



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**AJUSTE PLÁSTICO EN LA FECHA DE PUESTA DEL BOBO DE PATAS AZULES EN RELACIÓN A  
LA TEMPERATURA DEL MAR**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**LAURA ARROYO RABASA**

**TUTOR:**

**DR. HUGH DRUMMOND DUREY**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR:**

**DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**DR. SERGIO IVÁN ANCONA MARTÍNEZ**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**CDMX**

**OCTUBRE 2021**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO**

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

**AJUSTE PLÁSTICO EN LA FECHA DE PUESTA DEL BOBO DE PATAS AZULES EN RELACIÓN A  
LA TEMPERATURA DEL MAR**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**LAURA ARROYO RABASA**

TUTOR:

**DR. HUGH DRUMMOND DUREY**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR:

**DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

**DR. SERGIO IVÁN ANCONA MARTÍNEZ**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

CDMX

OCTUBRE 2021



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/938/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de junio de 2021 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Biología Evolutiva de la alumna ARROYO RABASA LAURA con número de cuenta 309545572 con la tesis titulada: "AJUSTE PLÁSTICO EN LA FECHA DE PUESTA DEL BOBO DE PATAS AZULES EN RELACIÓN A LA TEMPERATURA LOCAL DEL MAR", bajo la dirección del DR. HUGH MICHAEL DRUMMOND DUREY, Tutor principal, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO  
Vocal: DRA. KARINA BOEGE PARÉ  
Vocal: DR. ALEJANDRO EMMANUEL GONZÁLEZ VOYER  
Vocal: DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER  
Secretario: DR. SERGIO IVÁN ANCONA MARTÍNEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 29 de septiembre de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX. Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## **Agradecimientos institucionales**

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por brindarme lo necesario para realizar un estudio de posgrado, así como al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM al coadyuvar en mi formación científica.

Agradezco a los apoyos económicos que permitieron que esta investigación fuera posible: a la UNAM por el apoyo PAPIIT grant IN205819; a la Coordinación General de Estudios de Posgrado y a National Geographic Society por la beca PAEP; y al CONACYT por la beca (number 000286) para la estancia de investigación en el CEFECNRS, Montpellier, Francia, la cual enriqueció enormemente el manuscrito de tesis.

Agradezco al SEMARNAT por el permiso de campo en Isla Isabel (517, 574, 5664, 10470, SGPA/DGVS/01323, SGPA/DGVS/3152, SGPA/DGVS/1543, SGPA/DGVS/0491, SGPA/DGVS/1547, SGPA/DGVS/10832, SGPA/DGVS/01916, SGPA/DGVS/00733, SGPA/DGVS/00357, SGPA/DGVS/00505, SGPA/DGVS/00091). Esta tesis sigue los lineamientos de acuerdo a ASAB/ABS Guidelines for the Use of Animals in Research y a todos los requerimientos nacionales de conservación animal y bienestar de vida salvaje.

Agradezco al tutor principal de tesis, Dr. Hugh Drummond, por su compromiso con la investigación, así como por su retroalimentación, apoyo, guía y paciencia en formación como maestra.

Agradezco al comité tutor, el Dr. Juan Fornoni y el Dr. Sergio Ancona, por su contribución en cada paso de este proceso de investigación.

## **Agradecimientos personales**

Agradezco a todos los voluntarios, compañeros y amigos de laboratorio que realizaron colecta de datos de la reproducción del bobo de azules en Isla Isabel desde 1993, esfuerzo que hizo posible esta investigación.

Agradezco a todos los pescadores de San Blas y Boca Camichín por su apoyo logístico y amistad durante el trabajo de campo. Así como al personal de ambos, la Secretaría de Marina y la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Nacionales (SEMARNAT) por su apoyo logístico en campo.

Agradezco a la Dra. Anne Charmantier, por su guía y colaboración en la parte estadística del proyecto, durante mi estancia en el extranjero.

Agradezco al jurado, el Dr. Carlos Cordero, la Dra. Karina Boege, el Dr. Alejandro González, el Dr. Enrique Martínez y el Dr. Sergio Ancona, por su retroalimentación y aprobación del trabajo de tesis, así como por conformar el jurado para el examen de grado.

Agradezco a todos mis colegas, compañeros y amigos del Laboratorio de Conducta Animal y demás Laboratorios del Instituto de Ecología, Vero, Santiago, Ilse, Iker, Dante, Pablo, Iván, Bryan, Tetsu, Cova, Yoli, Diego, Rox, Alex, Rocío, Cris, Hugh y a todos los que falten por nombrar, por su retroalimentación científica, por ver mis presentaciones una y otra vez, por su amistad y apoyo durante estos años, y porque algunos de ustedes me permitieron guiar su práctica de yoga.

Agradezco a mi querida familia, mis papás Adolfo y Laura y mis hermanos Lucy y Adolfo, por su apoyo, paciencia y amor incondicional durante mi proceso de posgrado.

Agradezco a mi mejor amigo y novio, Ángel, por su amor infinito y por estar a mi lado, inspirarme y motivarme en cada paso de mi crecimiento personal y académico.

## Índice

<b>Resumen</b> .....	<b>1</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>3</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>5</b>
<b>Objetivos</b> .....	<b>12</b>
<b>Métodos</b> .....	<b>13</b>
<b>Resultados</b> .....	<b>18</b>
<b>Discusión y conclusiones</b> .....	<b>24</b>
<b>Referencias</b> .....	<b>30</b>
<b>Material suplementario</b> .....	<b>34</b>
<b>Anexo: Artículo para publicación</b> .....	<b>39</b>



## Resumen

En diversos taxa distribuidos en los principales ambientes, se han documentado ajustes fenológicos y funcionales a lo largo de la vida de los individuos, en respuesta al cambio climático. Entre los taxa de aves, uno de los rasgos fenológicos con potencial plástico más estudiado es la fecha de puesta. Las especies de niveles tróficos superiores, como las aves marinas, probablemente son vulnerables a los efectos indirectos del cambio climático, por ejemplo, a través de una menor disponibilidad de presas durante la temporada de crianza. En este estudio, investigamos si en la temperatura de la superficie del mar (TSM) alrededor de la Isla Isabel ha habido un calentamiento a través de los últimos 30 años. A continuación, utilizando las fechas de puesta de 2,882 hembras de bobos de patas azules (*Sula nebouxii*), pertenecientes a 27 cohortes de nacimiento y anilladas al momento de eclosión, describimos la distribución de las fechas de puesta de la población de Isla Isabel desde 1993 hasta 2018; probamos si la variación de la fecha de puesta refleja una plasticidad fenotípica en relación con la TSM alrededor de Isla Isabel; e investigamos si las normas de reacción individual (o plasticidad) varían entre las hembras. Por último, utilizando sólo a las hembras que se reprodujeron 3 o más veces en su vida, comprobamos si la plasticidad es adaptativa.

La TSM no siguió un patrón histórico de calentamiento, sino que varió interanualmente entre 23.08 y 26.54 °C. Las fechas de puesta altamente asíncronas de la población siguieron un patrón bimodal durante un periodo de casi 6 meses entre noviembre y julio, con el 3 de enero como la fecha de puesta mediana. Tras identificar la ventana anual de TSM más relacionada con la fecha de puesta mediana anual (de mediados de diciembre a mediados de febrero), encontramos que la fecha de puesta mediana anual aumenta  $29 \pm 16$  días con cada °C adicional en la ventana. Las normas de reacción de fecha de puesta variaron entre las hembras y que las pendientes de dichas normas de reacción convergieron en los años más adversos (Tabla 4): en el año más frío, las fechas de puesta las hembras variaron ampliamente, poniendo hasta con 200 días de diferencia, pero en el año más cálido las hembras variaron de manera mínima, poniendo todas casi igualmente tarde. Una TSM cálida, que ha sido asociada a menor productividad primaria en el mar

que resulta en pocos recursos alimenticios para el crecimiento y supervivencia de las crías, puede obligar a todas las hembras a retrasar la fecha de puesta. La TSM tuvo menos efecto sobre las fechas de puesta que la variación aleatoria entre años debido a variables no identificadas. Las diferencias en la plasticidad se correlacionaron positivamente con las diferencias en la calidad de las hembras (número de temporadas reproductivas por hembra a lo largo de su vida), y el éxito reproductivo de los individuos a lo largo de su vida (número de reclutas por hembra a lo largo de su vida) aumenta conforme aumenta la calidad de cada hembra, pero no aumenta en relación directa a su plasticidad. La variación entre las normas de reacción de las hembras puede haber sido mal calculada por los modelos lineales de efectos mixtos debido a un mensaje de error llamado "singular fit"; puede ser necesaria una muestra mayor o una aproximación bayesiana. Si la variación entre las pendientes de las normas de reacción individuales no es real, entonces en el pasado se seleccionó una sensibilidad similar a la TSM en todos los individuos, dando como resultado una adecuación similar entre los individuos.

## Abstract

In a variety of taxa from across major environments, phenological adjustments have been documented over individual lifespans, in response to climate change. Among avian taxa, one of the most studied phenological traits with plastic potential is laying date. Species at high trophic levels, like marine birds, are likely to be vulnerable to indirect effects of climate change, for example via diminished availability of prey during the breeding season.

In this study, we investigated whether sea surface temperature (SST) around Isla Isabel has warmed over the past 30 years. Then, using laying dates of 2,882 female boobies (*Sula nebouxii*), from 27 birth cohorts ringed at fledging, we described the distribution of laying dates of the Isla Isabel population from 1993 to 2018; tested whether laying date variation reflects phenotypic plasticity in relation to SST around Isla Isabel; and asked whether individual reaction norms (or plasticity) vary among females. Finally, using only females that bred 3 or more times in their lifetime, we tested whether plasticity is adaptive. SST did not follow a historical pattern of warming, but varied interannually between 23.08 and 26.54 °C. The highly asynchronous laying dates of the population followed a bimodal pattern over a period of nearly 6 months between November and July, with a median laying date of January 3<sup>rd</sup>. After identifying the annual SST window most related to annual mean laying date (mid-December to mid-February), we found that annual mean laying date increases by  $29 \pm 16$  days with each additional °C in the window. Reaction norms in relation to SST varied among females: in the coldest year females' reaction norm intercepts varied substantially, with individuals laying up to 200 days apart, but in the warmest years, females converged on similarly late dates. Warm SST may oblige all laying females to lay late. SST had less effect on laying dates than random variation among years due to unidentified variables. Differences in plasticity were positively correlated with differences in quality (no. of reproductive seasons per female over a lifetime), and individuals' lifetime reproductive success (no. of recruits per female over the lifetime) increased with their quality but not with their plasticity. Variation among females' reaction norms may have been poorly calculated by linear mixed-effects models; a larger

sample or a Bayesian approximation may be needed. If variation among individual reaction norms slopes is not real, then past selection may have shaped similar sensitivity to SST in all individuals, resulting in similar fitness among individuals.

# Ajuste plástico en la fecha de puesta del bobo de patas azules en relación a la temperatura del mar

## Introducción

### Ajustes fenológicos: plasticidad vs. microevolución vía selección natural

En diversos taxa distribuidos en los principales ambientes, se han documentado ajustes fenológicos y funcionales en respuesta al cambio climático (Walter *et al.* 2022; Parmesan & Yohe 2003; Thackeray *et al.* 2010). Estas respuestas ecológicas pueden ocurrir a través de dos procesos no excluyentes: vía cambios en las frecuencias alélicas como respuesta a la selección natural, y/o vía plasticidad fenotípica. En ambos casos, el cambio climático es la fuerza selectiva que modifica tanto la composición genética como el fenotipo de la población (Davies *et al.* 2012). La plasticidad fenotípica se describe como la capacidad de un genotipo determinado para producir distintos fenotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales (Scheiner 1993; Via *et al.* 1995; Pigliucci 2001; West-Eberhard 2003; Sydeman *et al.* 2015). Dicho de otra manera, la plasticidad fenotípica se caracteriza por una norma de reacción, que describe la variación fenotípica de un individuo a través de distintos ambientes, respectivamente (Ghalambor *et al.* 2007; Woltereck 1909). Los rasgos fenotípicos pueden cambiar bajo la influencia de factores ambientales durante la vida de un individuo, en respuesta a ambientes que fluctúan interanual o estacionalmente (Charmantier y Gienapp 2014). Estos dos procesos, la variación en frecuencias alélicas como respuesta a la selección natural y la plasticidad fenotípica, también pueden interactuar simultáneamente. Si algunos individuos son más plásticos que otros dentro de una población, y existe una plasticidad óptima (que maximiza la adecuación), entonces es posible que la selección natural fije la plasticidad óptima, depurando a los individuos con plasticidad no óptima (Ghalambor *et al.* 2007).

Para especies de vida larga, como las aves marinas, los cambios ambientales suponen una amenaza para su supervivencia y reproducción, por lo que las respuestas plásticas constituyen una de las estrategias principales. En este estudio, investigamos: si

existe plasticidad fenotípica a lo largo de la vida de los individuos en una población de aves marinas tropicales (*Sula nebouxii*); si esta plasticidad difiere entre individuos, y finalmente, si esta plasticidad puede hacer frente a cambios ambientales prolongados y direccionales, y ser una rasgo funcional. Estas cuestiones biológicas sólo pueden responderse analizando datos longitudinales de la variación fenológica de los individuos (por ejemplo, en las fechas de migración o en las fechas de puesta).

### **La fecha de puesta como rasgo fenológico y plástico en aves**

La plasticidad fenológica de la fecha de puesta es uno de los rasgos más estudiados entre los taxa de aves en relación con el cambio climático (por ejemplo, Nussey *et al.* 2005; Visser *et al.* 2006; Reed *et al.* 2006; Brommer *et al.* 2008; Charmantier *et al.* 2008; Whelan *et al.* 2016; Saafeld *et al.* 2017; Dobson *et al.* 2017; Ramakers *et al.* 2018; Sauve *et al.* 2019). En estos estudios, los ajustes individuales de la fecha de puesta respondieron a cambios en dos factores ambientales principales: la temperatura (de la superficie del mar en las aves marinas y del aire en las terrestres) y el deshielo (en las especies árticas). La fenología de los niveles tróficos inferiores puede responder de forma diferente a las señales ambientales en comparación con los niveles tróficos superiores, lo que lleva a un desfase fenológico entre los depredadores y sus presas (para ejemplo en sistemas marinos, véase la revisión de Visser y Both 2005; para ejemplos en aves y sus presas, véase Visser *et al.* 2006; Saafeld *et al.* 2017, entre otros).

A lo largo de 47 años, los carboneros comunes (*Parus major*) de Oxford, Reino Unido, adelantaron su calendario de fecha de puesta 14 días en correlación con un aumento de las temperaturas primaverales (suma de las temperaturas máximas diarias durante marzo-abril: Charmantier *et al.* 2008), manteniendo así su sincronía con la emergencia de orugas, principal alimento de los polluelos (Charmantier *et al.* 2008). Esta sincronía de las fechas de puesta con el aumento de la temperatura del aire en los últimos 20 años ha sido común en distintas especies de aves (Møller *et al.* 2010; Charmantier y Gienapp 2014). En las hembras de carbonero común, se dedujo que la plasticidad durante el desarrollo de los individuos, más que la respuesta genética a la selección, permitió a los

carboneros ajustar sus fechas de puesta al aumento de las temperaturas, permitiendo a la población hacer frente al cambio climático acumulado (Charmantier *et al.* 2008). Esto porque que la selección natural tendría que haber sido cuatro veces más fuerte que la observada en la fecha de puesta, que es un rasgo poco heredable, para igualar la tasa de cambio ambiental a lo largo de los años (Charmantier *et al.* 2008). Por lo tanto, Los autores también sugirieron que la selección sobre la fecha de puesta es débil porque los carboneros y sus principales presas ajustan su fenología con una sensibilidad similar, lo que resulta en un desfase casi imperceptible entre las fechas de puesta y la abundancia de presas. Esta situación contrasta con lo sucedido en una población holandesa de carboneros, donde la falta de plasticidad en la fecha de puesta dio lugar a un desfase fenológico entre las aves y sus presas y a una fuerte selección para la crianza temprana (Visser *et al.* 2006). Estos ejemplos muestran que la plasticidad fenotípica puede ser una solución para hacer frente al cambio climático y mantener la sincronía depredador-presas durante la reproducción, pero a veces la plasticidad fenotípica es limitada.

Además de las señales ambientales o la disponibilidad de presas durante las temporadas reproductivas, algunos autores sugieren que un importante factor intrínseco que suele influir en la fecha de puesta en las aves marinas es la edad o la calidad de las hembras, donde las hembras más longevas ponen huevos más temprano y tienen mayores resultados reproductivos (por ejemplo, mayor éxito de eclosión, mayor número de volantones, etc.), probablemente porque la madurez y la experiencia mejoran el rendimiento reproductivo (Lewis *et al.* 2012; Cleremont *et al.* 2019; Sauve *et al.* 2019). Por lo tanto, la edad y la experiencia probablemente interactúan con las condiciones ambientales que afectan a la decisión de la fecha de puesta de las hembras.

### **Plasticidad no adaptativa**

Además, no todas las respuestas plásticas son adaptativas. Algunas pueden ser respuestas obligadas, generalmente resultado de condiciones ambientales estresantes, o de limitación de nutrientes (Galambor *et al.* 2007). Los recursos limitados en ambientes desfavorables pueden cambiar la expresión fenotípica de los individuos de baja condición,

lo que resulta en una menor reproducción y/o supervivencia (Arnold *et al.* 2019). También es posible que una respuesta plástica, fijada en el pasado por la selección natural, pueda dejar de ser adaptativa bajo nuevas condiciones ambientales al surgir un nuevo óptimo fenotípico (Ramakers *et al.* 2018). Una variabilidad mínima o imperceptible entre las pendientes de las normas de reacción de los individuos o la plasticidad de los individuos (por ejemplo, Charmantier *et al.* 2008), impide que la selección rastree los cambios en las señales ambientales, dejando a la selección sobre la fecha de puesta poblacional como la única posibilidad de lograr la adaptación (por ejemplo, Ramakers *et al.* 2018). Esta situación puede ser especialmente perjudicial en especies en las que la respuesta a la selección está limitada por una baja heredabilidad o una variación mínima en los interceptos de la norma de reacción (Charmantier *et al.* 2008; Ramakers *et al.* 2018; Sauve *et al.* 2019). Además, con el cambio climático direccional acelerado, el ritmo del cambio fenotípico puede ser demasiado lento para que una población lo soporte (ejemplo en un ave marina ártica: Saafeld *et al.* 2017; meta-análisis: Radchuck *et al.* 2019). Por lo tanto, una vez que se detecta la plasticidad, debemos investigar además si ésta es adaptativa o bien obligada y perjudicial para la adecuación.

### **Plasticidad de la fecha de puesta en las aves marinas**

Las especies de niveles tróficos superiores, como las aves marinas, son especialmente vulnerables a los efectos indirectos de los cambios climáticos cuando la abundancia de sus presas durante la temporada de crianza disminuye a medida que la superficie del mar se calienta (Thackeray *et al.* 2010; Sydeman *et al.* 2012; Hoffman y Sgró 2011; Thackeray *et al.* 2016), o cuando el cambio climático modifica directamente la duración óptima de sus temporadas reproductivas (Charmantier y Gienapp 2014). Un meta-análisis concluyó que entre 1925 y 2015 las poblaciones de aves marinas del mundo no ajustaron sus fechas de puesta en relación con la variación interanual de la temperatura superficial del mar (TSM), ni en relación con el tiempo (Keogan *et al.* 2018). Lo que sugiere inflexibilidad en la fecha de puesta (posiblemente alarmante, si la plasticidad es el único o más probable proceso biológico para hacer frente al cambio climático en estas especies) frente al cambio



climático. Sin embargo, estas conclusiones pueden no ser aplicables a las especies tropicales, ya que las 61 especies y 147 poblaciones del estudio incluían solo dos especies/poblaciones tropicales, el charrán rosado (*Sterna dougallii*) y el bobo de patas azules, ambas con una gran variación interanual en la fecha de puesta promedio. Se desconoce en gran medida la capacidad de las aves marinas tropicales para ajustar la reproducción a la variación de la TSM. Este sesgo puede deberse a la menor variación interanual del clima (en términos de varianza o desviación estándar) en las regiones templadas y árticas en comparación con las tropicales. Poca variación interanual permite un cambio climático acumulativo más rápido a lo largo del tiempo, lo que se convierte en un escenario llamativo para que biólogos ecólogos y evolutivos exploren las respuestas plásticas funcionales. Pero los climas tropicales también cambian a lo largo del tiempo. Estas regiones tienden a una mayor variación interanual y, por tanto, el cambio climático, como el calentamiento, puede ser más lento que en las latitudes más norteñas. Por lo tanto, para investigar si existe plasticidad en el desarrollo en respuesta al cambio climático acumulativo en las especies tropicales, necesitamos décadas de datos climáticos y décadas de datos fenológicos de especies iteróparas que vivan lo suficiente como para experimentar dicho cambio climático.

Los ajustes de la fecha de puesta de las aves marinas se producen en respuesta a señales ambientales que varían interanualmente (Reed *et al.* 2006; Sauve *et al.* 2019) o que siguen una tendencia de calentamiento (es decir, la temperatura del aire o del mar) o el avance del deshielo (Brommer *et al.* 2008; Saalfeld *et al.* 2017), durante las últimas 4 décadas. Cada uno de estos resultados tiene una implicación diferente en el contexto de la adaptación. Como se ha señalado, la mayoría de las poblaciones estudiadas son de latitudes septentrionales. En el arao común (*Uria aalge*), el inicio de la reproducción poblacional se correlacionó negativamente con una condición climática a gran escala, la Oscilación del Atlántico Norte (índice NAO; modelo lineal mixto: Estimación =  $-1,43 \pm 0,59$ ,  $p = 0,013$ ): después de inviernos fríos y secos se retrasó la fecha de puesta en primavera (Reed *et al.* 2006). Dado que la plasticidad de la fecha de puesta de los araos comunes varía extraordinariamente poco entre las hembras, se cree que la selección natural actúa

contra los individuos plásticos, posiblemente porque la sincronía reproductiva es importante en esta especie. En la gaviota común (*Larus canus*), la fecha media de puesta se adelantó 1.43 días por cada °C de calentamiento en las aguas locales, pero la adaptabilidad de esta variabilidad no es clara (Brommer *et al.* 2008). En seis especies de aves pertenecientes a los géneros *Calidris* y *Phalaropus* (correlimos, correlimos semi-palmeado, correlimos de pico largo, falaropo rojo, correlimos pectoral, correlimos occidental) la fecha de puesta anual se adelantó entre 0.1 y 0.9 días en relación al avance del deshielo (Saafeld *et al.* 2017). La respuesta fue insuficiente para hacer frente al adelanto del verano, lo que dio lugar a un desfase fenológico entre el momento de eclosión y el pico de emergencia de insectos, lo que resulta en un impacto negativo en el crecimiento y supervivencia de los juveniles (Saafeld *et al.* 2017). En el arao aliblanco (*Cephus grylle mandtii*), todos los individuos ajustaron sus fechas de puesta anual de forma similar, hasta 7.8 días, en respuesta a la variación anual del deshielo, logrando una mayor adecuación ante deshielos tempranos (Sauve *et al.* 2019). Los autores sugirieron que normas de reacción similares entre individuos fueron fijadas por la selección en el pasado. Por último, una población de charrán común (*Sterna hirundo*), única ave marina con distribución tropical y largas temporadas de reproducción (hasta 5-6 meses) que se evaluó, retrasó su fecha de puesta promedio en 6.7 días en su sitio de reproducción en Alemania por cada grado (°C) adicional de TSM en su sitio de migración en Senegal (Dobson *et al.* 2017). Los autores sugirieron que las aguas cálidas durante el invierno en su sitio de migración significan menos alimento y obligan a los charranes comunes a retrasar su puesta. La escasa evidencia de plasticidad en la fecha de puesta relacionada con la TSM en un ave marina tropical sugiere que dicha plasticidad es obligada en ambientes hostiles. No obstante, se necesitan más estudios para determinar si este escenario es una excepción o una regla general en las aves marinas tropicales.

### **El bobo de patas azules**

El bobo de patas azules anida en islas a lo largo de la costa tropical del Pacífico de América, desde el Golfo de California hasta el norte de Perú (Nelson 1978). La población

de estudio de Isla Isabel, Nayarit, a 28 km de la costa oeste de México (21°51'15" N, 105°53'45" W), es socialmente monógama (Osorio-Beristain y Drummond 1998) y longeva (el individuo más antiguo registrado, 25 años: Ortega *et al.* 2017), y generalmente comienza la reproducción entre los 2 a 6 años de edad (Drummond *et al.* 2003). Tras un periodo de cortejo que comienza en noviembre-diciembre y dura aproximadamente 1 a 4 semanas (Osorio-Beristain y Drummond 1998; Stamps *et al.* 2002), los bobos ponen de 1 a 3 huevos por nido, en intervalos de 5 días, e incuban cada huevo durante 40 días (Nelson 1978).

Los bobos de patas azules se alimentan en un radio de 30 km de sus colonias mediante buceo (Anderson y Ricklefs 1987; Zavalaga *et al.* 2008). Se alimentan de anchoas (*Cetengraulis mysticetus*), arenques (*Ophistonema libertate*, *O. mediraste*, *O. bulleri*) y otros pequeños peces pelágicos, cambiando de dieta año con año en relación con los cambios en la disponibilidad de presas (Ancona *et al.* 2012, González-Medina *et al.* 2018). La reducción del consumo de alimentos de alta calidad (por ejemplo, con gran contenido lipídico y calórico), como las anchoas y los arenques, disminuye el rendimiento reproductivo de los bobos a corto plazo, afectando a la fecha de puesta, al tamaño de la puesta y al éxito de eclosión (González-Medina *et al.* 2018). En la población de estudio, la dieta de los bobos incluye menos arenques en los años de aguas cálidas (Ancona *et al.* 2012). Por tanto, la variación interanual de la anomalía de la temperatura superficial del mar (ATSM, diferencia de 1 a -1 °C respecto a la temperatura promedio de 30 años durante el mismo mes) en un área de 32 km<sup>2</sup> y centrada a 56 km al suroeste de Isla Isabel, podría afectar potencialmente a la reproducción de los bobos (Ancona *et al.* 2011; 2012).

En Isla Isabel, los valores cálidos de SSTA durante el invierno (de mediados de diciembre a mediados de marzo) se asocian con una menor productividad oceánica estacional (Ancona *et al.* 2011), y las aguas cálidas durante el invierno y la primavera (de diciembre a junio) disminuyen la reproducción de los bobos: cada grado (°C) adicional de SSTA aumenta en 0.15 la proporción de parejas que anidan tarde (hasta un 0.87 de las parejas en años muy cálidos), y reduce el tamaño de la puesta en 0.31 huevos, el tamaño de la nidada en 0.55 polluelos y el éxito del nido en 0.45 volantones (Ancona *et al.* 2011).

Del mismo modo, por cada unidad negativa adicional del Índice de Oscilación del Sur (que significa una presión atmosférica más baja a nivel del mar y aguas más cálidas de lo normal), el inicio de la reproducción de los bobos de la Isla Isabel se retrasa 7 días (Ancona *et al.* 2011). Entre 1989 y 2006, la fecha de puesta promedio poblacional osciló entre el 4 de diciembre y el 14 de febrero, lo que supone una diferencia de 72 días, con el 8 de enero  $\pm 19.3$  días ( $\pm$  SD) como la mediana general ( $\pm$  SD) (Ancona *et al.* 2011). Se desconoce si esta enorme variación se debe a la plasticidad individual o a la participación diferencial de distintos segmentos de la población en diferentes años. Si la TSM en Isla Isabel durante el periodo de puesta de los bobos (fechas de puesta más tempranas y más tardías registradas desde 1988 hasta 2018: 5 de noviembre y 7 de julio) se ha calentado en los últimos 30 años, podemos esperar que la plasticidad individual sea la responsable de la gran variación en la fecha de puesta promedio poblacional, donde se espera que la fecha de puesta se retrase después de inviernos más cálidos.

## **Objetivos**

Utilizando datos individuales y longitudinales de 2,882 hembras pertenecientes a 27 cohortes de nacimiento: (1) describimos la distribución de frecuencias de la fecha de puesta en la población de bobos de patas azules de Isla Isabel, durante las últimas 3 décadas; (2) probamos si la plasticidad de la fecha de puesta se correlaciona positivamente con la TSM alrededor de Isla Isabel; e (3) investigamos si dicha plasticidad (expresada con las pendientes individuales de las normas de reacción) varía entre las hembras. Por último, utilizando hembras que se reprodujeron 3 o más veces, (4) comprobamos si la plasticidad de la fecha de puesta es adaptativa.

## **Métodos**

### **Datos reproductivos**

En cada temporada reproductiva (generalmente de febrero a julio) entre 1993 y 2018, los observadores revisaron cada nido cada 3 a 6 días hasta que los volantones emplumaron, registrando la identidad de los padres, las fechas de puesta y el tamaño de la puesta, así como el éxito de eclosión y el número de emplumados, en dos áreas de estudio de 20,800 y 6,089 m<sup>2</sup> (detalles en Drummond *et al.* 2003). Las fechas de puesta de los primeros huevos de cada nidada fueron observadas o se estimadas a partir de las fechas de eclosión o de la longitud del culmen de los pollos utilizando curvas de crecimiento (Drummond *et al.* 1991). Para los análisis, las fechas de puesta se transformaron a su correspondiente fecha juliana, con la fecha de puesta más temprana registrada (5 de noviembre) como día 1. Los eventos de reanidación (es decir, un segundo nido después de que el primero no tuvo éxito, durante la misma temporada; ~30% de todos los nidos) se excluyeron de todos los análisis.

### **Distribución de las fechas de puesta de 1993 a 2018**

Utilizamos las fechas de puesta del primero huevo de 2,882 hembras anilladas al emplumar, pertenecientes a 27 cohortes de nacimiento, que iniciaron la reproducción a la edad de 1 a 12 años ( $4.39 \pm 1.90$  años: Media  $\pm$  SD; edades en las que el reclutamiento es más probable, Drummond *et al.* 2011) para describir la duración, el patrón y la frecuencia de las fechas de puesta de 1993 a 2018.

### **Temperatura superficial del mar (TSM)**

Se utilizaron datos diarios de TSM desde enero de 1992 hasta diciembre de 2018, de una cuadrícula de 60 x 54 km<sup>2</sup> (con una resolución de 4 km) centrada a 5 km al este de Isla Isabel, derivados de los sensores remotos del satélite Pathfinder Advanced Very High-Resolution Radiometer (AVHRR) Versión 5.2 de la NASA. Los datos se obtuvieron del Centro Nacional de Datos Oceanográficos de EE.UU. y de GHRSSST en

<http://pathfinder.nodc.noaa.gov> (datos actualizados del Pathfinder Versión 5.0 y 5.1 descritos en Casey *et al.* 2010). Se descartaron los datos de TSM de baja calidad marcados por el algoritmo Pathfinder (valores negativos y niveles de calidad 1-3).

### **TSM invernal promedio y su varianza de 1988 a 2018**

Para detectar cambios en la TSM local durante la temporada reproductiva de los bobos en la cuadrícula de 60 x 54 km<sup>2</sup> alrededor de Isla Isabel, a lo largo de 31 años (1988-2018), investigamos si la TSM promedio de invierno (de mediados de diciembre a mediados de marzo) y su varianza habían aumentado, disminuido o permanecido neutrales. Utilizamos dos modelos lineales generales (GLM por sus siglas en inglés), cada uno con el año como efecto fijo continuo y, respectivamente, la TSM invernal y la varianza de la TSM como variables de respuesta continuas. Repetimos los GLMs utilizando año<sup>2</sup> (y su expresión lineal) para probar los efectos cuadráticos. La variable año se reescaló con la función 'rescale'.

### **Ventana de TSM**

Para relacionar la variación de la fecha de puesta con la variación de la TSM, identificamos el periodo (durante o antes de la temporada reproductiva) al que los bobos de patas azules ajustan su fecha de puesta, y la medida indicada de temperatura (por ejemplo, fecha de puesta promedio, máxima, mínima, etc.) que mejor se correlaciona con la fecha de puesta promedio anual de los bobos, utilizando el paquete 'climwin' de R (Bailey & van de Pol 2015). No contamos con suficientes medidas repetidas por hembra para que el modelo lineal generalizado de efectos mixtos (GLMM por sus siglas en inglés) contabilizara y computara adecuadamente la estructura aleatoria de las identidades (ID) de las hembras y calculara las ventanas relativas individuales. No obstante, asumiendo que toda la población responde a la misma ventana climática, se buscó la ventana absoluta que mejor predijo la fecha de puesta promedio anual durante los 26 años de estudio, utilizando la función 'slidingwin'. Se buscaron todas las ventanas mensuales posibles entre la cuarta semana anterior a la fecha de puesta más temprana (5 de noviembre) y la fecha de puesta

promedio más tardía (16 de abril). Comparamos cuatro estadísticos agregados para resumir la TSM de cada ventana posible: promedio, máxima, mínima y suma; y sus combinaciones con funciones lineales, cuadráticas y cuadradas (12 combinaciones en total). Para cada ventana posible, 'climwin' creó un modelo con un posible predictor de la TSM y lo comparó con el modelo nulo sin predictor climático. Seleccionó las 12 mejores ventanas con el  $\Delta AIC$  más negativo para cada combinación de respuesta climática. Para determinar si era poco probable que estas 12 ventanas seleccionadas fueran falsos positivos, ejecutamos 40 ventanas aleatorias para cada combinación, esperando que las ventanas seleccionadas tuvieran una menor probabilidad de un  $\Delta AIC$  menos negativo en comparación con el modelo nulo ( $p_{\Delta AIC}$ ), utilizando la función 'randwin'. También obtuvimos la probabilidad de que las 12 ventanas climáticas superen a las 12 mejores ventanas aleatorias ( $p_C$ ). La mejor ventana de las 12 debe tener el  $\Delta AIC$  más negativo,  $p_C < 0.5$  y una duración de importancia biológica; ventanas tan largas como la estación reproductiva no son informativas.

Por último, también investigamos si la TSM la ventana seleccionada por 'climwin' había aumentado, disminuido o permanecido neutral a lo largo de los 26 años de estudio (1993-2018) utilizando un GLM, con el año como efecto fijo continuo y la TSM como variable de respuesta continua.

### **Plasticidad de la fecha de puesta en relación con la TSM**

Para comprobar la plasticidad de la fecha de puesta, utilizamos modelos lineales mixtos (LMM por sus siglas en inglés) con la función 'lmer' del paquete R 'lme4' (Bolker *et al.* 2015). Realizamos una selección de modelos con AICc entre todas las posibles combinaciones de diferentes efectos fijos que podrían tener importancia biológica sobre la fecha de puesta: valores de TSM de la mejor ventana seleccionada por 'climwin', año, edad de la hembra<sup>2</sup> (y su expresión lineal) y la interacción de dos vías TSM x edad de la hembra<sup>2</sup>. Estos efectos fijos comprobaron, respectivamente, si la fecha de puesta poblacional: 1) estaba relacionada positivamente con la TSM, 2) había avanzado o se había retrasado con el tiempo, 3) seguía un patrón en U a lo largo de la vida del individuo, con

hembras de edad-media que ponen huevos más temprano a comparación de cuando son más jóvenes o senescentes (como se ha sugerido para los rasgos reproductivos en estudios anteriores: Velando *et al.* 2006; Beamonte-Barrientos *et al.* 2010; Kim *et al.* 2011), o 4) si las hembras respondían de forma diferente a la TSM a medida que envejecían. Todos los modelos incluyeron la identidad (ID) de la hembra y el año como efectos aleatorios para tener en cuenta, respectivamente, la no independencia de los datos debida a las medidas repetidas en los individuos y a la varianza estocástica a través de los años, que no se debe a nuestro predictor climático. El modelo final se obtuvo promediando los modelos bajo un criterio de peso de Akaike acumulativo del 95% (Burnham y Anderson 2004). Las hembras se reprodujeron en promedio  $4.82 \pm 3.87$  (media  $\pm$  DE) y también incluimos a las que se reprodujeron una sola vez en su vida para tener más poder analítico (siguiendo a Martin *et al.* 2011). Todas las variables se reescalaron con la función 'rescale', por lo que todos los modelos son comparables durante la selección del modelo. En resumen, el modelo nulo básico fue el siguiente:

$$\text{fecha de puesta} \sim (1|ID \text{ de la hembra}) + (1|\text{año}) + 1$$

Al añadir todos nuestros efectos fijos, el modelo saturado fue el siguiente:

$$\text{fecha de puesta} \sim (1|ID \text{ de la hembra}) + (1|\text{año}) + TSM + \text{año} + \text{edad de la hembra} + \text{edad de la hembra}^2 + TSM:\text{edad de la hembra}^2$$

### **Variación individual en la plasticidad de fecha de puesta**

Después de obtener un efecto de la TSM sobre la fecha de puesta, probamos si existe variación entre las normas de reacción individuales. Utilizando el AICc, comparamos el modelo previamente seleccionado con un modelo que incluía los mismos efectos fijos y un efecto aleatorio para el año, junto con un efecto aleatorio para representar las normas de reacción individuales de cada hembra (TSM|ID de la hembra) que permitía que tanto el intercepto como la pendiente variaran entre los individuos. Se seleccionó el mejor modelo



bajo un criterio del mayor peso de Akaike y el menor valor de AICc (Burnham & Anderson 2002). Todas las variables se reescalaron con la función 'rescale', para que todos los modelos fueran comparables durante la selección del modelo.

### **Plasticidad fenotípica adaptativa**

Como medida de plasticidad, obtuvimos las mejores predicciones lineales no sesgadas (BLUPS por sus siglas en inglés) de la pendiente de la norma de reacción de cada hembra (siguiendo a Nussey et al 2005). Para una mejor estimación del BLUPS, sólo se incluyeron en este análisis las hembras con al menos 3 temporadas reproductivas.

Para medir el éxito reproductivo de vida (LRS por sus siglas en inglés) utilizamos el número relativo de reclutas que cada hembra produjo a lo largo de su vida (de 0 a 1 y calculado como: *(no. de reclutas de cada hembra) / (no. máximo de reclutas registrado)*). El LRS tuvo una distribución binomial truncada (ver Tabla S1 para la selección del modelo sobre la distribución del LRS utilizando GLMM con 'Template Model Builder' GLMM-TMB: Brooks et al. 2017).

Para investigar los efectos de la plasticidad de las hembras en LRS, ajustamos modelos mixtos tipo 'competing hurdle' (GLMM-TMB), que toman en cuenta la distribución cero-inflada de la variable de respuesta (Zuur et al. 2009), con la cohorte de nacimiento como efecto aleatorio para representar las diferencias inter-individuales en las condiciones ambientales natales. Un modelo mixto tipo 'competing hurdle' es un modelo de dos partes, que aplica una regresión logística (función 'logit link') para evaluar los ceros de la distribución y luego una regresión Poisson (función 'log link') para los recuentos mayores que cero (>0) (Zuur et al. 2009). En consecuencia, pudimos evaluar la probabilidad de tener cero o más de cero reclutas y, para las hembras con descendencia, cuántos reclutas produjeron a lo largo de su vida.

Pretendíamos incluir la experiencia (diferencias en el número de temporadas reproductivas por hembra; Media  $\pm$  DE = 6.68  $\pm$  3.91) como efecto fijo, pero la plasticidad y la experiencia estaban positivamente correlacionadas (GLM: Estimación = 0.37  $\pm$  0.02,  $p < 0,00$ , 95% IC = 0.32-0.42), e incluir ambos términos como efectos fijos simultáneamente

en el mismo modelo conducirá a alta multicolinealidad. Por lo tanto, comparamos dos GLM para identificar la variable, ya sea la plasticidad o la experiencia, que mejor explicaba el LRS de nuestros datos. La variable independiente que mejor explicaba la variación en el LRS fue la experiencia y por lo tanto fue incluida en el modelo mixto tipo 'competing hurdle'.

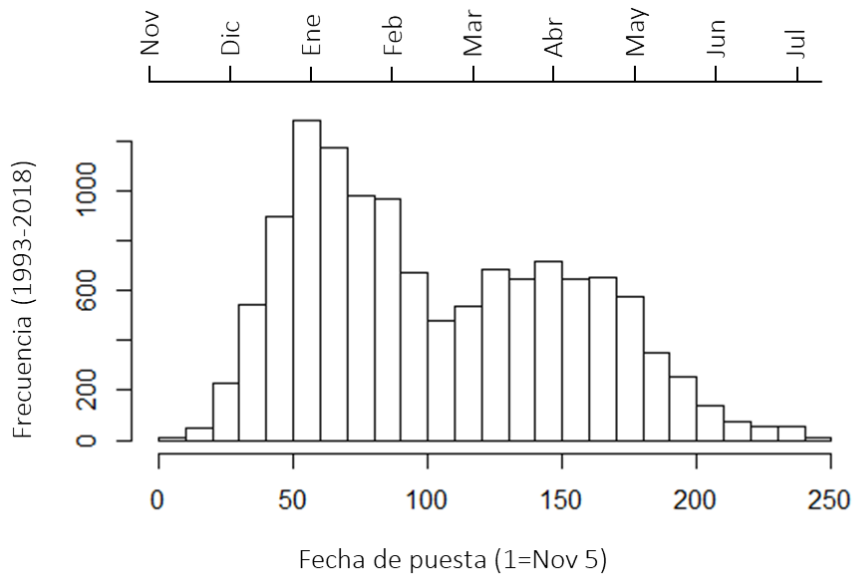
Finalmente, probamos una segunda manera de tratar con la correlación entre la plasticidad y la experiencia, al dividir a las hembras en 5 grupos según el número de temporadas reproductivas a lo largo de su vida (3,4,5,6, y 7), y probamos si la plasticidad estaba relacionada con el LRS en cada grupo usando GLM con la función 'glm.nb' (Venables & Ripley 2002) para incluir la distribución binomial negativa para el LRS.

Todos los modelos se realizaron en el ambiente estadístico R (R Development Core Team, 2017) y se consideraron todos los efectos significativos cuando el IC del 95% no cruzaba por cero.

## **Resultados**

### **Distribución de las fechas de puesta de 1993 a 2018**

De 1993 a 2018, la puesta fue altamente asincrónica, siguiendo un patrón bimodal a lo largo de  $5.85 \pm 1$  (mediana  $\pm$  DE) meses entre noviembre y julio. El primer periodo de puesta inició el 15 de diciembre  $\pm$  23.4 días y terminó el 14 de enero  $\pm$  30.7 días, cuando inició el segundo periodo de puesta; el segundo periodo de puesta terminó el 3 de junio  $\pm$  16.5 días (Fig. 1). Durante el primer periodo de puesta, la moda fue el 3 de enero; durante el segundo periodo de puesta, fue el 18 de abril (Fig. 1).



**Fig. 1.** Frecuencia de primeras puestas sumada a lo largo de 26 temporadas reproductivas desde 1993 hasta 2018.

### TSM invernal a través del tiempo

La TSM invernal (mediados de diciembre - mediados de marzo) promedio en el área de 60x54 km<sup>2</sup> alrededor de Isla Isabel y su varianza no aumentaron (ni disminuyeron) de forma lineal ni cuadrática, a lo largo del periodo de 1988 a 2018 (Todos los GLM: IC del 95% = cruzan por cero).

### Ventana de TSM

La ventana de TSM mejor relacionada con la fecha de puesta promedio fue la comprendida entre mediados de diciembre y mediados de febrero, donde la fecha de puesta de puesta anual promedio aumenta linealmente  $17.70 \pm 5.35$  por cada 1°C adicional en años más cálidos que al año promedio (GLM: IC 95% = 7.22-28.18).

Obtuvimos una ventana muy similar para la suma de la TSM (Tabla S2), que estaba altamente y positivamente correlacionada con la fecha de puesta promedio (GLM: Estimación =  $0,25 \pm 0,00$ , IC 95% = 0,25-0,25). Se espera que la inclusión de ambos términos de efectos fijos (promedio y suma de TSM) simultáneamente en el mismo modelo conduzca a una alta multicolinealidad, por lo que se optó por trabajar con los

datos de la TSM promedio, que es una medida utilizada en estudios anteriores, para investigar la plasticidad de la fecha de puesta. La probabilidad de que la mejor ventana aleatoria superara a la mejor ventana seleccionada por 'climwin' fue  $p_c < 0.30$  (detalles adicionales en las Fig. S1-S2). Finalmente, la ventana seleccionada por 'climwin' no aumentó (ni disminuyó) de 1993 a 2018 (GLM: Estimación =  $0.03 \pm 0.03$ , 95% CI =  $-0.02-0.08$ ).

### Plasticidad de la fecha de puesta en relación con la TSM

Los dos modelos mejor apoyados para explicar la plasticidad de la fecha de puesta se muestran en negrita en la Tabla 1:

**Tabla 1.** Selección de modelos para probar la plasticidad de la fecha de puesta. Todos los modelos incluyen como efectos aleatorios el ID de la hembra y el año. Los modelos seleccionados bajo un criterio de peso acumulativo de Akaike del 95% en negrita.

<i>Efectos fijos</i>	<i>gl</i>	<i>logLik</i>	<i>AICc</i>	$\Delta AIC$	<i>peso</i>
<b>EH + EH<sup>2</sup> + TSM</b>	<b>7</b>	<b>-6713.06</b>	<b>13440.13</b>	<b>0.00</b>	<b>0.85</b>
<b>EH + EH<sup>2</sup></b>	<b>6</b>	<b>-6716.23</b>	<b>13444.46</b>	<b>4.32</b>	<b>0.10</b>
EH + EH <sup>2</sup> + TSM + EH <sup>2</sup> :TSM	8	-6715.24	13446.50	6.36	0.04
EH + EH <sup>2</sup> + Y	7	-6717.42	13448.84	8.71	0.01
EH + EH <sup>2</sup> + TSM + Y + EH <sup>2</sup> :TSM	9	-6716.67	13451.35	11.21	0.00
TSM	5	-6779.91	13569.83	129.70	0.00
~1	4	-6783.02	13574.04	133.91	0.00
TSM + Año	6	-6781.32	13574.65	134.52	0.00
Año	5	-6784.28	13578.56	138.43	0.00

EH: edad de la hembra; EH<sup>2</sup>: edad de la hembra<sup>2</sup>; TSM: temperatura superficial del mar. No. De hembras: 2,882; No. de observaciones: 13,415; No. de años: 26.

Los efectos aleatorios estimados de los dos modelos fueron los mismos, excepto para el año, donde el modelo que incluye la TSM como efecto fijo adicional tuvo una varianza ligeramente menor que el modelo sin TSM (Tabla 2). Esta diferencia es lógica, ya que la varianza estocástica a través de los años que se debe a nuestro predictor climático no se considera en el modelo sin la TSM.

La fecha de puesta promedio de la población fue el 29 de diciembre durante el año más frío (23.08°C) y el 20 de abril durante el año más cálido (26.54°C).

Al promediar los dos modelos se obtuvo el modelo mixto descrito en la Tabla 2. En el modelo promediado, independientemente del año, la fecha media anual de puesta aumentó en  $29 \pm 16$  días con cada 1°C adicional (Tabla 2; línea discontinua central, Fig. 2). Además, la edad cuadrática de las hembras influyó en la fecha de puesta, con hembras de edad-media poniendo  $13 \pm 1$  días antes por cada 1°C a comparación de hembras más viejas y más jóvenes, independientemente de la TSM (Tabla 2; Fig. S3).

**Tabla 2.** Modelo lineal mixto promedio para la plasticidad de la fecha de puesta. Los efectos significativos en negrita.

<i>Efectos aleatorios</i>	$\sigma^2$	$\sigma$	<i>Efectos fijos</i>	<i>Estimado</i>	<i>SE</i>	<i>Valor de z</i>	<i>IC 2.50%</i>	<i>IC 97.50%</i>
ID hembra	0.00	0.06	Intercepto	0.00	0.06	-0.03	-0.11	0.11
Año	0.07*/0.10**	0.27*/0.31**	FA	-0.07	0.01	-8.27	-0.09	-0.06
Residual	0.15	0.39	<b>FA<sup>2</sup></b>	<b>0.13</b>	<b>0.01</b>	<b>12.02</b>	<b>0.11</b>	<b>0.16</b>
			<b>SST</b>	<b>0.29</b>	<b>0.16</b>	<b>1.79</b>	<b>0.12</b>	<b>0.56</b>

EH: edad de la hembra; EH<sup>2</sup>: edad de la hembra<sup>2</sup>; TSM: temperatura superficial del mar. No. De hembras:

2,882; No. de observaciones: 13,415; No. de años: 26.

\*modelo sin la TSM como efecto fijo

\*\*model con la TSM como efecto fijo

### **Variación individual de la plasticidad de fecha de puesta**

Tras comparar el modelo promediado de plasticidad de la fecha de puesta contra un modelo similar que incluye un efecto aleatorio para permitir que las pendientes de las normas de reacción individuales varíen entre los individuos, el modelo mejor apoyado fue este último (Tabla 3):

**Tabla 3.** Comparación de modelos para probar la variación inter-individual en la plasticidad de la fecha de puesta. Ambos modelos incluyen como efectos fijos la edad de la hembra, la edad de la hembra<sup>2</sup> y la TSM. El modelo mejor apoyado, con el menor AICc y bajo el criterio de peso de Akaike del 95%, en negrita.

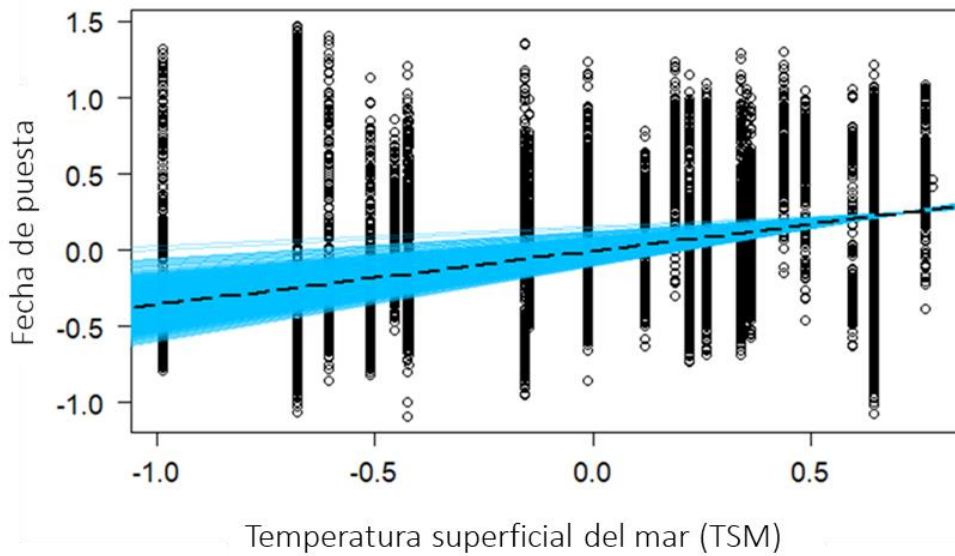
<i>Efectos aleatorios</i>	<i>gl</i>	<i>logLik</i>	<i>AICc</i>	$\Delta AIC$	<i>peso</i>
<b>(TSM ID hembra)</b>	<b>9</b>	<b>-6681.22</b>	<b>13380.45</b>	<b>0.00</b>	<b>1.00</b>
(1 ID hembra)	8	-6715.24	13446.50	66.05	0.00

TSM: temperatura superficial del mar. No. de hembras: 2,882; No. de observaciones: 13,415; No. de años: 26.

Este modelo mostró que las normas de reacción de fecha de puesta variaron entre las hembras y que las pendientes de dichas normas de reacción convergieron en los años más adversos (Tabla 4): en el año más frío, las fechas de puesta las hembras variaron ampliamente, poniendo hasta con 200 días de diferencia, pero en el año más cálido las hembras variaron de manera mínima, poniendo todas casi igualmente tarde. Por esto, se observa una forma de cono en la gráfica de las normas de reacción (líneas azules: Fig. 2).

La convergencia de todas las hembras en fechas igualmente tardías en los años más cálidos dio lugar a una correlación negativa y casi perfecta entre el intercepto y la pendiente de las normas de reacción (Tabla 4; líneas azules: Fig. 2).

La variación aleatoria entre años tuvo un efecto mucho mayor sobre la fecha de puesta a comparación de la TSM (Tabla 4), mostrando que las diferencias entre años en factores ecológicos no identificadas influyeron más en la fecha de puesta promedio que en la temperatura invernal del océano.



**Fig. 2.** La plasticidad de la fecha de puesta (en respuesta a la TSM) varió entre las hembras. Residuales de 13,415 observaciones de 2,882 individuos, a lo largo de 26 años. Las líneas azules representan las curvas individuales ajustadas o las normas de reacción individuales; la línea discontinua, el valor poblacional ajustado.

**Tabla 4.** Modelo lineal mixto de la variación inter-individual de la plasticidad de fecha de puesta. Los efectos significativos en negrita.

Efectos aleatorios	$\sigma^2$	$\sigma$	Corr	Efectos fijos	Estimado	SE	Valor de t	IC 2.50%	IC 97.50%
Female ID	0.01	0.07		Intercepto	0.00	0.05	-0.09	-0.11	0.10
SST	0.01	0.10	-1.00	FA	-0.08	0.01	-8.98	-0.09	-0.05
Year	0.07	0.27		<b>FA<sup>2</sup></b>	<b>0.14</b>	<b>0.01</b>	<b>12.81</b>	<b>0.11</b>	<b>0.15</b>
Residual	0.15	0.39		<b>SST</b>	<b>0.35</b>	<b>0.11</b>	<b>3.19</b>	<b>0.14</b>	<b>0.56</b>

EH: edad de la hembra; EH<sup>2</sup>: edad de la hembra<sup>2</sup>; TSM: temperatura superficial del mar. No. De hembras: 2,882; No. de observaciones: 13,415; No. de años: 26.

### Plasticidad fenotípica adaptativa

El modelo con experiencia, en lugar del modelo con plasticidad, fue mejor apoyado por nuestros datos para explicar el LRS (Tabla S3). Hembras con más experiencia no tuvieron menor probabilidad de fallar produciendo al menos un recluta (GLM: Estimación =  $-0.18 \pm 173.54$ , IC 95% cruzó por cero =  $-340.31-339.95$ ), pero sí produjeron más reclutas a lo largo de su vida (GLM: Estimación =  $0.13 \pm 0.00$ , IC 95% =  $0.12-0.13$ , parámetro de sobre

dispersión para la familia binomial negativa truncada =  $2.48e-08$ ). Este resultado explica cómo la experiencia influye de manera lógica en el LRS y sugiere que la plasticidad no está directamente bajo selección.

Cuando se dividió a las hembras en 5 grupos según el número de temporadas reproductivas a lo largo de su vida (3, 4, 5, 6 y 7), la plasticidad no influyó en el LRS en ningún grupo (En todos los GLM el IC del 95% cruzó por cero; Tabla S4).

## Discusión y conclusiones

La TSM invernal en la cuadrícula de 60 x 54 km<sup>2</sup> alrededor de Isla Isabel no siguió una tendencia de calentamiento o enfriamiento durante los 31 años del estudio (1988-2018), sino que varió interanualmente. Los desajustes fenológicos solo se esperan cuando las presiones de selección climáticas siguen una tendencia temporal (p. ej., Visser y Both 2005; Thackeray *et al.* 2016; Saafeld *et al.* 2017; Bonamour *et al.* 2019), por lo que es poco probable que se produzca un desajuste fenológico en la colonia de bobos de Isla Isabel, y no se discutirá. Además, si la TSM alrededor de Isla Isabel no se está calentando, no deberíamos esperar que la plasticidad sea adaptativa en el bobo de patas azules, ya que no hay un cambio climático al que hacer frente. La ventana de TSM seleccionada por 'climwin' que está relacionada con la fecha de puesta promedio de los bobos entre 1993 y 2018 fue de mediados de diciembre a mediados de febrero, donde la fecha de puesta promedio avanza 26 días con cada 1°C en los años más cálidos que el promedio (rango = 29 de diciembre a 20 de abril), pero no como una respuesta al cambio climático.

Además de la plasticidad, otra estrategia para hacer frente a la imprevisibilidad del clima y a los óptimos fluctuantes de un rasgo es 'bet-hedging' que se traduce como apostar siempre lo mismo o aversión al riesgo (Simmons *et al.* 2011; estudios empíricos: Robinson *et al.* 2008; Simons *et al.* 2009; Sletvold & Grindeland 2007). 'Bet-hedging' es cuando un único fenotipo se expresa en diferentes ambientes, posiblemente con un ligero ajuste en años buenos o malos, pero nunca siendo el fenotipo más óptimo ni el menos óptimo en cada ambiente (Simmons *et al.* 2011). 'Bet-hedging' funciona al reducir la



varianza del éxito reproductivo y/o supervivencia de  $n$  temporadas reproductivas a lo largo de la vida de los individuos (o a través de  $n$  generaciones) y, por tanto, mejorando la adecuación geométrica promedio (la raíz  $n$  del producto de  $n$  valores de adecuación) en lugar de la adecuación aritmética promedio (Simmons *et al.* 2011). La plasticidad, por otro lado, es la capacidad de un solo genotipo para optimizar el fenotipo a un ambiente particular (Simmons *et al.* 2011). Los bobos en lugar de apostar por la misma fecha de puesta a lo largo de sus vidas, son plásticos, con puestas tardías durante las estaciones más cálidas (Ancona *et al.* 2011; este estudio). A continuación, discutimos si dicha plasticidad es adaptativa.

La magnitud de la plasticidad de fecha de puesta varió entre las hembras ( $\sigma^2 = 0.01$ ,  $SD = 0.10$ ), y dicha variación fue muy marcada en condiciones de aguas frías y casi en condiciones cálidas y desfavorables (Fig. 2). De forma similar, en la gaviota común, la variación de la fecha de puesta entre individuos disminuyó en condiciones desfavorables (primaveras frías: Brommer *et al.* 2008). Sin embargo, una advertencia de "ajuste singular" reveló que, debido a poco poder estadístico, el modelo lineal mixto no estimó adecuadamente las pendientes de las normas de reacción de los individuos y que posiblemente la plasticidad no difería entre individuos. Cuando Whelan *et al.* (2016) obtuvieron una advertencia de "ajuste singular" para la variación entre las normas de reacción de las hembras en arrendajos grises (*Perisoreus canadensis*), sugirieron que era probablemente un error de tipo II y rechazaron el modelo. La exclusión del efecto aleatorio para las normas de reacción individuales (*variable climática | ID de la hembra*) se indicó además por su mínima varianza asociada ( $\sigma^2 = 0.011$ ) y la observación de que su exclusión del modelo no afectó a los efectos fijos. La variación en las normas de reacción de las hembras de patas azules requiere confirmación, y observamos que puede ser necesaria una muestra más grande de hembras o la inclusión de predictores ecológicos y climáticos que expliquen más la variación en la fecha de puesta (precipitación, disponibilidad de alimento, etc.) para obtener un resultado más definitivo. Es muy probable que las aguas más cálidas obligaran a todas las hembras a realizar una puesta igualmente tardía, mientras que las aguas más frías permitieron una puesta más temprana

y una mayor flexibilidad en la fecha de puesta. También es posible que la variación mostrada en la Figura 2 se explique en parte por la participación diferencial en la reproducción: en los años cálidos pueden predominar las aves de baja condición y con parámetros reproductivos disminuidos, mientras que en los años fríos, asociados a una mayor abundancia de alimento, pueden reproducirse tanto las aves de baja como las de alta condición sin que haya diferencias en los parámetros reproductivos (por ejemplo, Winkler *et al.* 2002).

El hallazgo de que el éxito reproductivo de vida aumenta con la experiencia reproductiva puede significar simplemente que las aves con más temporadas reproductivas producen más reclutas. Que la plasticidad no este bajo selección directa podría significar que la variación actual en la plasticidad entre las hembras tiene poco valor adaptativo (como se concluyó para el charrán común: Dobson *et al.* 2017), o que modula la calidad de las hembras, rasgo directamente relacionado con el éxito reproductivo. Por otro lado, a falta de un resultado más definitivo sobre las consecuencias de la variación de la plasticidad en la adecuación, sería prematuro concluir que no existe ninguna. La plasticidad se correlacionó positivamente con la experiencia y ambas se relacionaron positivamente con el LRS, por lo que la plasticidad podría aumentar el beneficio de los años de la experiencia. Las hembras capaces de poner huevos muy pronto en años fríos podrían así aumentar su rendimiento reproductivo actual o potenciar su supervivencia u oportunidad reproductiva futura.

Como se esperaba, la edad fue un factor biológico importante relacionado con la fecha de puesta. Las hembras de edad-media pusieron aproximadamente 14 días antes que las hembras más jóvenes y más viejas, lo que es coherente con un mayor rendimiento en otros parámetros reproductivos en bobos de edad-media (Kim *et al.* 2011, Velando *et al.* 2006; Beamonte-Barrientos *et al.* 2010). Sin embargo, las hembras de todas las edades ajustaron la fecha de puesta a la TSM con una sensibilidad similar (como ocurre en las hembras de arrendajo gris, Whelan *et al.* 2016). Esto sugiere que el hecho de tener mayor edad biológica y, por tanto, con la posibilidad de realizar más intentos reproductivos que las hembras más jóvenes, no proporciona una mayor tasa de ajuste plástico por °C, o

como antes se mencionó, un ambiente hostil (años más calientes que el promedio) obligan a todas las hembras a tener una puesta tardía.

Sorprendentemente, la varianza residual en la fecha de puesta ( $\sigma^2 = 0.15$ , SD = 0.39) fue excepcionalmente grande (Tabla 2). Esto indica que factores desconocidos, como la edad del macho, pueden tener un papel importante en la plasticidad de la fecha de puesta. Por ejemplo, en el arrendajo gris, las hembras apareadas con machos mayores tuvieron puestas más tempranas que las hembras apareadas con machos más jóvenes, pero solo en condiciones ambientales desfavorables (Whelan *et al.* 2016). En el futuro, debería explorarse la plasticidad de la fecha de puesta en función de la edad del macho, así como otros factores ecológicos extrínsecos, como la disponibilidad de presas durante la reproducción, cuando se disponga de dichos datos (Bonamour *et al.* 2019).

Una revisión reciente de la plasticidad fenotípica relacionada con las condiciones ambientales térmicas en plantas y aves, concluyó que las respuestas plásticas no adaptativas eran más comunes que las adaptativas (Arnold *et al.* 2019). De las 42 estimaciones de los coeficientes de selección, solo siete favorecieron significativamente a los individuos más plásticos; dos favorecieron a los individuos medianamente plásticos; dos favorecieron a los individuos menos plásticos; y el resto fueron no adaptativos. Uno de los tres estudios sobre aves incluidos en esta revisión apoyó la existencia de variación inter-individual entre las normas de reacción en una población de carboneros comunes del Reino Unido, donde la selección favoreció a los individuos más plásticos (Nussey *et al.* 2005). Pero este resultado se contradujo hace dos años, cuando Rammakers *et al.* (2018) investigaron la selección sobre la pendiente y sobre el intercepto de las normas de reacción individuales de las fechas de puesta (desde 1969 hasta 2012) utilizando un modelo bayesiano de regresión aleatoria-bivariada (Hadfield 2010). Los nuevos resultados para la población de carboneros comunes del Reino Unido mostraron que la variación solo era real para los interceptos de las normas de reacción (o fechas de puesta) y no para las pendientes de las normas de reacción (o plasticidad). Rammakers *et al.* (2018) concluyeron que hacer frente a futuros cambios climáticos, dependerá de que la selección natural opere sobre los interceptos de la norma de reacción. En los bobos de patas azules,

esta selección puede ser también el único proceso para amortiguar el cambio climático, ya que la variación en las pendientes de la norma de reacción de los individuos, incluso si es real, fue mínima; y en el pasado, la selección pudo haber moldeado una sensibilidad similar a la TSM en todos los individuos, lo que resulta en una adecuación similar (Charmantier *et al.* 2008).

El segundo estudio sobre aves, obtuvo un coeficiente positivo y muy pequeño para la selección sobre la plasticidad en el arao común, lo que representa una débil evidencia de plasticidad adaptativa (Reed *et al.* 2006). Los autores sugirieron que la selección sobre la plasticidad estaba posiblemente limitada por la necesidad de la especie de una sincronía reproductiva, la cual beneficia a las especies con ventanas de reproducción limitadas. El tercer estudio sobre aves también apoyó la existencia de selección sobre la plasticidad de fecha de puesta, pero el resultado no estaba claro, ya que la selección operaba sólo sobre los interceptos de las normas de reacción y no sobre las pendientes de las normas de reacción (Brommer *et al.* 2008). En general, la plasticidad fenotípica adaptativa no está bien respaldada en estos tres estudios sobre aves. Los ecólogos evolutivos generalmente buscan pruebas de la adaptación en distintos rasgos fenotípicos y su plasticidad, pero el reconocimiento de la variación individual no adaptativa en las respuestas plásticas también es importante para entender cómo evolucionan las especies para hacer frente al cambio climático. Que exista variación inter-individual en la plasticidad y que la selección natural no esté actuando sobre ella, refleja su poco valor adaptativo actual. Pero al mismo tiempo esta variación podría permitir la adaptación a nuevos cambios ambientales a través de una selección futura sobre la plasticidad (Ramakers *et al.* 2018).

Por último, estimamos la plasticidad utilizando BLUPS, que se basan en estimaciones de regresión de las pendientes de las normas de reacción de los individuos (es decir, Nussey *et al.* 2005). Observamos que este método asume que se incluyen todas las covariables que influyen en la variable de respuesta (Pinheiro & Bates 2000), lo cual es difícilmente posible porque algunos factores plausibles no fueron incluidos. Y en un segundo paso, investigamos si las BLUPS (estimaciones de plasticidad) estaban asociadas

con el éxito reproductivo de vida de los individuos. En el futuro, un análisis bayesiano de regresiones aleatorias-bivariadas, que calcula tanto las normas de reacción como su covarianza con la adecuación en un solo paso (es decir, Brommer *et al.* 2012; Porlier *et al.* 2012; Ramakers *et al.* 2018; Arnold *et al.* 2019; Sauve *et al.* 2019), debería ser incluido para obtener estimados de adecuación mientras se calculan las normas de reacción.

## Referencias

- Ancona, S., *et al.* El Niño in the Warm Tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies. *J. Anim. Ecol.* **80**, 799–808 (2011).
- Ancona, S. *et al.* Effect of El Niño on the diet of a specialist seabird, *Sula nebouxii*, in the warm eastern tropical Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **462**, 261–271 (2012).
- Anderson, D.J., & Ricklefs, R.E. Radio-tracking masked and blue-footed boobies in the Galápagos Islands. *Natl Geogr Res* **3**, 152–163 (1987).
- Arnold, P.A., Nicotra, A.B. & Kruuk L.E.B. Sparse evidence for selection on phenotypic plasticity in response to temperature. *Phil. Trans. R. Soc. B* **374**, 20180185 DOI: [10.1098/rstb.2018.0185](https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0185) (2019).
- Bailey, L.D. & van de Pol, M. climwin: An R Toolbox for Climate Window Analysis. *PLoS ONE* **11(12)**, e0167980. DOI:10.1371/journal.pone.0167980 (2016).
- Beamonte-Barrientos, R., *et al.* Senescence of maternal effects: aging influences egg quality and rearing capacities of a long-lived bird. *Am. Nat.* **175**, 469–480 (2010).
- Bonamour, S. *et al.* Phenotypic plasticity in response to climate change: the importance of cue variation. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **374**, 20180178 DOI: [10.1098/rstb.2018.0178](https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0178) (2019).
- Bates, D., *et al.* “Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4.” *Journal of Statistical Software* **67(1)**, 1–48. DOI: [10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01) (2015).
- Behrenfeld, M.J. & Falkowski, P.G. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentrations. *Limnol. Oceanogr.* **42**, 1–20 (1979).
- Brommer, J. E., J. Merila, B. C. Sheldon and L. Gustafsson. Natural selection and genetic variation for reproductive reaction norms in a wild bird population. *Evolution* **59**, 1362–1371 (2005).
- Brommer, J.E., Rattiste, K. & Wilson, A.J. Exploring plasticity in the wild: laying date-temperature reaction norms in the common gull *Larus canus*. *Proc. R. Soc. B.* **275**, 687–693 DOI: 10.1098/rspb.2007.0951 (2008).
- Brommer, J.E., Kontiainen, P., & Pietiäinen H. Selection on plasticity of seasonal life-history traits using random regression mixed model analyses. *Ecology and Evolution* **2(4)**, 695–704 DOI: 10.1002/ece3.60 (2012).
- Brooks, M. E., *et al.* glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, **9(2)**, 378–400 (2017).
- Burnham, K.P., & Anderson D.R. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag 2<sup>nd</sup> ed. New York (2002).
- Burnham, K.P., & Anderson D.R. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* **33(2)**, 261–304 DOI: 10.1177/0049124104268644 (2004).

- Casey, K.S., *et al.* "The Past, Present and Future of the AVHRR Pathfinder SST Program", in *Oceanography from Space: Revisited*, eds. V. Barale, J.F.R. Gower and L. Alberotanza, Springer. DOI: 10.1007/978-90-481-8681-5\_16 (2010).
- Charmantier, A. *et al.* Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a Wild Bird Population. *Science* **320**, 800–803 (2008).
- Charmantier, A. & Gienapp P. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary Applications* **7**, 15–28 (2014).
- Clermont, J. *et al.* Plasticity, state-dependency, and individual consistency in Canada goose nest defense behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **73**, 66 DOI: 10.1007/s00265-019-2681-0 (2019).
- Davies, *et al.* in *An Introduction to Behavioural Ecology* p. 1–23. John Wiley & Sons (2012).
- Descamps, S. *et al.* Diverging phenological responses of Arctic seabirds to an earlier spring. *Global Change Biology* **25(12)** DOI: 10.1111/gcb.14780 (2019).
- Dobson, F.S., *et al.* Plasticity results in delayed breeding in long-distant migrant seabird. *Ecology and Evolution* **7**, 3100–3109 DOI: 10.1002/ece3.2777 (2017).
- Drummond, H., *et al.* Sexual Size Dimorphism and Sibling Competition: Implications for Avian Sex Ratios. *Am. Nat.* **138**, 486 623–641 (1991).
- Drummond, H., *et al.* Buffered development: resilience after aggressive subordination in infancy. *The American Naturalist*, **161**: 794–807 (2003).
- Ghalambor, C.K. *et al.* Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* **21**, 394–407 (2007).
- González-Medina, E. *et al.* High quality diet improves lipid metabolic profile and breeding performance in the blue-footed booby, a long-lived seabird. *PLoS ONE* **13(2)**, e0193136. DOI: 10.1371/journal.pone.0193136 (2018).
- Hadfield, J. D. MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *J. Stat. Softw.* **33**, 1–22 (2010).
- Hoffmann, A. A. & Sgró, C. M. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* **470**, 479–485 (2011).
- Kim, S. *et al.* Effects of recruiting age on senescence, lifespan and lifetime reproductive success in long-lived seabird. *Oecologia* **166**, 615–626 (2011).
- Koegan, K. *et al.* Global phenological insensitivity to shifting ocean temperatures among seabirds. *Nature Climate Change* **8**, 313–318 (2018).
- Lewis, S. *et al.* Intrinsic determinants of a population trend in timing of breeding in the wandering albatross. *Oikos* **121**, 2061–2071 DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.20293.x (2012).
- Martin, J.G.A., *et al.* Measuring individual differences in reaction norms in field and experimental studies: a power analysis of random regression models. *Methods in Ecology and Evolution* **2**, 362–374 (2011).
- Møller, A.P., Fiedler, W. & Berthold, P. Effects of Climate Change on Birds. Oxford University Press, Oxford, UK (eds. 2010).

- Nussey, *et al.* Selection on Heritable Phenotypic Plasticity in a Wild Bird Population. *Science* **310**, 304–306 (2005).
- Nelson, J.B. The Sulidae: Gannets and Boobies, pp. 1012. Oxford University Press, Oxford, UK (1978).
- Ortega, S., *et al.* Age-related parental care in a long-lived bird: implications for offspring development. *Behav. Ecol. Sociobiol* **71**, 132 (2017).
- Osorio-Beristain, M. & Drummond, H. Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: A balance of female and male control. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **43**, 307–315 (1998).
- Parmesan, C. & Yohe, G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42 (2003).
- Pigliucci, M. Phenotypic Plasticity – beyond Nature and Nurture. Hopkins University Press, Baltimore (2001).
- Pinheiro, J. C. & Bates, D.M. Mixed-effects models in S and S-Plus. *Springer-Verlag*, New York (2000).
- Porlier, M. *et al.* Variation in phenotypic plasticity and selection patterns in blue tit breeding time: between- and within-population comparisons. *Journal of Animal Ecology* **81**, 1041-1051 DOI: 10.1111/j.1365-2656.2012.01996.x (2012).
- Radchuck, V. *et al.* Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. *Nature communications*. DOI: [10.1038/s41467-019-10924-4](https://doi.org/10.1038/s41467-019-10924-4) (2019).
- Ramakers, J.J., Gienapp, P. & Visser, M.E. Phenological mismatch drives selection on elevation, but not on slope, of breeding time plasticity in a wild songbird. *Evolution* **73-2**, 175-187 DOI: 10.1111/evo.13660 (2018).
- R Development Core Team. (2017): R: A Language and Environment for Statistical Computing (vx.x.x.). Viena, Austria. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>.
- Reed, T.E. *et al.* Responding to environmental change: plastic responses vary little in a synchronous breeder. *Proc. R. Soc. B.* **273**, 2713-2719 DOI : 10.1098/rspb.2006.3631 (2006).
- Robinson, M. R., *et al.* Environmental heterogeneity generates fluctuating selection on a secondary sexual trait. *Curr. Biol.* **18**, 751–757. DOI: [10.1016/j.cub.2008.04.059](https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.04.059) (2008).
- Saafeld, T.S. & Lanctot, R.B. Multispecies comparisons of adaptability to climate change: A role for life-history characteristics? *Ecology and Evolution* **7**, 10492–10502 DOI: 10.1002/ece3.3517 (2017).
- Sauve, D. *et al.* Phenotypic plasticity or evolutionary change? An examination of the phenological response of an arctic seabird to climate change. *Functional Ecology* **33**, 2180–2190 DOI: 10.1111/1365-2435.13406 (2019).
- Scheiner, S. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *J. Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**, 35–68 (1993).
- Simons, A.M. Fluctuating natural selection accounts for the evolution of diversification bet hedging. *Proc. R. Soc. B* **276**, 1987-1992 (2009).
- Simons, A.M. Modes of response to environmental change and the elusive empirical evidence for bet hedging. *Proc. R. Soc. B* **278**, 1601-1609 (2011).
- Sletvold, N. & Grindeland, J. M. Fluctuating selection on reproductive timing in *Digitalis purpurea*. *Oikos* **116**, 473–481.



- DOI: 10.1111/j.2006.0030-1299.15263.x (2007).
- Stamps, J. Collaborative tactics for nestsite selection by pairs of blue footed boobies. *Behaviour*, **139**, 1383-1412 (2002).
- Sydeman, W. J., *et al.* Seabirds and climate change: roadmap for the future. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **454**, 107–117 (2012).
- Sydeman, W., *et al.* Climate change and marine vertebrates. *Science* **350**, 772–777 (2015).
- Thackeray, S. J. *et al.* Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Glob. Chang. Biol.* **16**, 3304–3313 (2010).
- Thackeray, S. J. *et al.* Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature* **535**, 241–245 (2016).
- Velando, A., Drummond, H. & Torres, R. Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proc. R. Soc. B* **273**, 1443–1448 (2006).
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth edition. *Springer* (2002).
- Via, S. *et al.* Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends Ecol. Evol.* **10**, 212–217 (1995).
- Visser M.E. & Both C. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proc. R. Soc. B* **272**, 2561–2569. DOI: 10.1098/rspb.2005.3356 (2005).
- Visser, M.E., Holleman, L.J.M. & Gienapp, P. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* **147**, 164–172 (2006).
- Walter, G., *et al.* Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389-395 (2002).
- West-Eberhard, M.J. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York (2003).
- Whelan *et al.* Male experience buffers female laying date plasticity in a winter-breeding, food-storing passerine. *Anim. Behav.* **121**, 61-70 (2016).
- Winkler, D.W., Dunn, P.O., & McCulloch, C.E. The seasonal decline in tree swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment?. *Ecology* **77**, 922-932 (2002).
- Woltereck, R. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterscheide by Daphniden. *Verhandlungender Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **19**, 110–192 (1909).
- Zavalaga C.B., *et al.* Foraging areas of breeding blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru, as determined by direction recorders. *J. Avian Biol.* **39**, 405–412 (2008).
- Zuur A.F., *et al.* Zero-Truncated and Zero-Inflated Models for Count Data. In: *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Statistics for Biology and Health. Springer, New York. DOI: doi.org/10.1007/978-0-387-874558-6\_11 (2009).

## Material suplementario

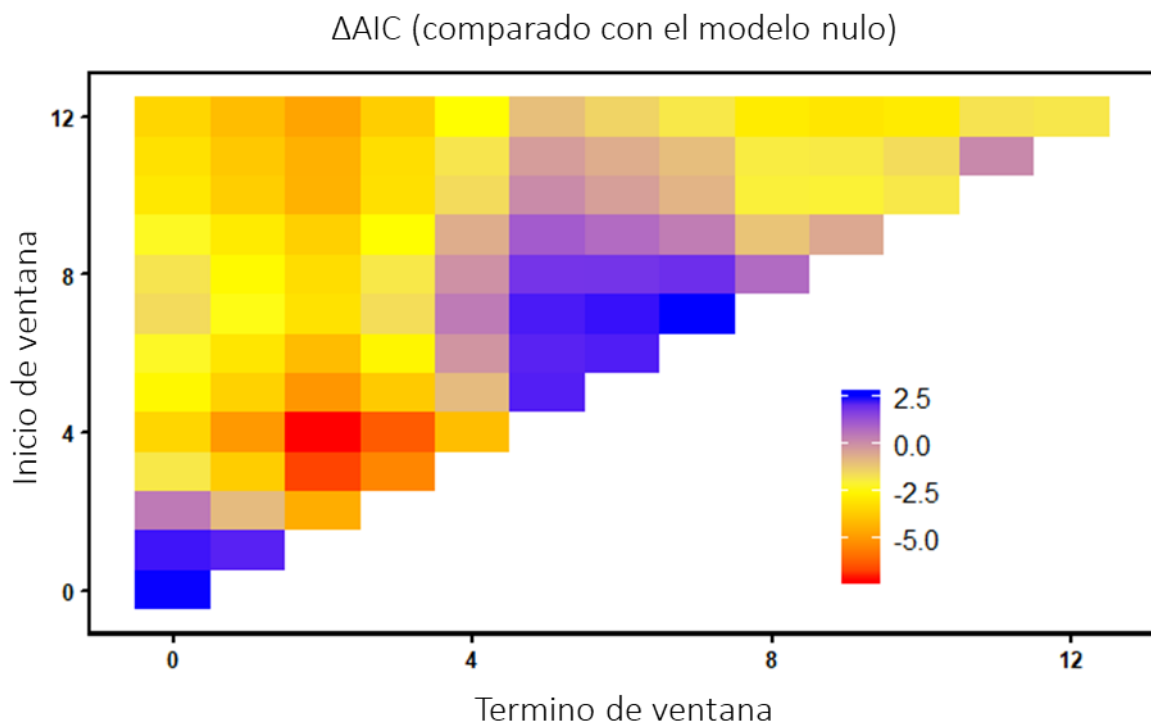
**Tabla S1.** Selección de modelos para la distribución de éxito reproductivo de vida (no. de reclutas producidos por hembra a lo largo de su vida). Todos los modelos incluyen inflación de ceros. El modelo seleccionado, con peso de Akaike  $\geq 0,95$ , en negrita.

<i>Familia</i>	<i>gl</i>	<i>logLik</i>	<i>AICc</i>	$\Delta AIC$	<i>peso</i>
<b>t_nbinom</b>	<b>3</b>	<b>-3612.61</b>	<b>7231.23</b>	<b>0.00</b>	<b>1.00</b>
nbinom	3	-3639.85	7285.72	54.48	0.00
t_poisson	2	-3979.00	7962.00	730.77	0.00
poisson	2	-3981.01	7966.03	734.80	0.00

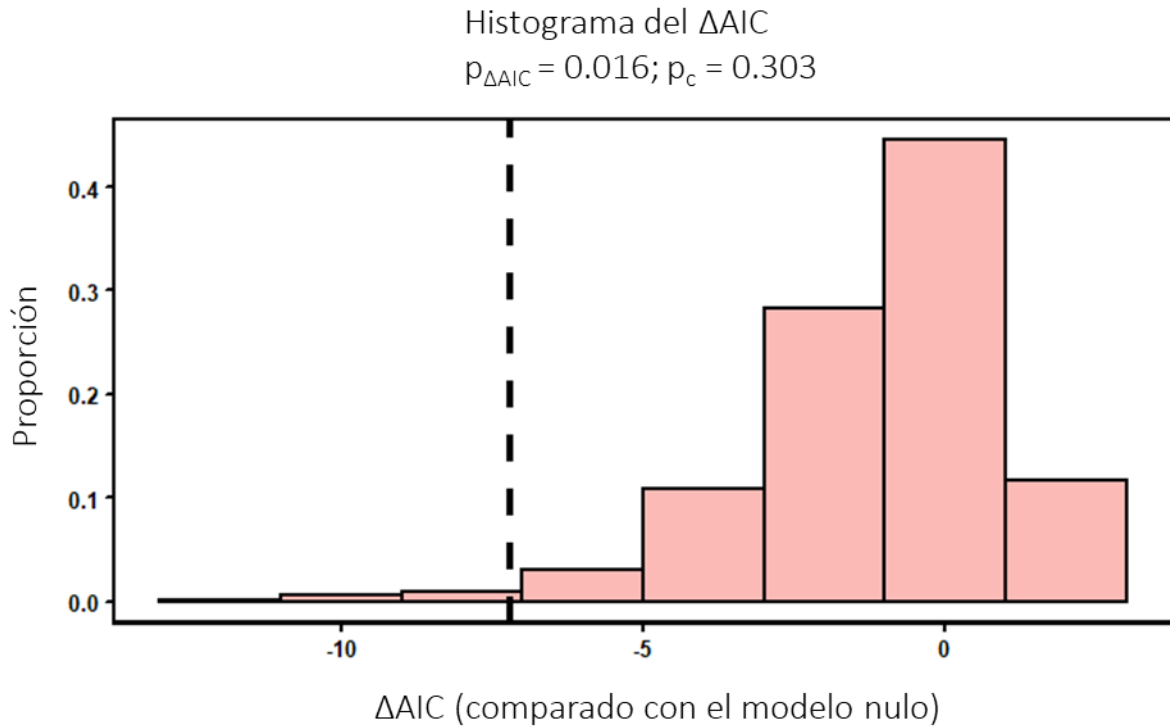
t\_ : truncado; nbinom: binomial negativo. No. de hembras: 1,347.

**Tabla S2.** Ventanas de la temperatura superficial del mar (TSM) obtenidas en 'climwin' por su relación con la fecha de puesta promedio anual (expresada como día juliano, donde el día 1 = noviembre 5) por combinaciones de estadístico-función. Las mejores ventanas, según  $\Delta AICc$ ,  $p_c$  y duración de la ventana, en negrita.

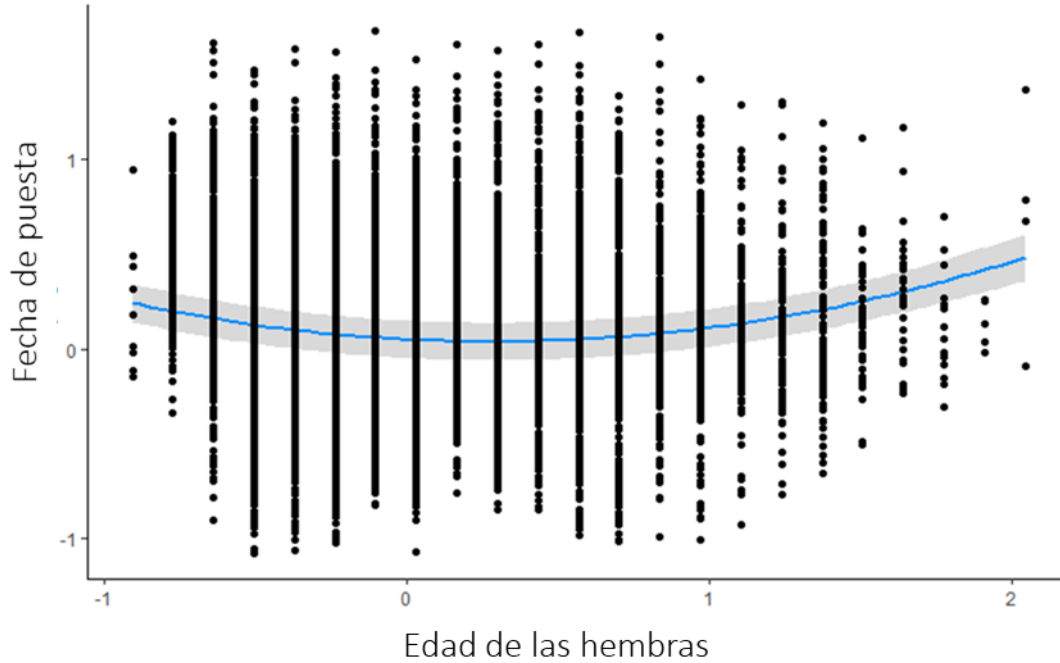
	<i>stad</i>	<i>func</i>	$\Delta AICc$	$p_c$	<i>Inicio de Ventana</i>	<i>Final de Ventana</i>
	<b>mean</b>	<b>lin</b>	<b>-7.21</b>	<b>0.30</b>	<b>4</b>	<b>2</b>
2	max	lin	-5.43	0.46	3	3
3	min	lin	-8.85	0.14	12	3
<b>4</b>	<b>sum</b>	<b>lin</b>	<b>-7.21</b>	<b>0.30</b>	<b>4</b>	<b>2</b>
5	mean	quad	-4.69	0.28	9	3
6	max	quad	-3.99	0.52	2	2
7	min	quad	-6.12	0.26	12	3
8	sum	quad	-4.69	0.28	9	3
9	mean	cub	-5.87	0.15	8	4
10	max	cub	-6.06	0.30	3	2
11	min	cub	-4.09	0.28	4	3
12	sum	cub	-5.87	0.15	8	4



**Fig. S1.** Gráfico que ilustra cuándo inicia y cuándo termina la ventana de temperatura superficial del mar (TSM) mejor apoyada con relación a fecha de puesta anual promedio. Cada unidad equivale a 1 mes y el 0 representa la última fecha de puesta de la población registrada (16 de abril). Los cuadrados rojos indican una mayor probabilidad (y los morados, una menor probabilidad) de tener un modelo que correlacione la fecha de puesta de la población con una ventana climática anual que sea mejor (mayor y más negativo  $\Delta AIC$ ) que la de un modelo sin el predictor climático (modelo nulo). Contando hacia atrás desde el 16 de abril, la ventana seleccionada se abre en el cuarto mes (mediados de diciembre) y se cierra en el segundo mes (mediados de febrero).



**Fig. S2.** Histograma de la proporción de 1000 modelos con predictores climáticos aleatorios distribuidos de acuerdo a valores de  $\Delta AIC$  (comparados con el modelo nulo sin predictor climático). La línea discontinua representa el valor de  $\Delta AIC$  (comparado con el modelo nulo) de la ventana mensual seleccionada con la función 'slidingwin'. La probabilidad de tener una ventana aleatoria mejor ( $\Delta AIC$  mayor y más negativo) que la seleccionada es inferior al 5% ( $p_c = 0.3$ ).



**Fig. S3.** Gráfico de los residuales del efecto de la edad de las hembras<sup>2</sup> sobre la fecha de puesta. Número de observaciones: 13,415; No. de hembras; 3,581; No. de años: 26. Los intervalos de confianza (IC) del 95% se muestran en gris.

**Tabla S3.** Comparación de modelos para investigar qué variable (plasticidad o experiencia) explica mejor el éxito reproductivo de vida (no. de reclutas producidos por hembra a lo largo de su vida) . Los dos modelos incluyen una distribución binomial negativa y cohorte como efecto aleatorio. El modelo mejor apoyado, con el AICc más bajo, en negrita.

<i>Efectos fijos</i>	<i>gl</i>	<i>logLik</i>	<i>AICc</i>	<i>ΔAIC</i>	<i>peso</i>
<b>E</b>	<b>6</b>	<b>-2673.943</b>	<b>5359.948</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
P	6	-3484.679	6981.422	1621.474	0

E: experiencia; P: plasticidad. No. de hembras: 1,347.

**Tabla S4.** Modelos lineales mixtos para investigar el efecto de la plasticidad de la fecha de puesta sobre el éxito reproductivo de vida (no. de reclutas producidos por hembra a lo largo de su vida) en grupos de hembras con diferente experiencia (no. de temporadas reproductivas a lo largo de su vida).

<i>Temporadas</i>						
<i>Reproductivas</i>	<i>n</i>	<i>Estimado</i>	<i>SE</i>	<i>p</i>	<i>IC 2.50%</i>	<i>IC 97.50%</i>
3	286	0.10	0.08	0.20	-0.05	0.26
4	185	0.04	0.07	0.56	-0.10	0.19
5	162	0.13	0.07	0.07	-0.01	0.26
6	107	0.01	0.08	0.86	-0.15	0.17
7	109	0.02	0.07	0.78	-0.13	0.16

n: no. de hembras

**Anexo: Artículo para publicación**

# Laying date plasticity in relation to sea surface temperature in the blue-footed booby

## Introduction

### Phenology adjustments: plasticity vs microevolution by natural selection

In a variety of taxa from across major environments, phenological-functional adjustments in response to climate change have been documented (Walter *et al.* 2022; Parmesan & Yohe 2003; Thackeray *et al.* 2010). These ecological responses can occur via two non-exclusive processes: through changes in allelic frequencies in response to natural selection, and phenotypic plasticity. In both cases, climate change is the selective force that modifies both the genetic composition and/or the population's phenotype (Davies *et al.* 2012). Phenotypic plasticity is described as the capacity of a given genotype to produce distinct phenotypes in response to different environmental conditions (Scheiner 1993; Via *et al.* 1995; Pigliucci 2001; West-Eberhard 2003; Sydeman *et al.* 2015). Phenotypic plasticity is characterized by a reaction norm, describing an individual's phenotypic variation across environments, respectively (Ghalambor *et al.* 2007; Woltereck 1909). In other words, phenotypic traits can undergo changes driven by environmental factors during an individual's lifespan, in response to interannually or seasonally fluctuating environments (Charmantier and Gienapp 2014). These two processes, changes in allelic frequencies in response to natural selection and phenotypic plasticity, can also interact simultaneously. If some individuals are more plastic than others inside a population, and an optimum plasticity (which maximizes fitness) exists, then it is possible that natural selection fixes the optimum plasticity, depurating individuals with non-optimal plasticity (Ghalambor *et al.* 2007).

Among long-lived organisms, like marine birds, environmental changes impose a threat to their survival and reproduction, thus plastic responses constitute one of the proximal strategies. In this study we addressed whether phenotypic plasticity exists over individuals' lifespans in a tropical marine bird (*Sula nebouxii*) population, whether this



plasticity varies among females, and finally if this plasticity can cope with prolonged and directional environmental change and therefore be a functional trait. These biological questions can only be answered by analyzing longitudinal data of individuals' phenological variation (e.g. in migration or breeding dates).

### **Laying date as a phenological and plastic trait in avian taxa**

Phenological plasticity of laying date is one of the most studied traits among avian taxa in relation to climate change (e.g. Nussey *et al.* 2005; Visser *et al.* 2006; Reed *et al.* 2006; Brommer *et al.* 2008; Charmantier *et al.* 2008; Whelan *et al.* 2016; Saafeld *et al.* 2017; Dobson *et al.* 2017; Ramakers *et al.* 2018; Sauve *et al.* 2019). In these studies, individual laying date adjustments responded to changes in two main environmental factors: temperature (ocean surface in marine birds and air for terrestrial birds) and snowmelt (in arctic species). The phenology of lower trophic levels can respond differently to environmental cues compared to higher trophic levels, leading to a phenological mismatch between predators and their prey (for examples in marine systems see the review by Visser and Both 2005; for example in birds and their prey see Visser *et al.* 2006; Saafeld *et al.* 2017, among others).

Over 47 years, great tits (*Parus major*) at Oxford, UK, advanced their breeding schedule 14 days in correlation with an increase in spring temperatures (sum of daily maximum temperatures during March-April: Charmantier *et al.* 2008), thus maintaining their synchrony with caterpillar emergence, nestlings' principal food (Charmantier *et al.* 2008). This matching of laying dates to increasing air temperature over the last 20 years has been common in different bird species (Møller *et al.* 2010; Charmantier and Gienapp 2014). For great tits females, it was inferred that developmental plasticity, rather than genetic response to selection, allowed the tits to adjust their laying dates to increasing temperatures, enabling the population to cope with cumulative climate change, as natural selection would have needed to be four times stronger than observed in their laying date, which is a low-heritable trait, to match the rate of environmental change across years (Charmantier *et al.* 2008). The authors also suggested that selection on laying date is weak

because tits and their main prey adjust their phenology with similar sensitivity, resulting in little mismatch between laying dates and prey abundance. This situation contrasted with what happened in a Dutch great tit population, where lack of laying date plasticity resulted in phenological mismatch and strong selection for earlier breeding (Visser *et al.* 2006). These examples show that phenotypic plasticity can be a solution to cope with climate change and maintain synchrony with preys during reproduction, but sometimes phenotypic plasticity is limited.

Besides environmental cues or prey availability during reproductive seasons, some authors suggested that an important intrinsic factor that usually influences laying date in long-lived birds is female age or quality, where older females lay earlier and have higher reproductive outputs (e.g., hatching success, number of fledglings), probably because maturity and quality enhance performance (Lewis *et al.* 2012; Cleremont *et al.* 2019; Sauve *et al.* 2019). Therefore, age and quality likely interact with environmental conditions affecting females laying date decision.

### **Non-adaptive plasticity**

Also, not all plastic responses are adaptive. Some can be obligated responses, usually a result of stressful environmental conditions, or nutrient limitation (Galambor *et al.* 2007). Limited resources in harsh environments can shift phenotypic expression of individuals in poor condition, resulting in lower reproduction and/or survival (Arnold *et al.* 2019). It is also possible that a plastic response, fixed by past natural selection, can become non-adaptive under new environmental conditions as a new phenotypic optimum arises (Ramakers *et al.* 2018). Minimal variability among individuals' reaction norms or individuals' plasticity (e.g. Charmantier *et al.* 2008) prevents selection from tracking changes in cues, leaving selection of breeding date as the only possibility for achieving adaptation (e.g. Ramakers *et al.* 2018). This situation can be especially detrimental in species where the response to selection is constrained by low heritability or minimal variation in reaction norm intercepts (Charmantier *et al.* 2008; Ramakers *et al.* 2018; Sauve *et al.* 2019). Also, with accelerated directional climate change, the pace of

phenotypic change may be too slow for a population to endure (e.g. in an arctic marine bird: Saafeld *et al.* 2017; meta-analysis: Radchuck *et al.* 2019). Therefore, once plasticity is detected, we should further investigate whether it is enough to be adaptive or if it is obligated and detrimental to fitness.

### **Laying date plasticity in marine birds**

Species at high trophic levels, like marine birds, are especially vulnerable to indirect effects of climate changes when the abundance of their prey during the breeding season decreases as the sea surface warms (Thackeray *et al.* 2010; Sydeman *et al.* 2012; Hoffman and Sgró 2011; Thackeray *et al.* 2016), or when climate change directly modifies the optimal length of their reproductive seasons (Charmantier and Gienapp 2014). A meta-analysis concluded that between 1925 and 2015 marine bird populations of the world did not adjust their laying dates in relation to interannual sea surface temperature (SST) variation, nor in relation to time (Keogan *et al.* 2018). This suggests inflexibility in laying date (possibly alarming, if plasticity is the only or more probable biological process to cope with climate change in these species) in the face of climate change. However, these conclusions may not be applicable to tropical species, because the study's 61 species and 147 populations included only two tropical species/populations, the roseate tern (*Sterna dougallii*) and the blue-footed booby, both with great interannual variation in mean laying date. The capacity of tropical marine birds to adjust reproduction to SST variation is largely unknown. This skew may be due to the smaller interannual variation (in terms of variance or standard deviation) in climate in temperate and arctic regions compared to tropical regions. The less the interannual climatic variation, the quicker the cumulative climate change through time, and a more obvious scenario for ecological and evolutionary biologists to explore adaptive plastic responses. But tropical climates are also changing through time. These regions tend to have more interannual variation and therefore climate change, such as warming, may be slower than in northern latitudes. Therefore, to investigate if developmental plasticity exists in response to cumulative climate change in

tropical species, we need both, decades of climate data and decades of phenological data from iteroparous species that live long enough to experience climate change in a lifespan.

Laying date adjustments of marine birds occur in response to environmental cues that vary interannually (Reed *et al.* 2006; Sauve *et al.* 2019) or which follow a warming trend (i.e. air or sea temperature) or advancement in snowmelt (Brommer *et al.* 2008; Saafeld *et al.* 2017) over the past 4 decades. Each of these results has a different implication in the context of adaptation. As noted, most of the studied populations are from northern latitudes. In the common guillemot (*Uria aalge*), spring annual onset of the population's reproduction was negatively correlated with a large-scale climatic condition, the North Atlantic Oscillation (NAO index; linear mixed model: Estimate =  $-1.43 \pm 0.59$ ,  $p = 0.013$ ): after cold and dry winters laying date was delayed (Reed *et al.* 2006). As laying date plasticity of common guillemots varies extraordinarily little between females, natural selection is thought to act against plastic individuals, possibly because breeding synchrony is important in this species. In the common gull (*Larus canus*), mean laying date advanced 1.43 days per 1°C of warming in local waters but adaptiveness of this variability is unclear (Brommer *et al.* 2008). Among six arctic-breeding species of *Calidris* and *Phalaropus* (dunlin, semipalmated sandpiper, long-billed dowitcher, red phalarope, pectoral sandpiper, western sandpiper) annual laying date advanced between 0.1 to 0.9 days in relation to the advance of snowmelt (Saafeld *et al.* 2017). The response appeared insufficient to cope with earlier summers, resulting in a phenological mismatch between the hatching and the peak of insect emergence, which will have a negative impact in juvenile growth and survival (Saafeld *et al.* 2017). In the Mandt's black guillemot (*Cepphus grylle mandtii*), all individuals adjusted their annual laying dates similarly, by up to 7.8 days, in response to annual variation in snowmelt, achieving higher fitness when melt came earlier (Sauve *et al.* 2019). The authors suggested similar reaction norms were fixed by past selection. Finally, a population of the common tern (*Sterna hirundo*), the only marine bird with a tropical distribution and long breeding seasons (up to 5-6 months) that was evaluated, delayed its mean laying date by 6.7 days at a breeding site in Germany for each additional degree (°C) of SST at its migration site in Senegal (Dobson *et al.* 2017). The

authors suggested that warm waters during winter at their migration site signify less food and oblige common terns to delay laying. The scarce evidence of plasticity on laying date related to SST in a tropical marine bird suggests plasticity was obliged by harsh environments. Nevertheless, more studies are needed to determine if this scenario is an exception or a general rule in tropical marine birds.

### **The blue-footed booby**

The blue-footed booby nests on islands along the tropical Pacific coast of America, from the Gulf of California to northern Peru (Nelson 1978). The population on Isla Isabel, Nayarit, 28 km off the west coast of México (21°51'15" N, 105°53'45" W), is socially monogamous (Osorio-Beristain and Drummond 1998) and long-lived (oldest individual recorded, 25 years: Ortega *et al.* 2017), and generally starts reproduction at age 2-6 years (Drummond *et al.* 2003). After a period of courtship that starts in November-December and lasts roughly 1-4 weeks (Osorio-Beristain and Drummond 1998; Stamps *et al.* 2002), boobies lay 1-3 eggs per nest, at 5-day intervals, and incubate each egg for 40 days (Nelson 1978).

Blue-footed boobies feed within 30 km of their colonies by plunge-diving (Anderson and Ricklefs 1987; Zavalaga *et al.* 2008). They feed on anchovies (*Cetengraulis mysticetus*), herrings (*Ophistonema libertate*, *O. mediraste*, *O. bulleri*) and other small pelagic fishes, switching diet from year to year in association with changes in prey availability (Ancona *et al.* 2012, González-Medina *et al.* 2018). Reduced consumption of high-quality food (e.g. with great lipidic and caloric content) such as anchovies and herrings diminishes boobies' short-term reproductive performance, affecting laying date, clutch size and hatching success (González-Medina *et al.* 2018). In the study population, the boobies' diet includes fewer herrings in warm water years (Ancona *et al.* 2012). Therefore, interannual variation in the sea surface temperature anomaly (SSTA, 1 to -1 °C difference from the 30-year average temperature during the same month) in the 32-km<sup>2</sup> area centered 56 km southwest of Isla Isabel could potentially affect booby reproduction (Ancona *et al.* 2011; 2012).

In Isla Isabel, warm SSTA values during winter (mid-December to mid-March) are associated with lower seasonal ocean productivity (Ancona *et al.* 2011), and warm waters during winter and spring (December - June) diminish booby reproduction: each additional degree (°C) of SSTA increases by 0.15 the proportion of pairs that nest late (up to 0.87 of pairs in very warm years), and reduces clutch size by 0.31 eggs, brood size by 0.55 chicks and nest success by 0.45 fledglings (Ancona *et al.* 2011). Similarly, for each additional negative unit of the Southern Oscillation Index (signifying lower atmospheric pressure at sea level and warmer waters than normal), the onset of breeding by the Isla Isabel boobies is delayed 7 days (Ancona *et al.* 2011). Between 1989 and 2006, the mean annual laying date of the population ranged from December 4<sup>th</sup> to February 14<sup>th</sup>, a difference of 72 days, with an overall median ( $\pm$  SD) laying date of January 8 ( $\pm$  19.3 days) (Ancona *et al.* 2011). Whether this huge variation is due to individual plasticity or differential participation of different segments of the population in different years is not known. If SST in Isla Isabel during boobies laying period (earliest and latest laying dates registered from 1988 to 2018: November 5<sup>th</sup> and July 7<sup>th</sup>) has been warming over the past 30 years, we can expect individual plasticity to be the responsible for the large variation in the mean annual laying date of the population, where laying date are expected to delay after warmer winters.

## **Objectives**

Using individual and longitudinal data from 2,882 females of 27 birth cohorts, we: (1) described the frequency distribution of laying date in the blue-footed booby population of Isla Isabel, over the past 3 decades; (2) tested whether developmental plasticity in laying date correlates positively with SST around Isla Isabel; and (3) investigated whether laying date plasticity (expressed as individuals' reaction norm slopes) varies among females. Finally, using females that bred 3 or more times, we (4) tested whether laying date plasticity is adaptive.

## Methods

### Reproductive data

Every reproductive season (generally from February to July) between 1993 and 2018 observers inspected each nest every 3 days or 6 days through fledging, recording parents' identities, laying dates and clutch size, as well as hatching and fledging success, in two study areas of 20,800 and 6,089 m<sup>2</sup> (details in Drummond *et al.* 2003). Laying dates of first eggs in each clutch were observed or estimated from hatching dates or chicks' culmen lengths using growth curves (Drummond *et al.* 1991). For analyses, laying dates were transformed to their corresponding Julian date, with the earliest registered laying date (November 5<sup>th</sup>) set as day 1. Re-nesting events (i.e. second nests attempts during the same season; ~30% of all nests) were excluded from all analyses.

### Distribution of laying dates from 1993 to 2018

We used laying dates of the first egg of 2,882 females ringed at fledging from the 1988 to 2014 cohorts, which started reproduction at age 1-12 years ( $4.39 \pm 1.90$  years: Mean  $\pm$  SD; ages where recruitment is more probable, Drummond *et al.* 2011) to describe the length, pattern, and frequency of laying dates from 1993 to 2018.

### Sea surface temperature (SST)

We used daily SST data from January 1988 to December 2018, from a 60 x 54 km<sup>2</sup> grid (resolution of 4 km) centered 5 km east of Isla Isabel, derived from NASA Pathfinder Advanced Very High-Resolution Radiometer (AVHRR satellite remote sensors) Version 5.2. Data was obtained from the US National Oceanographic Data Center and GHRSSST at <http://pathfinder.nodc.noaa.gov> (updated data of the Pathfinder Version 5.0 and 5.1 described in Casey *et al.* 2010). Low-quality SST data flagged by the Pathfinder algorithm (negative values and quality levels 1-3) were discarded.

### **Mean winter SST and its variance from 1988 to 2018**

To detect changes in local SST during boobies' reproductive season in the 60 x 54 km grid around Isla Isabel, over 31 years (1988-2018), we investigated whether mean winter (mid-December to mid-March) SST and its variance had increased, decreased, or remained neutral. We used two general linear models (GLM), each with year as a continuous fixed effect and, respectively, winter SST and SST variance as continuous response variables. We repeated the GLMs using year<sup>2</sup> (and its linear expression) to test for quadratic effects. Year was rescaled with the '*rescale*' function.

### **SST sliding window**

To relate variation in laying date to variation in SST, we identified the period (during or before the reproductive season) to which blue-foots adjust their laying date, and the temperature measure (e.g., mean, maximum, etc.) that best correlates with the boobies' mean annual laying date, using the R package '*climwin*' (Bailey & van de Pol 2015). We had insufficient repeated measures for each female for the generalized linear mixed-effect model (GLMM) to properly account for and compute the random structure of females' identities (ID) and calculate individual relative windows. Nevertheless, assuming the entire population responds to the same climate window, we searched for the absolute window that best predicted annual mean laying date during the 26 years of study, using the '*slidingwin*' function. We searched for every possible monthly window between the fourth week before the earliest laying date (November 5<sup>th</sup>) and the latest mean laying date (April 16<sup>th</sup>). We compared four aggregate statistics to summarize the SST of each possible window: mean, maximum, minimum and sum; and their combinations with linear, quadratic and square functions (12 combinations in total). For every possible window, '*climwin*' created a model with a possible SST predictor and compared it to the null model with no climate predictor. It selected the best 12 windows with the most negative  $\Delta AIC$  for each climate response combination. To determine whether these 12 selected windows were unlikely to be false positives, we ran 40 random windows for every combination, expecting the selected windows to have a lower probability for a less negative  $\Delta AIC$



compared to the null model ( $p_{\Delta AIC}$ ), using the '*randwin*' function. We also obtained the probability of the 12 climatic windows outperforming the 12 best random windows ( $p_C$ ). The best window out of the 12 should have the most negative  $\Delta AIC$ ,  $p_C < 0.5$  and a window duration of biological importance; windows as long as the reproductive season are not informative.

Finally, we also investigated whether SST in the '*climwin*'-selected window had increased, decreased or remained neutral over the 26 years of study (1993-2018) using a GLM, with year as a continuous fixed effect and SST as a continuous response variable.

### **Laying date plasticity in relation to SST**

To test for laying date plasticity, we used linear mixed models (LMM) with the '*lmer*' function from R package '*lme4*' (Bolker *et al.* 2015). We performed model selection with AICc between all possible combinations of different fixed effects that could be of biological importance on laying date: SST values from the best '*climwin*'-selected window, year, female age<sup>2</sup> (and its linear expression) and the two-way interaction SST x female age<sup>2</sup>. These fixed effects tested, respectively, whether population laying date: 1) was positively related to SST, 2) had advanced or delayed over time, 3) followed a U pattern over an individual lifespan, with females laying earlier at mid-ages than when young or senescent (as suggested for reproductive traits in previous studies: Velando *et al.* 2006; Beamonte-Barrientos *et al.* 2010; Kim *et al.* 2011), or 4) whether females responded differently to SST as they grew older. All models included female identity (ID) and year as random effects to account for, respectively, non-independence due to repeated measures on individuals and stochastic variance across the years that are not due to our climate predictor. The final model was obtained by averaging the models under a 95% cumulative Akaike weight criteria (Burnham and Anderson 2004). Females reproduced in average  $4.82 \pm 3.87$  (mean  $\pm$  SD) and we also included those that bred only once in their lifetime for more analytical power (following Martin *et al.* 2011). All variables were rescaled with the '*rescale*' function, so all models are comparable during model selection. To summarize, the basic null model was:

$$\text{laying date} \sim (1|\text{female ID}) + (1|\text{year}) + 1$$

Then, adding all our fixed effects yielded the following full model:

$$\text{laying date} \sim (1|\text{female ID}) + (1|\text{year}) + \text{SST} + \text{year} + \text{female age} + \text{female age}^2 + \text{SST}:\text{female age}^2$$

### **Individual variation in plasticity**

After finding that SST affects laying date, we tested for variation among individual reaction norms. Using AICc, we compared the previously selected model with a model including the same fixed effects and a random effect for year, along with a random effect for individual female responses (*SST|female ID*) that allowed both the intercept and the slope to vary among individuals. Best model was selected under the criteria of the highest Akaike weight and the lowest AICc value (Burnham & Anderson 2002). All variables were rescaled with the 'rescale' function, for all models to be comparable during model selection.

### **Adaptive phenotypic plasticity**

As a measure of plasticity, we obtained best linear unbiased predictions (BLUPS) of each female reaction norm slope (following Nussey et al 2005). For better estimation of BLUPS, only females that had bred at least 3 times were included in this analysis.

To measure lifetime reproductive success (LRS) we used the relative number of recruits each female produced over her lifetime (from 0 to 1 and calculated as: *no. of recruits of each female/highest no. of recruits recorded*). LRS had a truncated binomial distribution (see Table S1 for model selection on LRS distribution using GLMM with Template Model Builder GLMM-TMB: Brooks *et al.* 2017).

To investigate effects of females' plasticity on their LRS, we fitted competing hurdle mixed models (GLMM-TMB), which account for the zero-inflated distribution of the response variable (Zuur et al. 2009), with birth cohort as random effect to account for

inter-individual differences in natal environmental conditions. A hurdle mixed model is a two-part model, which apply a logistic regression (logit link function) to evaluate the zero outcomes of the distribution and then a Poisson regression (log link function) for counts larger than zero ( $>0$ ) (Zuur et al. 2009). Consequently, we were able to assess the probability of having zero or more than zero recruits and, for females with offspring, how many recruits they produced over their lifetimes.

We also intended to include quality (differences in the number of reproductive seasons per female; Mean  $\pm$  SD =  $6.68 \pm 3.91$ ) as fixed effect, but plasticity and quality were positively correlated (GLM: Estimate =  $0.37 \pm 0.02$ ,  $p < 0.00$ , 95% CI = 0.32-0.42), and including both fixed effect terms simultaneously in the same model is expected to lead to high multicollinearity. We compared these two GLMs to identify the variable, either plasticity or quality, that better explained LRS better in our data. The independent variable that better explained variation in LRS was quality, and thus it was the variable included in the hurdle model.

Finally, to deal with the correlation between plasticity and quality, we also divided females into 5 groups according to the number of reproductive seasons over their lifetime (3,4,5,6, and 7), and tested whether plasticity was related to LRS in each group using GLM with '*glm.nb*' function (Venables & Ripley 2002) to include negative binomial distribution for LRS.

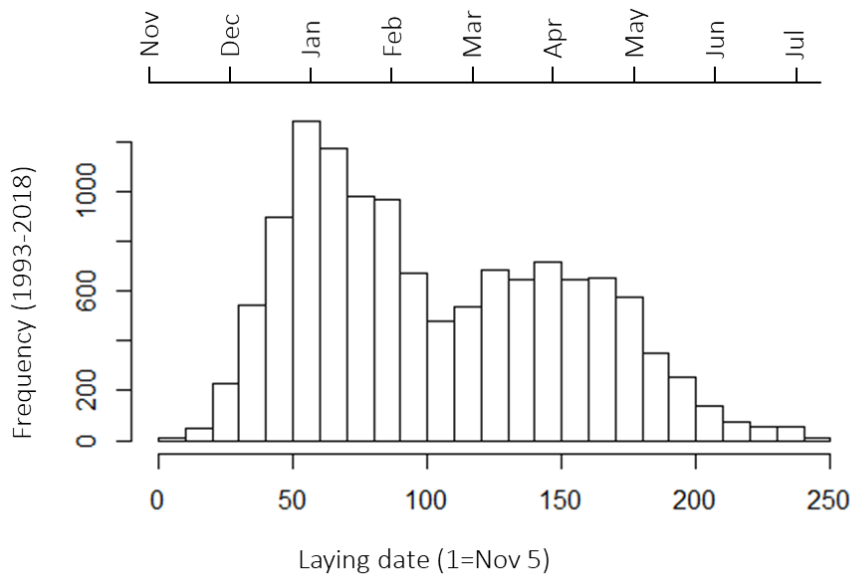
All modeling was done in the statistical environment R (R Development Core Team, 2017) and all significant effects were considered when 95% CI did not cross zero.

## Results

### Distribution of laying dates from 1993 to 2018

From 1993 to 2018, laying was highly asynchronous and followed a bimodal pattern over  $5.85 \pm 1$  (median  $\pm$  SD) months between November and July. The first laying period started on December 15<sup>th</sup>  $\pm 23.4$  days and ended on January 14<sup>th</sup>  $\pm 30.7$  days, when the second

laying period started; the second laying period ended on June 3<sup>th</sup> ± 16.5 days (Fig. 1). During the first laying period, the modal laying date was January 3<sup>rd</sup>; during the second laying period, it was April 18<sup>th</sup> (Fig. 1).



**Fig. 1.** Frequency of first-laid eggs summed across 26 reproductive seasons from 1993 to 2018.

### Winter SST through time

Mean winter SST (mid-December to mid-March) in the 60x54 km<sup>2</sup> area around Isla Isabel and its variance did not increase (or decrease) linearly or quadratically, across the 1988-2018 span (All GLMs: 95% CI = crossed zero).

### SST sliding window

The climatic window that was most related to mean laying date was mid-December through mid-February, where the population's mean annual laying date increased linearly by  $17.70 \pm 5.35$  days for each additional 1°C in warmer years than average (GLM: 95% CI = 7.22-28.18). We obtained a similar window for sum SST (Table S2), that was positively and highly correlated with mean laying date (GLM: Estimate =  $0.25 \pm 0.00$ , 95% CI = 0.25-0.25). Including both fixed effect terms (mean and sum SST) simultaneously in the same model is expected to lead to high multicollinearity, thus we chose to work with mean SST, which is

a classical measure used to investigate plasticity of laying date. The probability of the best random window outperforming the 'climwin'-selected window was  $p_C < 0.30$  (additional details in Fig. S1-S2). Finally, the SST 'climwin'-selected window did not increase (or decrease) from 1993 to 2018 (GLM: Estimate =  $0.03 \pm 0.03$ , 95% CI = -0.02-0.08).

### Laying date plasticity in relation to SST

The two best supported models for laying date plasticity are shown in bold in Table 1:

Table 1. Model selection to test for laying date plasticity. All models include as random effects female ID and year. Selected models with a 95% cumulative Akaike weight criteria in bold.

<i>Fixed effects</i>	<i>df</i>	<i>logLik</i>	<i>AICc</i>	$\Delta AIC$	<i>weight</i>
<b>FA + FA<sup>2</sup> + SST</b>	<b>7</b>	<b>-6713.06</b>	<b>13440.13</b>	<b>0.00</b>	<b>0.85</b>
<b>FA + FA<sup>2</sup></b>	<b>6</b>	<b>-6716.23</b>	<b>13444.46</b>	<b>4.32</b>	<b>0.10</b>
FA + FA <sup>2</sup> + SST + FA <sup>2</sup> :SST	8	-6715.24	13446.50	6.36	0.04
FA + FA <sup>2</sup> + Y	7	-6717.42	13448.84	8.71	0.01
FA + FA <sup>2</sup> + SST + Y + FA <sup>2</sup> :SST	9	-6716.67	13451.35	11.21	0.00
SST	5	-6779.91	13569.83	129.70	0.00
~1	4	-6783.02	13574.04	133.91	0.00
SST + Year	6	-6781.32	13574.65	134.52	0.00
Year	5	-6784.28	13578.56	138.43	0.00

FA: female age; FA<sup>2</sup>: female age<sup>2</sup>; SST: sea surface temperature. No. of females: 2,882; No. of observations: 13,415; No. of years: 26.

Estimated random effects from the two models were the same, except for year, where the model including SST as an additional fixed effect had a slightly smaller variance than the model without SST (Table 2). This difference is logical, as stochastic variance across the years that are due to our climate predictor are not considered in the model without SST.

The mean laying date of the population was December 29<sup>th</sup> during the coldest year (23.08°C) and April 20<sup>th</sup> during the warmest year (26.54°C).

By averaging the two models we obtained the mixed model described in Table 2. In the averaged model, independent of the year, annual mean laying date increased by  $29 \pm$

16 days with each additional 1°C (Table 2; central dashed line, Fig. 2). Also, quadratic female age influenced laying date, with mid-aged females laying  $13 \pm 1$  days per 1°C earlier than older and younger females, independent of SST (Table 2; Fig. S3).

Table 2. Average linear mixed model for laying date plasticity. Significant effects in bold.

<i>Random effects</i>	$\sigma^2$	$\sigma$	<i>Fixed effects</i>	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>z value</i>	<i>CI 2.50%</i>	<i>CI 97.50%</i>
Female ID	0.00	0.06	Intercept	0.00	0.06	-0.03	-0.11	0.11
Year	0.07*/0.10**	0.27*/0.31**	FA	-0.07	0.01	-8.27	-0.09	-0.06
Residual	0.15	0.39	<b>FA<sup>2</sup></b>	<b>0.13</b>	<b>0.01</b>	<b>12.02</b>	<b>0.11</b>	<b>0.16</b>
			<b>SST</b>	<b>0.29</b>	<b>0.16</b>	<b>1.79</b>	<b>0.12</b>	<b>0.56</b>

FA: female age; FA<sup>2</sup>: female age<sup>2</sup>; SST: sea surface temperature. No. of females: 2,882; No. of observations: 13,415; No. of years: 26.

\*model with SST as fixed effect

\*\*model without SST as fixed effect

### Individual variation in plasticity

After comparing the averaged model for laying date plasticity to a similar model including a random effect to allow individual reaction norm slopes to vary between individuals, the latter was better supported (Table 3):

Table 3. Model comparison to test for inter-individual variation in laying date plasticity. Both models include as fixed effects female age, female age<sup>2</sup> and SST. The best supported model, with the lowest AICc and 95% Akaike weight criteria, in bold.

<i>Random effects</i>	<i>df</i>	<i>logLik</i>	<i>AICc</i>	$\Delta AIC$	<i>weight</i>
<b>(SST Female ID)</b>	<b>9</b>	<b>-6681.22</b>	<b>13380.45</b>	<b>0.00</b>	<b>1.00</b>
(1 Female ID)	8	-6715.24	13446.50	66.05	0.00

SST: sea surface temperature. No. of females: 2,882; No. of observations: 13,415; No. of years: 26.

This model showed that laying date reaction norms varied among females and slopes of plasticity converged in warmest years (Table 4): in the coldest year females' laying date varied substantially, laying up to 200 days apart, but in the warmest year females varied minimally, all laying almost equally late. Thus, the plot of reaction norms was cone shaped (blue lines: Fig. 2).

The convergence of all females on similarly late dates in the warmest years resulted in a negative and almost perfect correlation between intercept and slope of the reaction norms (Table 4; blue lines: Fig. 2).

Random variation among years had a far greater effect on laying date than SST (Table 4), showing that differences among years in unidentified ecological factors influenced the mean laying date more than the winter ocean temperature.

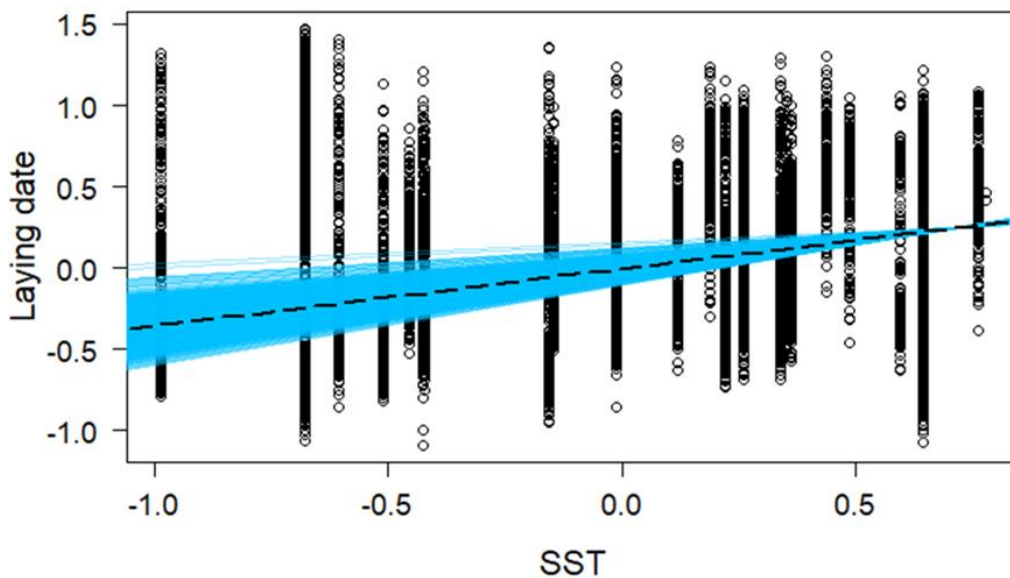


Fig. 2. Laying date plasticity (in response to SST) varied among females. Plotted residuals of 13,415 observations of 2,882 individuals, across 26 years. Blue lines represent individuals' fitted curves or individuals' reaction norms; dashed line, fitted values for the population.

Table 4. Linear mixed model for inter-individual variation in plasticity of laying date. Significant effects in bold.

<i>Random effects</i>	$\sigma^2$	$\sigma$	<i>Corr</i>	<i>Fixed effects</i>	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>t value</i>	<i>CI 2.50%</i>	<i>CI 97.50%</i>
Female ID	0.01	0.07		Intercept	0.00	0.05	-0.09	-0.11	0.10
SST	0.01	0.10	-1.00	FA	-0.08	0.01	-8.98	-0.09	-0.05
Year	0.07	0.27		<b>FA<sup>2</sup></b>	<b>0.14</b>	<b>0.01</b>	<b>12.81</b>	<b>0.11</b>	<b>0.15</b>
Residual	0.15	0.39		<b>SST</b>	<b>0.35</b>	<b>0.11</b>	<b>3.19</b>	<b>0.14</b>	<b>0.56</b>

FA: female age; FA<sup>2</sup>: female age<sup>2</sup>; SST: sea surface temperature. No. of females: 2,882; No. of observations: 13,415; No. of years: 26.

### **Adaptive phenotypic plasticity**

The model with quality, instead of plasticity, was better supported by our data to explain LRS (Table S3). Females with more quality were not less likely to fail producing at least one recruit (GLM: Estimate =  $-0.18 \pm 173.54$ , 95% CI crossed zero =  $-340.31-339.95$ ), but did produce more recruits over their lifetime (GLM: Estimate =  $0.13 \pm 0.00$ , 95% CI =  $0.12-0.13$ , overdispersion parameter for truncated negative binomial family =  $2.48e-08$ ). This result explained how quality logically influenced LRS and suggested that plasticity was not directly under selection.

When females were divided into 5 groups according to the number of reproductive seasons over their lifetimes (3, 4, 5, 6, and 7), plasticity did not influence LRS in any group (All GLMs: and 95% CI crossed zero; Table S4).

### **Discussion and conclusions**

Winter SST in the 60 x 54 km grid around Isla Isabel did not follow a warming or cooling trend over the 31 years of the study (1988-2018) but varied interannually. Phenological mismatches are only expected when climatic drivers follow a temporal trend (e.g., Visser and Both 2005; Thackeray *et al.* 2016; Saafeld *et al.* 2017; Bonamour *et al.* 2019), therefore, a phenological mismatch in the booby colony of Isla Isabel is unlikely, and will not be discussed. Also, if SST around Isla is not warming, we should not expect plasticity to be adaptive in the blue footed booby, since there is no climate change to cope with. The SST 'climwin'- selected window related to the boobies' annual mean laying date between 1993 and 2018 was mid-December to mid-February, where annual mean laying date advanced 26 days with each 1°C in warmer years than average (range = December 29<sup>th</sup> to April 20<sup>th</sup>), but not as a response to climate change.

Besides plasticity, another strategy to cope with climate unpredictability and fluctuating optimums in a trait is bet-hedging or risk aversion (Simmons *et al.* 2011; empiric studies: Robinson *et al.* 2008; Simons *et al.* 2009; Sletvold & Grindeland 2007). Bet-hedging occurs when a single phenotype is expressed across different environments,



possibly with little adjustment for good or bad years, but never being the optimum nor the poorest phenotype in each environment (Simmons *et al.* 2011). Bet-hedging functions by reducing variance in fitness across  $n$  reproductive seasons over individuals' lifespans (or across  $n$  generations) and thereby enhancing mean-geometric fitness (the  $n^{\text{th}}$  root of the product of  $n$  fitness values) rather than mean-arithmetic fitness (Simmons *et al.* 2011). Plasticity, on the other hand, is the capability of a single genotype to optimize the phenotype to particular environments (Simmons *et al.* 2011). Rather than bet-hedging blue-footed boobies are plastic, laying later during warmer seasons (Ancona *et al.* 2011; this study). The adaptiveness of this plasticity is discussed below.

Laying date plasticity varied in magnitude among females ( $\sigma^2 = 0.01$ ,  $SD = 0.10$ ), and variation among females was almost nonexistent in the warmest conditions and large in the coldest conditions (Fig. 2). Similarly, in the common gull, laying date variation among individuals diminished in unfavorable conditions (cool springs: Brommer *et al.* 2008). However, a “singular fit” warning revealed that, due to poor power, the linear mixed model did not properly estimate individuals' reaction norm slopes and that possibly plasticity did not differ between individuals. Whelan *et al.* (2016) also obtained a “singular fit” warning for variation among females' reaction norms in grey jays (*Perisoreus canadensis*), and they suggested it was probably a type II error and rejected the model. Exclusion of the random effect for individual reaction norms (*climate variable | female ID*) was further indicated by its minimal associated variance ( $\sigma^2 = 0.011$ ) and the observation that its exclusion from the model did not affect the fixed effects. Variation in the reaction norms of blue-foot females requires confirmation, and we note that a larger sample of females or inclusion of ecological predictors that explain more of the variation in laying date (e.g., precipitation, food availability) may be needed for a more definitive result. Quite likely, the warmest waters constrained all females to lay similarly late, while colder waters allowed earlier laying and greater laying date flexibility. It is also possible that the variation shown in Figure 2 is partly explained by differential participation in breeding: in warm years birds in poor condition and lower reproductive parameters may predominate,

whereas in cold years, associated with more abundant food, both low- and high-condition birds may breed with no differences in reproductive parameters (e.g. Winkler *et al.* 2002).

The finding that lifetime reproductive success increased with quality may simply mean that birds which breed more produce more recruits. Lack of direct selection on plasticity could mean that current variation among females in plasticity has poor adaptive value (as concluded for the common tern: Dobson *et al.* 2017), or that it modulates females' quality, a trait directly related to LRS. On the other hand, in the absence of a more definitive result regarding fitness consequences of variation in plasticity, it would be premature to conclude that none exists. Plasticity was positively correlated with quality and both were positively related to LRS, so plasticity could enhance the benefit of amount of quality. Females able to nest very early in cold years might thereby increase their current reproductive output or boost their subsequent survival or reproductive opportunity.

As expected, age was an important biological factor related to laying date. Mid-aged boobies laid roughly 14 days earlier than younger and older individuals, consistent with the superior performance of mid-aged boobies on other reproductive parameters (Kim *et al.* 2011, Velando *et al.* 2006; Beamonte-Barrientos *et al.* 2010). However, females of all ages adjusted laying date to SST with similar sensitivity (as occurs in female grey jays, Whelan *et al.* 2016). This suggests that being older and therefore with the possibility of more reproductive attempts than younger females, does not provide a higher rate of plastic adjustment per °C, or again, a harsh environment (warmest years) obliges females of all ages to lay equally late.

Surprisingly, residual variance in laying date ( $\sigma^2 = 0.15$ , SD = 0.39) was exceptionally large (Table 2). This indicated that unknown factors, such as male age, may have an important role in laying date plasticity. For example, in the grey jay, females mated to older males laid earlier than females mated to younger males, but only in harsh conditions (Whelan *et al.* 2016). In the future, male-age mediating laying date plasticity should be explored; as well as other extrinsic ecological factors such as prey availability during reproduction, when data is available (Bonamour *et al.* 2019).

A recent review of phenotypic plasticity related to thermal conditions in plants and birds, concluded that non-adaptive plastic responses were more common than adaptive ones (Arnold *et al.* 2019). Among 42 estimates of selection coefficients, only seven significantly favored more plastic individuals; two favored mid-plastic individuals; two favored less plastic individuals; and the rest were non-adaptive. One of the three bird studies included in this review supported the existence of inter-individual variation among reaction norms in a UK great tit population, where selection favored the most plastic individuals (Nussey *et al.* 2005). But this result was contradicted two years ago, when Rammakers *et al.* (2018) searched for selection on the slope and elevation of tits reaction norms of laying dates (from 1969 to 2012) using a Bayesian bivariate-random regression model (Hadfield 2010). The new results for the UK great tit population showed that the variation was only real for reaction norm intercepts (or laying dates) and not for reaction norm slopes (or plasticity). Rammakers *et al.* (2018) concluded that coping with future climate change will depend on natural selection operating on reaction norm intercepts. In blue-foots, this selection may be also the only process to buffer climate change, as variation in individuals' reaction norm slopes even if real was minor; and past selection may have shaped similar sensitivity to SST in all individuals, resulting in similar fitness (Charmantier *et al.* 2008).

The second bird study obtained a positive and very small coefficient for selection on plasticity in the common guillemot, representing weak evidence for adaptive plasticity (Reed *et al.* 2006). The authors suggested selection on plasticity was possibly limited by the species' need for breeding synchrony, since breeding synchrony benefits species with limited reproduction windows. The third bird study also supported the existence of selection on plasticity of laying date, but the result was unclear as selection was operating only on reaction norms intercepts and not on reaction norm slopes (Brommer *et al.* 2008). Overall, adaptive phenotypic plasticity was not well supported in these three bird studies. Evolutionary ecologists seek evidence for the adaptiveness of traits and their plasticity, but recognition of non-adaptive individual variation in plastic responses is also important for understanding how species evolve to cope with climate change. The existence of

individual variation in plasticity and the absence of natural selection acting on it, reflects its present poor adaptive value. But also, this variation could allow adaptation to new environmental changes via future selection on plasticity (Ramakers *et al.* 2018).

Finally, we estimated plasticity using BLUPS, which are based on regression estimates of individuals' reaction norm slopes (i.e., Nussey *et al.* 2005). We note that this method assumes that all covariates that influence the response variable are included (Pineiro & Bates 2000), which is hardly possible because some plausible factors were not included. And in a second step, we investigated whether BLUPS (plasticity estimates) were associated with individuals' lifetime reproductive success. Analysis with Bayesian bivariate random regressions, which calculate both reaction norms and their covariance with fitness in a single step (i.e. Brommer *et al.* 2012; Porlier *et al.* 2012; Ramakers *et al.* 2018; Arnold *et al.* 2019; Sauve *et al.* 2019) should be attempted to include fitness while calculating reaction norms.

## References

- Ancona, S., *et al.* El Niño in the Warm Tropics: local sea temperature predicts breeding parameters and growth of blue-footed boobies. *J. Anim. Ecol.* **80**, 799–808 (2011).
- Ancona, S. *et al.* Effect of El Niño on the diet of a specialist seabird, *Sula nebouxii*, in the warm eastern tropical Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **462**, 261–271 (2012).
- Anderson, D.J., & Ricklefs, R.E. Radio-tracking masked and blue-footed boobies in the Galápagos Islands. *Natl Geogr Res* **3**, 152–163 (1987).
- Arnold, P.A., Nicotra, A.B. & Kruuk L.E.B. Sparse evidence for selection on phenotypic plasticity in response to temperature. *Phil. Trans. R. Soc. B* **374**, 20180185 DOI: 10.1098/rstb.2018.0185 (2019).
- Bailey, L.D. & van de Pol, M. climwin: An R Toolbox for Climate Window Analysis. *PLoS ONE* **11(12)**, e0167980. DOI:10.1371/journal.pone.0167980 (2016).
- Beamonte-Barrientos, R., *et al.* Senescence of maternal effects: aging influences egg quality and rearing capacities of a long-lived bird. *Am. Nat.* **175**, 469–480 (2010).
- Bonamour, S. *et al.* Phenotypic plasticity in response to climate change: the importance of cue variation. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **374**, 20180178 DOI: 10.1098/rstb.2018.0178 (2019).
- Bates, D., *et al.* “Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4.” *Journal of Statistical Software* **67(1)**, 1–48. DOI: [10.18637/jss.v067.i01](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01) (2015).
- Behrenfeld, M.J. & Falkowski, P.G. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentrations. *Limnol. Oceanogr.* **42**, 1–20 (1979).
- Brommer, J. E., J. Merila, B. C. Sheldon and L. Gustafsson. Natural selection and genetic variation for reproductive reaction norms in a wild bird population. *Evolution* **59**, 1362–1371 (2005).
- Brommer, J.E., Rattiste, K. & Wilson, A.J. Exploring plasticity in the wild: laying date-temperature reaction norms in the common gull *Larus canus*. *Proc. R. Soc. B.* **275**, 687–693 DOI: 10.1098/rspb.2007.0951 (2008).
- Brommer, J.E., Kontiainen, P., & Pietiäinen H. Selection on plasticity of seasonal life-history traits using random regression mixed model analyses. *Ecology and Evolution* **2(4)**, 695–704 DOI: 10.1002/ece3.60 (2012).
- Brooks, M. E., *et al.* glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, **9(2)**, 378–400 (2017).
- Burnham, K.P., & Anderson D.R. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag 2<sup>nd</sup> ed. New York (2002).
- Burnham, K.P., & Anderson D.R. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research* **33(2)**, 261–304 DOI: 10.1177/0049124104268644 (2004).

- Casey, K.S., *et al.* "The Past, Present and Future of the AVHRR Pathfinder SST Program", in *Oceanography from Space: Revisited*, eds. V. Barale, J.F.R. Gower and L. Alberotanza, Springer. DOI: 10.1007/978-90-481-8681-5\_16 (2010).
- Charmantier, A. *et al.* Adaptive Phenotypic Plasticity in Response to Climate Change in a Wild Bird Population. *Science* **320**, 800–803 (2008).
- Charmantier, A. & Gienapp P. Climate change and timing of avian breeding and migration: evolutionary versus plastic changes. *Evolutionary Applications* **7**, 15–28 (2014).
- Clermont, J. *et al.* Plasticity, state-dependency, and individual consistency in Canada goose nest defense behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **73**, 66 DOI: 10.1007/s00265-019-2681-0 (2019).
- Davies, *et al.* in *An Introduction to Behavioural Ecology* p. 1–23. John Wiley & Sons (2012).
- Descamps, S. *et al.* Diverging phenological responses of Arctic seabirds to an earlier spring. *Global Change Biology* **25(12)** DOI: 10.1111/gcb.14780 (2019).
- Dobson, F.S., *et al.* Plasticity results in delayed breeding in long-distant migrant seabird. *Ecology and Evolution* **7**, 3100–3109 DOI: 10.1002/ece3.2777 (2017).
- Drummond, H., *et al.* Sexual Size Dimorphism and Sibling Competition: Implications for Avian Sex Ratios. *Am. Nat.* **138**, 486 623–641 (1991).
- Drummond, H., *et al.* Buffered development: resilience after aggressive subordination in infancy. *The American Naturalist*, **161**: 794–807 (2003).
- Ghalambor, C.K. *et al.* Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* **21**, 394–407 (2007).
- González-Medina, E. *et al.* High quality diet improves lipid metabolic profile and breeding performance in the blue-footed booby, a long-lived seabird. *PLoS ONE* **13(2)**, e0193136. DOI: 10.1371/journal.pone.0193136 (2018).
- Hadfield, J. D. MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R package. *J. Stat. Softw.* **33**, 1–22 (2010).
- Hoffmann, A. A. & Sgró, C. M. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* **470**, 479–485 (2011).
- Kim, S. *et al.* Effects of recruiting age on senescence, lifespan and lifetime reproductive success in long-lived seabird. *Oecologia* **166**, 615–626 (2011).
- Koegan, K. *et al.* Global phenological insensitivity to shifting ocean temperatures among seabirds. *Nature Climate Change* **8**, 313–318 (2018).
- Lewis, S. *et al.* Intrinsic determinants of a population trend in timing of breeding in the wandering albatross. *Oikos* **121**, 2061–2071 DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.20293.x (2012).
- Martin, J.G.A., *et al.* Measuring individual differences in reaction norms in field and experimental studies: a power analysis of random regression models. *Methods in Ecology and Evolution* **2**, 362–374 (2011).
- Møller, A.P., Fiedler, W. & Berthold, P. Effects of Climate Change on Birds. Oxford University Press, Oxford, UK (eds. 2010).

- Nussey, *et al.* Selection on Heritable Phenotypic Plasticity in a Wild Bird Population. *Science* **310**, 304–306 (2005).
- Nelson, J.B. The Sulidae: Gannets and Boobies, pp. 1012. Oxford University Press, Oxford, UK (1978).
- Ortega, S., *et al.* Age-related parental care in a long-lived bird: implications for offspring development. *Behav. Ecol. Sociobiol* **71**, 132 (2017).
- Osorio-Beristain, M. & Drummond, H. Non-aggressive mate guarding by the blue-footed booby: A balance of female and male control. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **43**, 307–315 (1998).
- Parmesan, C. & Yohe, G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37–42 (2003).
- Pigliucci, M. Phenotypic Plasticity – beyond Nature and Nurture. Hopkins University Press, Baltimore (2001).
- Pinheiro, J. C. & Bates, D.M. Mixed-effects models in S and S-Plus. *Springer-Verlag*, New York (2000).
- Porlier, M. *et al.* Variation in phenotypic plasticity and selection patterns in blue tit breeding time: between- and within-population comparisons. *Journal of Animal Ecology* **81**, 1041-1051 DOI: 10.1111/j.1365-2656.2012.01996.x (2012).
- Radchuck, V. *et al.* Adaptive responses of animals to climate change are most likely insufficient. *Nature communications*. DOI: 10.1038/s41467-019-10924-4 (2019).
- Ramakers, J.J., Gienapp, P. & Visser, M.E. Phenological mismatch drives selection on elevation, but not on slope, of breeding time plasticity in a wild songbird. *Evolution* **73-2**, 175-187 DOI: 10.1111/evo.13660 (2018).
- R Development Core Team. (2017): R: A Language and Environment for Statistical Computing (vx.x.x.). Viena, Austria. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>.
- Reed, T.E. *et al.* Responding to environmental change: plastic responses vary little in a synchronous breeder. *Proc. R. Soc. B.* **273**, 2713-2719 DOI : 10.1098/rspb.2006.3631 (2006).
- Robinson, M. R., *et al.* Environmental heterogeneity generates fluctuating selection on a secondary sexual trait. *Curr. Biol.* **18**, 751–757. DOI: 10.1016/j.cub.2008.04.059 (2008).
- Saafeld, T.S. & Lanctot, R.B. Multispecies comparisons of adaptability to climate change: A role for life-history characteristics? *Ecology and Evolution* **7**, 10492–10502 DOI: 10.1002/ece3.3517 (2017).
- Sauve, D. *et al.* Phenotypic plasticity or evolutionary change? An examination of the phenological response of an arctic seabird to climate change. *Functional Ecology* **33**, 2180–2190 DOI: 10.1111/1365-2435.13406 (2019).
- Scheiner, S. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *J. Annu. Rev. Ecol. Syst.* **24**, 35–68 (1993).
- Simons, A.M. Fluctuating natural selection accounts for the evolution of diversification bet hedging. *Proc. R. Soc. B* **276**, 1987-1992 (2009).
- Simons, A.M. Modes of response to environmental change and the elusive empirical evidence for bet hedging. *Proc. R. Soc. B* **278**, 1601-1609 (2011).
- Sletvold, N. & Grindeland, J. M. Fluctuating selection on reproductive timing in *Digitalis purpurea*. *Oikos* **116**, 473–481.

- DOI: 10.1111/j.2006.0030-1299.15263.x (2007).
- Stamps, J. Collaborative tactics for nestsite selection by pairs of blue footed boobies. *Behaviour*, **139**, 1383-1412 (2002).
- Sydeman, W. J., *et al.* Seabirds and climate change: roadmap for the future. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **454**, 107–117 (2012).
- Sydeman, W., *et al.* Climate change and marine vertebrates. *Science* **350**, 772–777 (2015).
- Thackeray, S. J. *et al.* Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Glob. Chang. Biol.* **16**, 3304–3313 (2010).
- Thackeray, S. J. *et al.* Phenological sensitivity to climate across taxa and trophic levels. *Nature* **535**, 241–245 (2016).
- Velando, A., Drummond, H. & Torres, R. Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proc. R. Soc. B* **273**, 1443–1448 (2006).
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth edition. *Springer* (2002).
- Via, S. *et al.* Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends Ecol. Evol.* **10**, 212–217 (1995).
- Visser M.E. & Both C. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proc. R. Soc. B* **272**, 2561–2569. DOI: 10.1098/rspb.2005.3356 (2005).
- Visser, M.E., Holleman, L.J.M. & Gienapp, P. Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. *Oecologia* **147**, 164–172 (2006).
- Walter, G., *et al.* Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389-395 (2002).
- West-Eberhard, M.J. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York (2003).
- Whelan *et al.* Male experience buffers female laying date plasticity in a winter-breeding, food-storing passerine. *Anim. Behav.* **121**, 61-70 (2016).
- Winkler, D.W., Dunn, P.O., & McCulloch, C.E. The seasonal decline in tree swallow clutch size: physiological constraint or strategic adjustment?. *Ecology* **77**, 922-932 (2002).
- Woltereck, R. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterscheide by Daphniden. *Verhandlungender Deutschen Zoologischen Gesellschaft* **19**, 110–192 (1909).
- Zavalaga C.B., *et al.* Foraging areas of breeding blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru, as determined by direction recorders. *J. Avian Biol.* **39**, 405–412 (2008).
- Zuur A.F., *et al.* Zero-Truncated and Zero-Inflated Models for Count Data. In: *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Statistics for Biology and Health. Springer, New York. DOI: doi.org/10.1007/978-0-387-874558-6\_11 (2009).



## Supplementary material

Table S1. Model selection for lifetime reproductive success (no. of recruits per female) distribution. All models are specified zero-inflated. Selected model with Akaike weight  $\geq 0.95$  in bold.

<i>Family</i>	<i>df</i>	<i>logLik</i>	<i>AICc</i>	$\Delta AIC$	<i>weight</i>
<b>t_nbinom</b>	<b>3</b>	<b>-3612.61</b>	<b>7231.23</b>	<b>0.00</b>	<b>1.00</b>
nbinom	3	-3639.85	7285.72	54.48	0.00
t_poisson	2	-3979.00	7962.00	730.77	0.00
poisson	2	-3981.01	7966.03	734.80	0.00

t\_: truncated; nbinom: negative binomial. No. of females: 1,347.

Table S2. Sea surface temperature (SST) climwin-windows related to annual mean laying date (expressed as Julian day, where day 1 = November 5<sup>th</sup>) by statistic-function combinations. Best windows according to  $\Delta AICc$ ,  $p_c$  and window duration in bold.

	<i>stat</i>	<i>func</i>	$\Delta AICc$	$p_c$	<i>Window Open</i>	<i>Window Close</i>
<b>1</b>	<b>mean</b>	<b>lin</b>	<b>-7.21</b>	<b>0.30</b>	<b>4</b>	<b>2</b>
2	max	lin	-5.43	0.46	3	3
3	min	lin	-8.85	0.14	12	3
<b>4</b>	<b>sum</b>	<b>lin</b>	<b>-7.21</b>	<b>0.30</b>	<b>4</b>	<b>2</b>
5	mean	quad	-4.69	0.28	9	3
6	max	quad	-3.99	0.52	2	2
7	min	quad	-6.12	0.26	12	3
8	sum	quad	-4.69	0.28	9	3
9	mean	cub	-5.87	0.15	8	4
10	max	cub	-6.06	0.30	3	2
11	min	cub	-4.09	0.28	4	3
12	sum	cub	-5.87	0.15	8	4

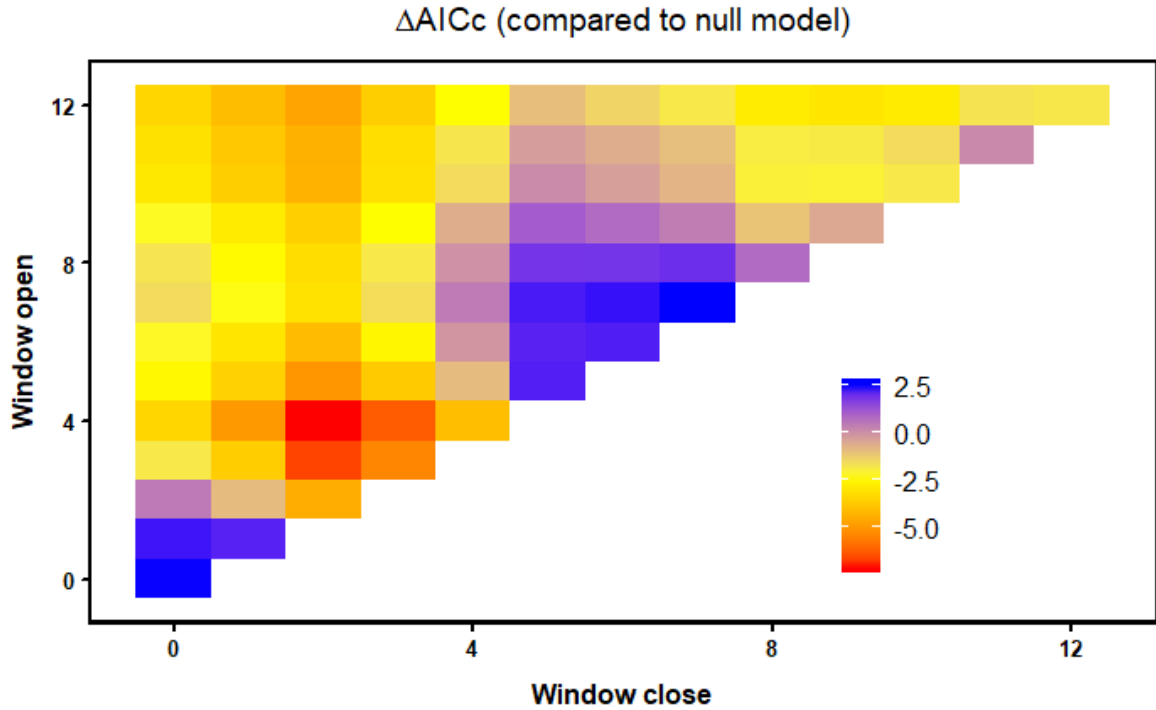


Fig. S1. Plot illustrating when the best supported SST sliding window related to mean annual laying date opens and closes. Each unit equals 1 month and 0 represents the latest population laying date registered (April 16<sup>th</sup>). Red squares indicate a higher probability (and purple, lower probability) of having a model that correlates population laying date with an annual climate window that is better (bigger and more negative  $\Delta AIC$ ) than the window from a model without the climate predictor (null model). Counting backwards from April 16<sup>th</sup>, the selected window opens in the fourth month (mid-December) and closes in the second month (mid-February).

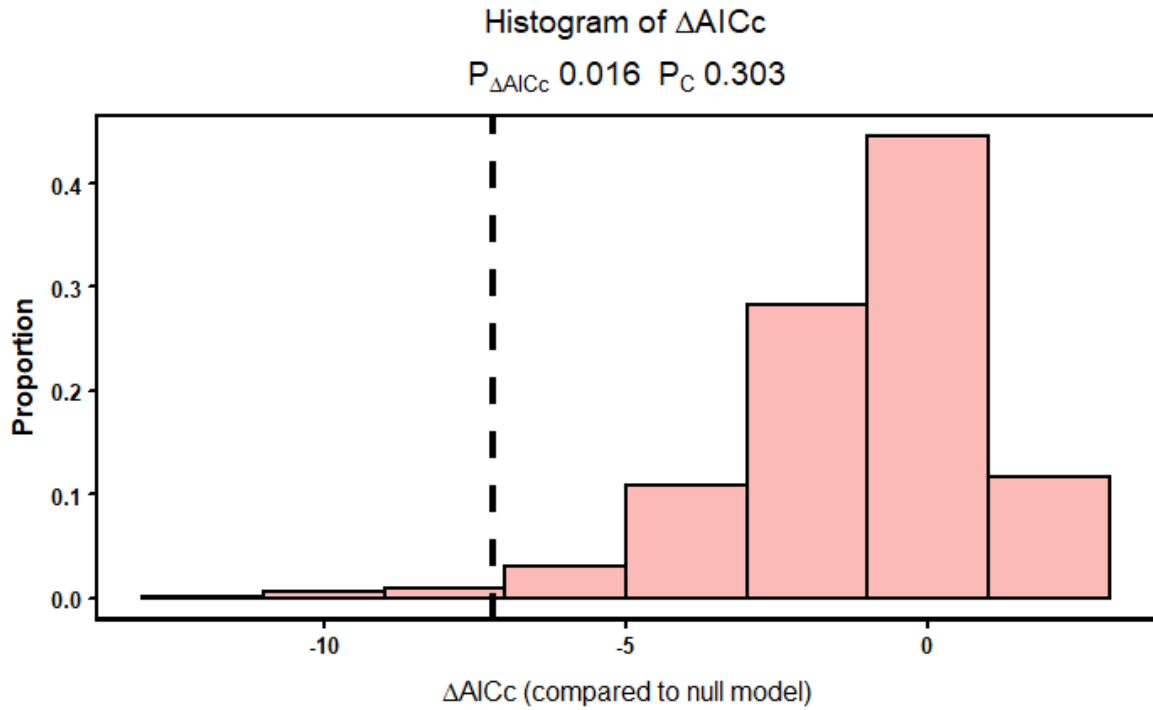


Fig. S2. Histogram of the proportion of 1000 models with random climate predictors distributed by  $\Delta AIC$  values (compared to the null model without climate predictor). The dashed line represents the  $\Delta AIC$  (compared to the null model) value of the selected monthly window with 'slidingwin' function. The probability of having a random window better (bigger and more negative  $\Delta AIC$ ) than the selected is below 5% ( $p_{\Delta AIC} = 0.02$ ).

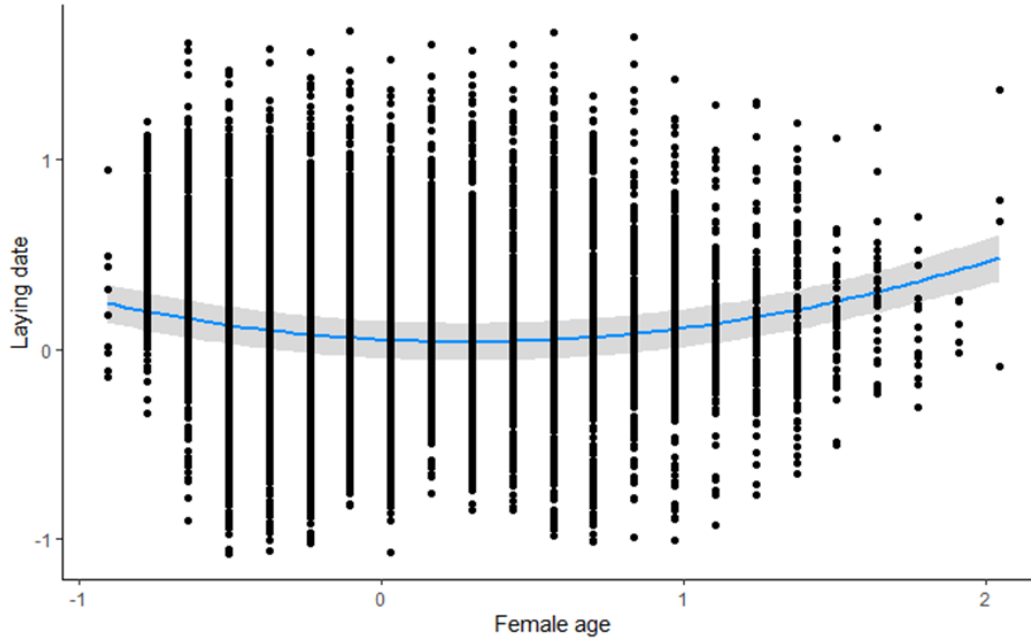


Fig. S3. Plotted residuals of females age<sup>2</sup> effect on laying date. No. of females: 2,882; No. of observations: 13,415; No. of years: 26. In grey the 95% confidence intervals.

Table S3. Model comparison to test for effects on lifetime reproductive success (no. of recruits per female). All models are specified zero-inflated with negative binomial distribution and include cohort as random effect. The best supported model with the lowest AICc in bold.

<i>Fixed effects</i>	<i>df</i>	<i>logLik</i>	<i>AICc</i>	<i>ΔAIC</i>	<i>weight</i>
<b>Q</b>	<b>6</b>	<b>-2673.943</b>	<b>5359.948</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
P	6	-3484.679	6981.422	1621.474	0

Q: quality; P: plasticity. No. of females: 1,347.

Table S4. General linear mixed models to test for effect of laying date plasticity on lifetime reproductive success (no. of recruits per female) in groups of females with different quality (no. of reproductive seasons over their lifetime).

<i>Seasons</i>	<i>n</i>	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>p</i>	<i>CI 2.50%</i>	<i>CI 97.50%</i>
3	286	0.10	0.08	0.20	-0.05	0.26
4	185	0.04	0.07	0.56	-0.10	0.19
5	162	0.13	0.07	0.07	-0.01	0.26
6	107	0.01	0.08	0.86	-0.15	0.17
7	109	0.02	0.07	0.78	-0.13	0.16

n: no. of females