

Entre luces y sombras, evolución de los horarios de actividad en geckos

From shadows to dawn, evolution of activity patterns in geckos

Alexis Pardo-Ramírez

pa467880@uaeh.edu.mx

<https://orcid.org/0000-0002-2126-5433>

Norma L. Manríquez-Morán

mnorma@uaeh.edu.mx

<https://orcid.org/0000-0002-2058-0415>

Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Saúl F. Domínguez-Guerrero

saulguerrero@gmail.com

<https://orcid.org/0000-0001-5323-6752>

Yale University

Recibido: 27 de junio de 2024

Aceptado: 6 de septiembre de 2024

Publicado: 5 de enero de 2025

Doi: <https://doi.org/10.29057/h.v7i1.13149>



Ejemplares de las siete familias del infraorden Gekkota. Ilustración: Miriam G. Zúñiga

Resumen

El cambio entre los horarios de actividad es un fenómeno complejo que implica diversos factores climáticos y distintos procesos ecológicos y fisiológicos propios de cada especie. A lo largo de la historia en la Tierra, han existido grupos de tetrápodos en los que la transición de actividad diurna a nocturna y viceversa, ha sido común. Gekkota es uno de los grupos de vertebrados más diversos y exitosos de la actualidad. Sus adaptaciones entre la gran variedad de linajes existentes les han permitido sobrevivir, diversificarse y realizar múltiples transiciones entre los horarios de actividad a través de su historia evolutiva.

Palabras clave: Geckos, horarios de actividad, Squamata, transición

Abstract

The shift between activity times is a complex phenomenon involving various climatic factors and different ecological and physiological processes specific to each species. Throughout history on Earth, there have been groups of tetrapods in which the transition from diurnal to nocturnal activity and vice versa have been common. Gekkota is one of the most diverse and successful vertebrate groups today. Their adaptations among the great variety of existing lineages have allowed them to survive, diversify and make multiple transitions between activity schedules throughout their evolutionary history.

Keywords: Geckos, activity time, Squamata, transition

Horarios de actividad en tetrápodos

De acuerdo con Anderson y Wiens (2017), los ancestros de los tetrápodos (vertebrados con cuatro extremidades), fueron organismos principalmente nocturnos, hace aproximadamente 350 millones de años (Ma). Dentro de los tetrápodos, se encuentra el grupo de los escamados (lagartijas y serpientes), el cual presenta especies principalmente diurnas. Lo anterior, sugiere que el cambio entre distintos horarios de actividad puede ocurrir de manera independiente entre los diferentes linajes que forman parte de un taxón (Roll *et al.*, 2006). La existencia de distintos linajes diurnos dentro de un clado ancestralmente nocturno, evidencia que la actividad diurna en las especies puede surgir de manera independiente debido a múltiples causas asociadas a factores tanto bióticos como abióticos (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003).



Geco bandedo del noroeste (*Coleonyx variegatus*). Fotografía: Carlos Alberto Maciel-Mata.

Los horarios de actividad se definen considerando el momento del día en que los organismos llevan a cabo sus actividades vitales. Un organismo diurno es aquel que tiene una actividad de forrajeo o búsqueda de alimento activo durante el día, mientras que un organismo nocturno es aquel que presenta actividad de forrajeo durante la noche. Además, existen los organismos catemerales que se caracterizan por realizar su actividad de forrajeo, durante el día y la noche (Hut *et al.*, 2012).

Diferentes estudios han mostrado que varios grupos de mamíferos, anfibios y reptiles han cambiado sus horarios de actividad a lo largo del tiempo (Roll *et al.*, 2006; Hut *et al.*, 2012; Levy *et al.*, 2018). ¿Cómo ocurre este cambio? De manera teórica, estos cambios comienzan con una disminución en su actividad durante las horas más calientes del día, durante este periodo, los organismos se resguardan para evitar el sobrecalentamiento y al llegar las primeras horas de la noche, salen para realizar sus actividades. Eventualmente, los individuos invierten por completo sus horas de actividad hacia la noche. Sin embargo, el cambio entre los distintos horarios de actividad es un proceso complejo, donde diferentes factores ambientales (Aublet *et al.*, 2009; Daan *et al.*, 2011), ecológicos (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003, 2008; Hut *et al.*, 2012; Kronfeld-Schor *et al.*, 2017) y fisiológicos (Kuhlman *et al.*, 2018) actúan como presiones de selección que terminan influyendo fuertemente en los horarios de actividad de las especies (Roll *et al.*, 2006; Hut *et al.*, 2012).

Los gecos

Dentro de los vertebrados terrestres, los gecos (infraorden Gekkota) son un grupo muy antiguo de reptiles, y juntos con los dibámidos, forman el grupo hermano (más emparentado) del resto de las lagartijas y las serpientes. Gekkota está integrado por más de 2,300 especies incluidas en más de 120 géneros y siete familias. Las familias Diplodactylidae, Carphodactylidae y Pygopodidae se distribuyen en Australia, Nueva Zelanda, Nueva Caledonia y Nueva Guinea, mientras que Phyllodactylidae, Sphaerodactylidae, Gekkonidae y Eublepharidae, se encuentran en América, Europa, África y Asia.

Los gecos son uno de los grupos de escamados con mayor número de especies entre los vertebrados terrestres, poseen una diversidad amplia, y exhiben varios tamaños, colores, formas, mecanismos de defensa, e innovaciones clave que les han permitido diversificarse masivamente, por ejemplo, presentan estructuras especializadas a nivel de retina, forma cilíndrica, desarrollo de estructuras adhesivas y/o garras en sus patas.

Además, durante su historia evolutiva, los gecos han experimentado diversas transiciones entre horarios de actividad. De acuerdo con el estudio de Gamble *et al.* (2015), el ancestro de los gecos era nocturno y durante su evolución, varias especies realizaron una transición a la

actividad diurna y/o catemeral. Dentro de los gechos se han identificado cinco transiciones grandes a la actividad diurna y dos a la catemeral, de igual manera, han ocurrido transiciones menores a la actividad diurna y catemeral, e incluso reversiones hacia la actividad nocturna, de manera dispersa en la filogenia.

La diversidad de especies que encontramos en los grupos actuales se asocia con la invasión de nuevos hábitats, el surgimiento de innovaciones clave, la extinción de competidores o los cambios en el ambiente mediante eventos extrínsecos que pueden conducir a nuevas oportunidades ecológicas (Bowmaker y Knowles, 1977; Bauer y Sadlier, 2000; Vitt *et al.*, 2003; Vitt y Pianka, 2005; Roth *et al.*, 2009; Bauer, 2013; Slavenko *et al.*, 2022). La oportunidad ecológica se define como la disponibilidad de un recurso ecológicamente accesible que puede ser aprovechado, mientras que una innovación clave es una característica que les permite a los organismos acceder a un sitio previamente inaccesible (Miller *et al.*, 2022). En varios estudios se ha discutido sobre las innovaciones clave y oportunidades ecológicas que han permitido la diversificación de los gechos y las transiciones entre los horarios de actividad (Duellman y Pianka, 1990; Vitt, 1995; Bauer y Sadlier, 2000; Vitt *et al.*, 2003; Goodyear *et al.*, 2011; Nielsen *et al.*, 2011; Bauer, 2013; García-Porta y Ord, 2013; Grismer *et al.*, 2020; Nguyen *et al.*, 2020; Tejero-Cicuéndez *et al.*, 2021).

Factores de cambio en los horarios de actividad

Como se mencionó anteriormente, existen diversos factores que propician un cambio en los horarios de actividad. Por ejemplo, en la familia Pygopodidae, se ha sugerido que una forma cilíndrica similar a la de las serpientes o la pérdida total de las extremidades, puede otorgar ventajas ante otros organismos (mayor locomoción, uso de sitios angostos, hábitos fosoriales o ingestión de presas más grandes). La mayor parte de las especies de esta familia son nocturnas o catemerales y todas poseen hábitos terrestres/nocturnos. Los escamados que habitan por debajo del suelo frecuentemente carecen de extremidades, ya sea parcial o totalmente, además, se cree que existen presiones de selección similares (e. g. bajas condiciones de luz, bajas



Geco de bandas del desierto (*Coleonyx brevis*).
Fotografía: Alexis Pardo-Ramírez.

temperaturas) entre las especies subterráneas y nocturnas (Slavenko *et al.*, 2022).

Otro ejemplo de novedad evolutiva que se ha propuesto como factor de cambio en los horarios de actividad en los gechos, es el desarrollo y adquisición de estructuras a nivel de retina y pupila (Gamble *et al.*, 2015). Una pupila y retina mejor desarrolladas para la luz, permite a los gechos la exploración de ambientes lumínicos en busca de recursos, lo anterior ha sido sugerido para al menos siete géneros de gechos diurnos (Gamble *et al.*, 2015).

Sin embargo, los factores intrínsecos de las especies no son los únicos que pueden promover un cambio en el horario de actividad, los factores extrínsecos también pueden ser relevantes. Por ejemplo, la presencia/ausencia de depredadores (Bauer, 2013), en el caso de los géneros *Phelsuma*, *Lygodactylus*, *Naultinus*, *Eurydactylodes*, que habitan en Madagascar, Nueva Zelanda y Nueva Caledonia se ha propuesto a la ausencia de depredadores diurnos, como el factor que promovió el cambio a la actividad diurna. Se ha sugerido que, de esta forma, los miembros de estos géneros pueden aprovechar de mejor manera los recursos disponibles durante el día sin verse expuestos al ataque de un depredador (Bauer, 2013, García-Porta y Ord, 2013).

La competencia interespecífica por hábitat o alimento también se ha propuesto como un factor importante para el cambio en el horario de actividad. Se ha sugerido que integrantes del género *Lygodactylus* que habita en América del Sur, competían con otros lacertilios y anfibios nocturnos para obtener recursos, y que dicha competencia motivó el cambio de nocturno a diurno (Bauer y Sadlier, 2000; Vitt *et al.*, 2003). Además, se ha demostrado que la evolución de la actividad diurna a nocturna en especies de vertebrados puede ser promovida por la coexistencia con especies ecológicamente similares (Nguyen *et al.*, 2020). Tal es el caso de *Cnemaspis* y *Cyrtodactylus* que se encuentran en el mismo hábitat y utilizan el mismo sustrato. Tomando en cuenta que el ancestro común más reciente de dichos géneros es diurno, el cambio de una actividad diurna a

nocturna, puede ser el resultado de la competencia intensa y liberación de oportunidades ecológicas con las especies del otro género y viceversa (Nguyen *et al.*, 2020).

Aunque varios de los cambios en los horarios de actividad se han llevado a cabo a lo largo de la historia evolutiva de los geos, estos también se pueden ver modificados por eventos y factores recientes. Se ha documentado que la antropización de los ambientes y el uso de luz eléctrica, han alterado los ciclos de luz natural y esto representa una nueva presión de selección para las especies y poblaciones de geos. Algunas especies han cambiado su tipo de actividad de diurna a catemeral o nocturna, en respuesta a los cambios en los ciclos de luz (Baxter-Gilbert *et al.*, 2021). Por ejemplo, el género *Phelsuma* comúnmente conocidos como geos de día, son predominantemente diurnos, sin embargo, los ambientes donde está presente la luz artificial durante la noche aumentan la cantidad de tiempo que los geos diurnos forrajean insectos atraídos por las luces, provocando un alargamiento en su actividad total y alterando sus ciclos de sueño-vigilia (Aulsebrook *et al.*, 2018). Esto, eventualmente promoverá un cambio en su dieta y comportamiento que se refleja en una actividad catemeral y nocturna, en lugar de una diurna (Gardner y Jasper, 2015; Baxter-Gilbert *et al.*, 2021).

Otro factor de cambio en los horarios de actividad se relaciona con las estructuras adhesivas que los geos han adquirido y perdido durante su historia evolutiva, más del 50% de especies de geos poseen almohadillas adhesivas (Gamble *et al.*, 2012), las cuales surgieron como una innovación clave en Gekkota. Por ejemplo, los individuos de las familias Gekkonidae, Sphaerodactylidae y Phyllodactylidae, donde las almohadillas adhesivas son comunes, presentan ventajas al escalar estructuras verticales o incluso superficies invertidas (Vitt *et al.*, 2003; Gamble *et al.*, 2012). Por otra parte, en familias como Eublepharidae o Carphodactylidae, en las que se perdieron las estructuras adhesivas, pero desarrollaron un sistema musculoesquelético con garras, los individuos pueden explotar de mejor manera los hábitats estructurados horizontalmente.



Geco o salamanguera de Darwin (*Phyllodactylus darwini*) especie endémica de las islas Galápagos en Ecuador.
Fotografía: Saúl Domínguez-Guerrero.

Una gran diversidad

Durante los 225 – 180 Ma de historia evolutiva de Gekkota, las especies nocturnas, diurnas y catemerales han experimentado cambios climáticos importantes y aun así han logrado proliferar masivamente. La diversificación de Gekkota continuó, incluso después de la extinción masiva del Cretácico – Paleógeno (K-Pg) hace 66 Ma, durante el periodo de efecto invernadero conocido como el máximo térmico del Paleoceno – Eoceno (PEMT) donde las temperaturas incrementaron entre 5°C – 9°C, y en los periodos fríos, durante las transiciones del Eoceno – Oligoceno y del Mioceno – Plioceno (Goldner *et al.*, 2014).

La diversidad de tamaños, formas y colores, así como las múltiples innovaciones clave, han permitido que los geos presenten transiciones múltiples en los horarios de actividad y sobrevivan a los distintos eventos climáticos globales que se han presentado en el planeta. Los geos han sido capaces de adaptarse y proliferar durante millones de años, alrededor del mundo, convirtiéndose en uno de los grupos de vertebrados con mayor diversidad de especies en la actualidad. 

Referencias

- Anderson, S.R. y Wiens, J.J. (2017). Out of the dark: 350 million years of conservatism and evolution in diel activity patterns in vertebrates. *Evolution*, 71 (8), 1944-1959. <https://doi.org/10.1111/evo.13284>
- Aublet, J.F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D. y Bassano, B. (2009). Temperature constraints on foraging behavior of male Alpine ibex (*Capra ibex*). *Oecologia*, 159, 237-247. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1198-4>
- Aulsebrook, A., Jones, M.T., Mulder, R.A. y Lesku, J.A. (2018). Impacts of artificial light at night on sleep: A review and prospectus. *Journal of Experimental Zoology Part A Ecological and Integrative Physiology*, 329 (8-9), 409-418. <http://dx.doi.org/10.1002/jez.2189>
- Bauer, A.M. (2013). *Geckos: the animal answer guide*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, MD.
- Bauer, A.M. y Sadler, R.A. (2000). *The Herpetofauna of New Caledonia. Contribution to Herpetology 17*. Society for Study Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York. <https://doi.org/10.1002/mmzn.20020780113>
- Baxter-Gilbert, J., Baider, C., Vincent-Florens, F.B., Hawlitschek, O., Mohan, A.V., Mohanty, N. P., Wagener, C., Webster, K. C. y Riley, J.L. (2021). Nocturnal foraging and activity by diurnal lizards: Six species of day geckos (*Phelsuma* spp.) using the night-light niche. *Journal of ecology in the Southern Hemisphere*, 46 (3), 501-506. <https://doi.org/10.1111/aec.13012>
- Bowmaker, J.K. y Knowles, A. (1977). The visual pigments and oil droplets of the chicken retina. *Vision Research*, 17(7), 755-64. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(77\)90117-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(77)90117-1)
- Daan, S., Spoelstra, K., Albrecht, U., Schmutz, I., Daan, M., Daan, B., Rienks, F., Poletaeva, I., Dell’Omo, G., Vysotski, A. y Lipp, H. (2011). Lab Mice in the field: Unorthodox daily

- activity and effects of dysfunctional circadian clock allele. *Journal of Biological Rhythms*, 26 (2), 118-29. <http://dx.doi.org/10.1177/0748730410397645>
- Duellman, W.E. y Pianka, E.R. (1990). Biogeography of nocturnal insectivores: historical events and ecological filters. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 57-68. <https://www.jstor.org/stable/2097018>
- Gamble, T., Greenbaum, E., Jackman, T.R., Russell, A.P., y Bauer, A. M. (2012). Repeated origin and loss of adhesive toe pads in geckos. *Plos One*, 7(6), e39429. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039429>
- Gamble, T., Greenbaum, E., Jackman, T.R. y Bauer, A.M. (2015). Into the light: diurnality has evolved multiple times in geckos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115 (4), 896-910. <https://doi.org/10.1111/bij.12536>
- García-Porta, J. y Ord, T. (2013). Key innovations and island colonization as engines of evolutionary diversification: a comparative test with the Australasian diplodactylid geckos. *Journal of Evolutionary Biology*, 26, 2662-2680. <https://doi.org/10.5061/dryad.56vfl>
- Gardner, C. y Jasper, L.D. (2015). Diet of the endemic Mlahasy day gecko *Phelsuma modesta leiogaster Mertens*, 1970 in an urban environment. *Herpetology Notes*, 8, 489-492.
- Goldner, A., Herold, N. y Huber, M. (2014). Antarctic glaciation caused ocean circulation changes at the Eocene-Oligocene transition. *Nature*, 511, 574 – 577. <https://doi.org/10.1038/nature13597>
- Goodyear, S.E., Pianka, E.R. y Desert, G.V. (2011). Spatial and temporal variation in diets of Sympatric Lizards (Genus *Ctenotus*) in the Great Victoria Desert, Western Australia. *Journal of Herpetology*, 45, 265-271. <https://doi.org/10.1670/10-190.1>
- Grismer, L.L., Wood, Jr. P.L., Quah-Evan, S.H. y Thura, M.K. (2020). Origin, diversity, and conservation of karst-associated Bent-toed Geckos (Genus *Cyrtodactylus*) in Myanmar (Burma). *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 66, 202-208. <https://doi.org/10.1163/22244662-20191094>
- Hut, R.A., Kronfeld-Schor, N., Van Der Vinne, V. y de la Iglesia, H. (2012). In Search of a temporal niche: environmental factors. En A. Kalsbeek, M. Merrow, T. Roenneberg y G. Foster, G. (Eds.), *Progress in Brain Research* pp. 281-304. Elsevier, B. V. Amsterdam, The Netherlands. <https://doi.org/10.1016/b978-0-444-59427-3.00017-4>
- Kronfeld-Schor, N. y Dayan, T. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 153-181. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132435>
- Kronfeld-Schor, N., Visser, M.E., Salis, L. y van Gils, A. (2017). Chronobiology of interspecific interactions in a changing world. *Philosophical Transactions Royal Society B*. 372, 20160248. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0248>
- Kuhlman, S.J., Craig, L.M. y Duffy, J.F. (2018). Introduction to chronobiology. *Cold Spring Harbor perspectives in Biology*, 10: a033613. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a033613>
- Levy, O., Dayan, T., Porter, W.P. y Kronfeld-Schor, N. (2018). Time and ecological resilience: can diurnal animals compensate for climate change by shifting to nocturnal activity? *Ecological Monographs*, 89, e01334. <https://doi.org/10.1002/ecm.1334>
- Miller, A.H., Stroud, J.T. y Losos, J.B. (2022). The ecology and evolution of key innovations. *Trends in Ecology and Evolution*, 38 (22), 122-131. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.09.005>
- Nguyen, H.N., Hung, C.M., Yang, M.Y. y Lin, S.M. (2020). Sympatric competitors have driven the evolution of temporal activity patterns in *Cnemaspis* geckos in Southeast Asia. *Scientific Reports*, 10 (27), 1-8. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56549-x>.
- Nielsen, S.V., Bauer, A.M., Jackman, T.R., Hitchmough, R.A. y Daugherty, C.H. (2011). New Zealand geckos (Diplodactylidae): cryptic diversity in a post-Gondwanan lineage with trans-Tasman affinities. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59, 1-22. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.12.007>
- Roll, U., Dayan, T. y Kronfeld-Schor, N. (2006). On the role of phylogeny in determining activity patterns of rodents. *Evolutionary Ecology*, 20, 479-490. <https://doi.org/10.1007/s10682-006-0015-y>
- Roth, L.S.V., Lundstrom, L., Kelber, A., Kroger, R.H.H. y Unsbo, P. (2009). The pupils and optical systems of gecko eyes. *Journal of Vision*, 9, 1-11. <https://doi.org/10.1167/9.3.27>
- Slavenko, A., Dror, L., Camaiti, M., Farquhar, J.E., Shea, G.M., Chapple, D.G. y Meiri, S. (2022). Evolution of diel activity patterns in skinks (Squamata: Scincidae), the world's second-largest family of terrestrial vertebrates. *Evolution*, 76 (6), 1195-1208. <https://doi.org/10.1111/evo.14482>
- Tejero-Cicuéndez, H., Simó-Riudalbas, M., Menéndez, I. y Carranza, S. (2021). Ecological specialization, rather than the island rule, explains morphological diversification in and ancient radiation of geckos. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science*, 288. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1821>
- Vitt, L. J. (1995). The ecology of tropical lizards in the Caatinga of Northeast Brazil. *Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History*, 1-29.
- Vitt, L.J. y Pianka, E.R. (2005). Deep history impacts present-day ecology and biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 7877-7881. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501104102>
- Vitt, L. J., Pianka, E.R., Cooper, W.E. y Schwenk, K. (2003). History and the global ecology of squamate reptiles. *American Naturalist*, 162 (1), 44-60. <http://dx.doi.org/10.1086/375172>

