of inter-annual environmental differences on chick growth and survival in southern rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome*. *Polar Biology* 39(9):1627-1641. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1887-5>
- Di Benedetto APM, Siciliano S (2017) Marine debris boost in juvenile Magellanic penguins stranded in south-eastern Brazil in less than a decade: insights into feeding habits and habitat use. *Marine Pollution Bulletin* 125(1-2):330-333. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.08.053>
- Diez MJ, Cabreira AG, Madirolas A, Lovrich GA (2016) Hydroacoustical evidence of the expansion of pelagic swarms of *Munida gregaria* (Decapoda, Munididae) in the Beagle Channel and the Argentine Patagonian Shelf, and its relationship with habitat features. *Journal of Sea Research* 114:1-12. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2016.05.001>
- Dodino S, Lois NA, Riccialdelli L, Polito MJ, Pütz K, Raya Rey A (2021) Sex-specific spatial use of the winter foraging areas by Magellanic penguins and assessment of potential conflicts with fisheries during winter dispersal. *PLOS One* 16(8):e0256339. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256339>

- Dodino S, Balza U, Riccialdelli L, Polito MJ, Pütz K, Rey AR. (2024). Pre-molt dispersal and use of marine protected areas by Southern Rockhopper Penguins (*Eudyptes chrysocome*) at the southern-most oceanic regions of South America. *Progress in Oceanography* 229:103369. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2024.103369>
- Falabella V, Campagna C, Croxall J (2009) Atlas del mar patagónico. Especies y espacios. Wildlife Conservation Society and BirdLife International, Buenos Aires. Pp. 304
- Favero M, Blanco G, García G, Copello S, Seco Pon JP, Frere E, ..., Gandini P (2011) Seabird mortality associated with ice trawlers in the Patagonian shelf: effect of discards on the occurrence of interactions with fishing gear. *Animal Conservation* 14(2):131-139. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00408.x>
- Franco BC, Defeo O, Piola AR, Barreiro M, Yang H, Ortega L, ... Möller OO (2020) Climate change impacts on the atmospheric circulation, ocean, and fisheries in the southwest South Atlantic Ocean: a review. *Climatic Change* 162(4):2359-2377. <https://doi.org/10.1007/s10584-020-02783-7>
- Frere E, Gandini M, Gandini P, Holik T, Litcheschein V, Oliva Day M (1993) Variación anual en el número de adultos reproductivos en una nueva colonia de Pingüino Penacho Amarillo *Eudyptes crestatus* (Spheniscidae) en la Isla Pingüino (Santa Cruz, Argentina). *Hornero* 13(4):2931-2945. <https://doi.org/10.56178/eh.v13i4.1052>
- Gandini PA, Frere E, Holik TM (1992) Implicancias de las diferencias en el tamaño corporal entre colonias para el uso de medidas morfométricas como método de sexado en *Spheniscus magellanicus*. *Hornero* 13(3):211-213. <https://doi.org/10.56178/eh.v13i3.1067>
- Gandini P, Boersma PD, Frere E, Gandini M, Holik T, Lichtschein V (1994) Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) affected by chronic petroleum pollution along coast of Chubut, Argentina. *The Auk* 111(1):20-27. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2027-2>
- Gandini P, Millones A, Morgenthaler A, Frere E (2017) Population trends of the Southern Rockhopper Penguin (*Eudyptes chrysocome chrysocome*) at the northern limit of its breeding range: Isla Pingüino, Santa Cruz, Argentina. *Polar Biology* 40(5):1023-1028. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-2026-7>
- Gandini PA, Frere E, Pettovello AD, Cedrola PV (1998) Interaction between Magellanic penguins and shrimp fisheries in Patagonia, Argentina. *The Condor* 101(4):783-789. <https://doi.org/10.2307/1370068>
- García-Borboroglu P, Pozzi LM, Parma AM, Dell'Arciprete P, Yorío P (2022) Population distribution shifts of Magellanic Penguins in northern Patagonia, Argentina: Implications for conservation and management strategies. *Ocean & Coastal Management* 226:106259 <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2022.106259>
- García-Borboroglu PG, Boersma PD (eds) (2013) Penguins: natural history and conservation. University of Washington Press
- González-Zevallos D, Yorío P (2006) Seabird use of discards and incidental captures at the Argentine hake trawl fishery in the Golfo San Jorge, Argentina. *Marine Ecology Progress Series* 316:175-183. <https://doi.org/10.3354/meps>
- Green CP, Green DB, Ratcliffe N, Thompson D, Lea MA, Baylis AM, ..., Hindell MA (2023) Potential for redistribution of post-moult habitat for Eudyptes penguins in the Southern Ocean under future climate conditions. *Global Change Biology* 29(3):648-667. <https://doi.org/10.1111/gcb.16500>
- Grueber CE, Nakagawa S, Laws RJ, Jamieson IG (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24(4):699-711. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x>
- Holt KA, Boersma PD (2022) Unprecedented heat mortality of Magellanic Penguins. *The Condor* 124(1) <https://doi.org/10.1093/ornithapp/duab055>
- Lenth RV (2024) emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.10.0. [URL: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>]
- Lera MD, Barrionuevo M, Morgenthaler A, Millones A, Frere E (2023) Phenology and reproductive biology of the southern rockhopper penguin (*Eudyptes chrysocome chrysocome*) at Isla Pingüino (Santa Cruz Province, Argentina). *Polar Biology* 46(8):749-758. <https://doi.org/10.1007/s00300-023-03164-8>
- Lisovski S, Bauer S, Briedis M, Davidson SC and others (2020) Light-level geolocator analyses: a user's guide. *Journal of Animal Ecology* 89(1):221-236. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13121>
- Lisovski S, Sumner MD, Wotherspoon SJ (2015) TwGeos basic data processing for light based geolocation archival tags. [URL: <https://github.com/slisovski/TwGeos>]
- Lois NA, Campagna L, Balza U, Polito MJ, Pütz K, Vianna JA, ..., Mahler B (2020) Metapopulation dynamics and foraging plasticity in a highly vagile seabird, the southern rockhopper penguin. *Ecology and Evolution* 10(7):3346-3355. <https://doi.org/10.1002/ece3.6133>
- Madirolas A, Sánchez R, Hansen J, Alvarez Colombo G, Reta R (2000) Distribución, abundancia, biología y hábitat de la sardina fueguina *Sprattus fuegensis*. Informe Técnico INIDEP. Pp. 46
- Mendez-Sanhueza S, Torres M, Pozo K, Del Aguila G, Hernandez F, Jacobsen C, Echeverry D (2023) Microplastics in seabird feces from coastal areas of central Chile. *Animals* 13(18):2840. <https://doi.org/10.3390/ani13182840>
- Millones A, Morgenthaler A, Gandini P, Frere E (2021) Population numbers of the Magellanic penguin along its central-southern distribution in Argentina: an update after 25 years. *Waterbirds* 44(4):499-

508. <https://doi.org/10.1675/063.044.0411>

- Morgenthaler A, Frere E, Rey AR, Torlaschi C, Cedrola P, Tiberi E, ..., Millones A (2018) Unusual number of Southern Rockhopper Penguins, *Eudyptes chrysocome*, molting and dying along the Southern Patagonian coast of Argentina: pre-molting dispersion event related to adverse oceanographic conditions? *Polar Biology* 41(5):1041-1047. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2264-x>
- Neto HG, Bantel CG, Browning J, Della Fina N, Ballabio TA, de Santana FT, ... Barbosa CB (2021) Mortality of a juvenile Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*, *Spheniscidae*) associated with the ingestion of a PFF-2 protective mask during the Covid-19 pandemic. *Marine Pollution Bulletin* 166:112232. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112232>
- Newton I (2008) *The Migration Ecology of Birds*. Elsevier Academic Press, London
- Oehler DA, Marin M, Kusch A, Danielle L, Weakley LA, Fry WR (2018) Foraging ranges in Southern Rockhopper Penguins (*Eudyptes chrysocome chrysocome*) on Isla Noir, Chile. *International Journal of Avian & Wildlife Biology* 3(4):320-325. <https://doi.org/10.15406/ijawb.2018.03.00109>
- Pinheiro J, Bates D, R Core Team (2023) *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-164. [URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>]
- Piola AR, Romero SI, Zajaczkowski U (2008) Space-time variability of the Plata plume inferred from ocean color. *Continental Shelf Research* 28(13):1556-1567. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2007.02.013>
- Piola AR, Palma ED, Bianchi AA, Castro BM, Dottori M, Guerrero RA, ..., Saraceno M (2018) Physical oceanography of the SW Atlantic Shelf: a review. Plankton ecology of the Southwestern Atlantic: From the Subtropical to the Subantarctic realm. Pp. 37-56
- Pütz K, Ingham RJ, Smith JG (2000) Satellite tracking of the winter migration of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* breeding in the Falkland Islands. *Ibis* 142(4):614-622. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2000.tb04461.x>
- Pütz K, Ingham RJ, Smith JG, Lüthi BH (2002) Winter dispersal of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome* from the Falkland Islands and its implications for conservation. *Marine Ecology Progress Series* 240:273-284. <https://doi.org/10.3354/meps240273>
- Pütz K, Raya Rey A, Otley H (2013) Southern rockhopper penguin. *Penguins—natural history and conservation*. University of Washington Press, Seattle. Pp. 113-129
- Pütz K, Rey AR, Schiavini A, Clausen AP, Lüthi BH (2006a) Winter migration of rockhopper penguins (*Eudyptes c. chrysocome*) breeding in the Southwest Atlantic: is utilisation of different foraging areas reflected in opposing population trends? *Polar Biology* 29(9):735-744. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0110-0>
- Pütz K, Rey AR, Huin N, Schiavini A, Pütz A, Lüthi BH (2006b) Diving characteristics of southern rockhopper penguins (*Eudyptes c. chrysocome*) in the southwest Atlantic. *Marine Biology* 149(2):125-137. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0100-3>
- Pütz K, Schiavini A, Rey AR, Lüthi BH (2007) Winter migration of magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) from the southernmost distributional range. *Marine Biology* 152(6):1227-1235. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0770-x>
- Quadri-Adrogué A, Gómez-Ramírez P, García-Fernández AJ, García GO, Seco-Pon JP, Miglioranza KSB (2022) Feather mercury levels in beached Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) in northern Argentina during the non-breeding season. *Environmental Science and Pollution Research* 29(17):24793-24801. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-17565-x>
- R Development Core Team (2021) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Ratcliffe N, Crofts S, Brown R, Baylis AM, Adlard S, Horswill C, ..., Staniland IJ (2014a) Love thy neighbour or opposites attract? Patterns of spatial segregation and association among crested penguin populations during winter. *Journal of Biogeography* 41(6):1183-1192 <https://doi.org/10.1111/jbi.12279>
- Ratcliffe N, Takahashi A, Oulton C, Fukuda M, Fry B, Crofts S, ..., Trathan PN (2014b) A leg-band for mounting geolocator tags on penguins. *Marine Ornithology* 42:23-26
- Raya Rey A, Trathan P, Pütz K, Schiavini A (2007) Effect of oceanographic conditions on the winter movements of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* from Staten Island, Argentina. *Marine Ecology Progress Series* 330:285-295. <https://doi.org/10.3354/meps>
- Raya Rey A, Rosciano N, Liljesthrom M, Sáenz Samaniego R, Schiavini A (2014) Species-specific population trends detected for penguins, gulls and cormorants over 20 years in sub-Antarctic Fuegian Archipelago. *Polar Biology* 37(9):1343-1360. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1526-6>
- Rebstock GA, Boersma PD (2018) Oceanographic conditions in wintering grounds affect arrival date and body condition in breeding female Magellanic penguins. *Marine Ecology Progress Series* 601:253-267. <https://doi.org/10.3354/meps12668>
- Rebstock GA, Boersma PD (2023) Sex-specific migratory behavior in a marine predator results in higher risks to females. *Marine Ecology Progress Series* 725:141-156. <https://doi.org/10.3354/meps14467>
- Rey AR, Trathan P, Pütz K, Schiavini A (2007) Effect of oceanographic conditions on the winter movements of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* from Staten Island, Argentina. *Marine Ecology Progress Series* 330:285-295. <https://doi.org/10.3354/meps330285>

- Rosciano NG, Pütz K, Polito MJ, Raya Rey A (2022) Where's the best supermarket deal? Female Southern Rockhopper Penguins (*Eudyptes chrysocome*) show variable foraging areas during the guard stage at Isla de los Estados, Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 100(999):46-55. <https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0020>
- Sala JE, Wilson RP, Frere E, Quintana F (2014) Flexible foraging for finding fish: variable diving patterns in Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* from different colonies. *Journal of Ornithology* 155(3):801-817. <https://doi.org/10.1007/s10336-014-1065-5>
- Schiavini A, Rey AR (2004) Long days, long trips: foraging ecology of female rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome* at Tierra del Fuego. *Marine ecology progress series* 275:251-262. <https://doi.org/10.3354/meps275251>
- Seco Pon JP, Álvarez VA, Nicolini AT, Rosenthal AF, García GO (2023) Ingestion of marine debris by juvenile Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) in wintering grounds of coastal Argentina. *Marine Pollution Bulletin* 193:115247. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115247>
- Seco Pon JP, Bastida J, Giardino GV, Favero M, Copello S (2019) Seabirds east of Tierra del Fuego, Argentina during a 3D seismic survey. *Ornitología Neotropical* 30:103-111. <https://doi.org/10.58843/ornneo.v30i0.340>
- Seco Pon JP, Copello S, Moretinni A, Lértora HP, Bruno I, Bastida J, Mauco L, Favero M. (2013) Seabird and marine-mammal attendance and by-catch in semi-industrial trawl fisheries in near-shore waters of northern Argentina. *Marine & Freshwater Research* 64(3):237-248. <https://doi.org/10.1071/MF12312>
- Stokes DL, Boersma PD, Davis LS (1998) Satellite tracking of Magellanic Penguin migration. *The Condor* 100(2):376-381. <https://doi.org/10.2307/1370280>
- Tamini L, Perez J, Chiaramonte G, Luis Cappozzo H (2002) Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus* and fish as bycatch in the cornalito *Sorgentinia incisa* fishery at Puerto Quequén, Argentina. *Atlantic Seabirds* 4(3):109-114
- Tamini LL, Chavez LN, Góngora ME, Yates O, Rabuffetti FL, Sullivan B (2015) Estimating mortality of black-browed albatross (*Thalassarche melanophris*, Temminck, 1828) and other seabirds in the Argentinean factory trawl fleet and the use of bird-scaring lines as a mitigation measure. *Polar Biology* 38(11):1867-1879. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1747-3>
- Thiebot JB, Bost CA, Dehnhard N, Demongin L, Eens M, Lepoint G, ..., Poisbleau M (2015) Mates but not sexes differ in migratory niche in a monogamous penguin species. *Biology Letters* 11(9). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0621>
- Trathan PN, García-Borboroglu P, Boersma D, Bost CA, Crawford RJ, Crossin GT, ..., Wienecke B (2015) Pollution, habitat loss, fishing, and climate change as critical threats to penguins. *Conservation Biology* 29(1): 31-41. <https://doi.org/10.1111/cobi.12349>
- Wagner EL, Frere E, Boersma PD (2023) Changing course: Relocating commercial tanker lanes significantly reduces threat of chronic oiling for a top marine predator. *Marine Pollution Bulletin* 193:115195. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115195>
- Wilson RP, Kreye JM, Lucke K, Urquhart H (2004) Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. *Journal of Experimental Biology* 207(15):2649-2662. <https://doi.org/10.1242/jeb.01067>
- Wilson RP, Sala JE, Gómez-Laich A, Ciancio J, Quintana F (2015) Pushed to the limit: food abundance determines tag-induced harm in penguins. *Animal Welfare* 24(1):37-44. <https://doi.org/10.7120/09627286.24.1.037>
- Wotherspoon S, Sumner M, Lisovski S (2016) SGAT: Solar Geolocation for Animal Tracking. R package version 0.1.3. [URL: <https://github.com/SWotherspoon/SGAT>]
- Yamamoto T, Yoda K, Blanco GS, Quintana F (2019) Female-biased stranding in Magellanic penguins. *Current Biology* 29(1):R12-R13. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.11.009>