



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

TESIS

Evolución del horario de actividad y de la temperatura corporal del infraorden Gekkota (Squamata)

Para obtener el grado de  
Maestro en Ciencias en Biodiversidad y Conservación

PRESENTA

Biólogo Alexis Pardo Ramírez

**DIRECTORA:** DRA. NORMA L. MANRÍQUEZ MORÁN

**CODIRECTOR:** DR. SAÚL F. DOMÍNGUEZ GUERRERO

**ASESOR:** DR. JULIÁN BUENO VILLEGAS

**ASESOR:** DR. LUIS. F. ROSAS PACHECO



Mineral de la Reforma, Hgo., a 14 de febrero de 2024

**Número de control:** ICBI-AAB/089/2024  
**Asunto:** Autorización de impresión.

**MTRA.OJUKY DEL ROCIO ISLAS MALDONADO**  
**DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH**

El Comité Tutorial del nombre del producto que indique el documento curricular del programa educativo de posgrado titulado **“Evolución del horario de actividad y de la temperatura corporal del infraorden Gekkota (Squamata)”**, realizado por el sustentante **Alexis Pardo Ramírez** con número de cuenta **467880** perteneciente al programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional de acuerdo a lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

**AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN**

Por lo que el sustentante deberá cumplir los requisitos del Reglamento de Estudios de Posgrado y con lo establecido en el proceso de grado vigente.

**Atentamente**  
**“Amor, Orden y Progreso”**

El Comité Tutorial



Dra. Norma Leticia Manríquez Morán  
 Vocal

Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco  
 Presidente

Dr. Saúl F. Domínguez Guerrero  
 Secretario

Dr. Julián Bueno Villegas  
 Suplente

LFRP/CIAF

Ciudad del Conocimiento  
 Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5  
 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma,  
 Hidalgo, México. C.P. 42184  
 Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 6640, 6642  
 Fax 2112  
 aab\_icbi@uaeh.edu.mx





*“Somewhere, something incredible is waiting to be discovered”*

**-Carl Sagan.**

*“The good thing about science is that it’s true whether or not you believe in it”*

**-Neil deGrasse Tyson.**

*“The love for all living creatures is the most noble attribute of man”*

**-Charles Darwin.**

## **Dedicatoria**

*A mi madre, que me has seguido apoyando en estos años de maestría e incluso antes cuando falle en mis anteriores intentos de entrar, tu apoyo ha sido de distintas maneras durante toda mi vida, gracias por tus consejos, el cariño y amor. Siempre has estado ahí presente en muchas etapas que he cruzado.*

*A mi padre, por seguir apoyándome en mis sueños y aspiraciones que tengo, las cosas han sido diferentes para bien y sé que puedo contar contigo de distintas maneras. Agradezco tu paciencia, cariño y apoyo.*

*A mi hermano, por tu incontable apoyo durante este tiempo de maestría y antes cuando viví contigo, tus consejos, tus palabras, las cosas han cambiado mucho en tu vida y la mía, sin embargo, sé que puedo seguir contando contigo.*

*A mi hermana, por inspirarme a que tengas un buen ejemplo cerca de ti, tus constantes preguntas, tu cariño, por seguir enseñándome a ser paciente, cada años que pasa creces y aprendes más y más, sigues con tu sueño de ser veterinaria, si eso sigue, sé que serás una gran MVZ o sea lo que quieras estudiar.*

*A mi pareja, que sigues a mi lado en los buenos y malos momentos, por estos años llenos de amor, cariño, compromiso y confianza. Gracias por seguir alentándome a seguir adelante. Gracias por el amor y cariño que me brindas. Por absolutamente todo siempre te estaré eternamente agradecido.*

*Sobre todo, a ti. Por el simple hecho de seguir y estar. Por no rendirte. Gracias.*

## Agradecimientos

A la **Dra. Norma Leticia Manríquez Moran** por su apoyo incondicional durante estos meses de maestría y posteriores. Fue una directora comprensiva, honesta, dedicada, comprometida y atenta. Agradezco infinitamente su paciencia y tiempo que me brindó toda la maestría. Su gran dedicación a pesar de todos los pendientes que siempre tenía. Las correcciones en mi escrito, las enseñanzas al escribir, al reaprender muchas cosas, enseñarme a exponer mejor, los consejos académicos que me han ayudado mucho a mejorar como estudiante, biólogo e investigador. Muchas gracias por todo su tiempo.

Al **Dr. Saúl Filemón Domínguez Guerrero** por una vez más acompañarme en un paso más de mi trayectoria académica como mi director de tesis, primero de licenciatura y ahora de maestría. Agradezco mucho tus valiosos consejos y enseñanzas en muchos aspectos como la redacción científica, presentación o diseño de diapositivas, como reaprender muchos conceptos que tenía erróneos, los cursos, el manejo de R, bases de datos y un largo etc... También agradezco bastante la enorme paciencia que me has tenido durante todos estos siete u ocho largos años. Por último, agradezco también la amistad en estos años, la cual aprecio bastante.

Al **Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco** y al **Dr. Julián Bueno Villegas** por los acertados comentarios en los múltiples tutoriales, ya que siempre me otorgaron muy buena retroalimentación y me hacían dudar de ciertos planteamientos para bien. Por la paciencia y espera al entregar con pocos días de anticipación el escrito. Agradezco su tiempo y dedicación hacia mi tema.

A la **Dra. Rubí Meza** por las enseñanzas y ayuda con nuestros alineamientos para preparar nuestro árbol filogenético. Gracias por su tiempo. Al **M. C. Israel Valencia Esquivel** por las enseñanzas y ayuda para utilizar la paquetería en R con los datos climáticos. Gracias por su tiempo. Al **M. C. Carlos Maciel** por la ayuda en la recopilación de variables ambientales. Gracias por tu tiempo. A la **Biol. Alejandra Montserrat Díaz** por las ilustraciones científicas que se usaran en el artículo derivado, además de tu consejo y amistad. Te deseo mucho éxito como ilustradora. Al **Dr. David Ramiro Aguillón Gutiérrez** después de ser mi asesor de licenciatura siguió apoyándome con sus consejos, compartiendo su conocimiento en muchos ámbitos que me brindan ayuda en el aspecto académico y por seguir brindándome su amistad. Al **Dr. Arturo Sánchez González**, al **Dr. Gerardo Sánchez Rojas**, la **Biol. Carolina Itzel Anaya** y al **Dr. Raúl Ortiz Pulido** por sus enseñanzas en clases, los consejos y el asesoramiento durante estos dos años de maestría.

Al **CONHACYT** por la beca (**1135433**) otorgada durante estos dos años de maestría.

**Yokebed** y **José** por ofrecerme su amistad en estos años de maestría, las pláticas, las risas, la buena compañía, el estrés, los desacuerdos, las comidas, la confianza, el chismecito, los muchos buenos momentos que pasamos juntos durante este tiempo, los juegos de uno, fase 10 y Monopoly, también gracias por cuidar de Tsuki, seguro que ella lo agradece mucho también. Gracias por su valiosa amistad. **Omar** por ser un excelente roomie y un gran amigo, los desvelos, el estrés, la ayuda, la confianza, el chisme, las risas, la compañía, las series, animes y películas que vimos juntos, tus audífonos, la comida, las salidas junto a Yokebed y José. Además, por cuidar y querer a Tsuki y a Misha cuando no estaba e incluso cuando estaba. Agradezco mucho todo lo anterior. **Marisol** por ser mi primera roomie, aunque por un breve periodo de tiempo, de igual manera agradezco mucho el que sigamos siendo amigos y compañeros ahora de maestría. Gracias por los buenos momentos, las risas y el chisme. **Blanca** por seguir siendo una buena amiga, por la confianza y las pláticas sobre el triste panorama académico y laboral, pero siempre con la frente en alto e intentando ver las cosas buenas, estoy seguro tendrás un excelente futuro laboral y académico. **Cecilia**, **Yael**, **Fernanda**, **Paola** por su amistad, los buenos momentos en el laboratorio y congresos, agradezco su amistad y confianza. **Enrique**, **Hernán**, **Javier** y **Tony** agradezco mucho su amistad, los buenos momentos jugando Over, Halo, Smash, MK y las reuniones tan divertidas. **Erick**, **Jorge**, **Mario**, **Isaac**, **Iván**, por seguir siendo mis buenos amigos, durante tantos años, siguiendo con los buenos momentos en Smite y otros juegos, riendo y enojando. Tengo la fortuna de ya conocerlos en persona a todos y habernos reunido la mayoría para pasarla bien, lo que un día empezó con todos uniéndonos a un grupo de Xbox para jugar por primera vez juntos, termino en una gran amistad. **Francisco** por las buenas pláticas que siempre se daban, tu amistad sincera, por compartir la afición de manga, anime y videojuegos. Los buenos y enojados momentos jugando Over y Halo. Por último, pero más importante, **Sergio** por tu gran, valiosa y sincera amistad, seguir siendo mi mejor amigo a lo largo de todos los años, el apoyo, las risas, los consejos, etc... Siempre has estado ahí en las buenas y en las malas. Es curioso como en un principio nos caíamos mal y ahora seamos mejores amigos. Gracias.

Índice	
Resumen	9
Abstract	10
1. Introducción	11
2. Antecedentes	13
2.1. Cambio climático antropogénico, temperaturas corporales y variables ambientales en ectotermos.	13
2.2. Horario de actividad	16
2.3. Gecos como modelo de estudio en evolución	18
3. Justificación	19
4. Hipótesis	20
5. Objetivos	20
5.1. Objetivo General	20
5.2. Objetivos Particulares	20
6. Métodos	20
6.1. Temperatura corporal ( $T_b$ )	20
6.2. Horarios de actividad	21
6.3. Temperaturas ambientales ( $T_a$ )	22
6.4. Análisis evolutivos	22
6.4.1. Transiciones entre horarios de actividad	23
6.4.2. Evolución de la temperatura corporal en Gekkota	23
6.4.3. Influencia de la temperatura ambiental y corporal en el horario de actividad	23
6.4.4. Relación entre horario de actividad, temperatura corporal y ambiental	23
7. Resultados	24
7.1. Horarios de actividad y temperatura corporal	24
7.2. Análisis evolutivos	25
7.2.1. Transiciones entre horarios de actividad	25

7.2.3. Influencia de la temperatura ambiental y corporal en el horario de actividad	27
7.2.4. Relación entre temperatura corporal y ambiental	31
8. Discusión	31
9. Conclusiones	38
10. Glosario	38
11. Literatura citada	39
12. Anexos	57

### Índice de figuras

<b>Fig. 1.</b> Métodos de búsqueda sistemática para la obtención de datos e información sobre temperatura corporal y horario de actividad	20
<b>Fig. 2.</b> Representación de especies con actividad nocturna, diurna y catemeral en 643 especies de las distintas familias del infraorden Gekkota	24
<b>Fig. 3.</b> Tasas de transición entre horarios de actividad para el infraorden Gekkota	25
<b>Fig. 4.</b> Reconstrucción de la evolución del estado de carácter ancestral de los horarios de actividad en geos. Los círculos en las puntas indican el horario de actividad para cada especie. Los círculos en los nodos internos indican la reconstrucción de las 1000 simulaciones del mapeo estocástico de caracteres. Las familias están etiquetadas con diferentes colores	27
<b>Fig. 5.</b> Comparación de la temperatura corporal (A) y de la temperatura media anual (B) entre especies de geos con diferente horario de actividad	29
<b>Fig. 6.</b> Regresión lineal entre la temperatura media anual y la temperatura corporal en geos. La banda de confianza se incluye alrededor de la línea de regresión. Los puntos azules, naranjas y rosas representan a las especies nocturnas, diurnas y catemerales, respectivamente	30

### Índice de cuadros

<b>Cuadro 1.</b> Tasas de transición en el horario de actividad de los integrantes de Gekkota	24
---	----

**Cuadro 2.** ANOVA filogenético del horario de actividad entre la temperatura corporal y doce variables macro y micro ambientales utilizadas 28

**Índice de anexos.**

**Anexo 1.** Linajes de Gekkota relacionados con horarios de actividad en el tiempo. Los cuadros azules representan los periodos de enfriamiento del planeta y el cuadro rojo un periodo de calentamiento 56

## Resumen

El calentamiento global está afectando negativamente a los animales ectotermos, pues su temperatura corporal depende de la temperatura ambiental. Si la temperatura ambiental aumenta, la temperatura corporal de los animales ectotermos también podría incrementar, ocasionando efectos negativos en las funciones biológicas de los individuos y/o mortalidad por sobrecalentamiento. Se ha propuesto que como mecanismo de respuesta ante el calentamiento global los animales ectotermos diurnos podrían evitar temperaturas extremas volviéndose nocturnos. Por ello, el objetivo del presente trabajo fue evaluar si el horario de actividad es predecible en función de la temperatura ambiental y si la temperatura corporal de los organismos ectotermos está asociada con su horario de actividad. Como modelo de estudio, se eligió al infraorden Gekkota, constituido por escamados distribuidos en todo el mundo, con hábitos nocturnos, diurnos y catemerales. Para alcanzar el objetivo del presente estudio, se realizó un mapeo estocástico del horario de actividad a través de una filogenia ultramétrica de Gekkota. Posteriormente, se realizaron análisis de varianza filogenéticos para comparar 1) la temperatura ambiental y 2) la temperatura corporal de especies con diferente horario de actividad. Finalmente, se realizó una regresión lineal filogenética entre temperatura corporal y temperatura ambiental. Los resultados mostraron que el estado ancestral del infraorden es nocturno y que, a partir de ese estado, han ocurrido múltiples transiciones en horario de actividad. Se encontró, que especies diurnas, catemerales, y nocturnas habitan ambientes térmicos similares, indicando que los cambios del horario de actividad en el infraorden Gekkota no están asociados con la temperatura ambiental. Estos resultados rechazan la hipótesis de que los ajustes en el horario de actividad sean un mecanismo de respuesta de los geos ante el calentamiento global. Además, se observó que independientemente del horario de actividad, las especies del infraorden Gekkota presentan temperatura corporal similar (promedio de 22.67°C para todas las especies). Lo anterior, es opuesto a estudios previos que indican que las especies nocturnas tienen temperaturas corporales menores que las diurnas y sugiere que durante la noche, los geos podrían presentar temperaturas similares a las del día. Finalmente, se encontró que la temperatura corporal de los geos está relacionada con la temperatura ambiental. La tendencia actual de cambio climático podría provocar que la temperatura corporal de los geos aumente hasta alcanzar límites letales por lo cual es urgente implementar estrategias de conservación y de mitigación.

## Abstract

Global warming is negatively affecting ectothermic animals, as their body temperature depends on the environmental temperature. If the environmental temperature increases, the body temperature of ectothermic animals could also increase, causing negative effects on the biological functions of individuals and/or mortality due to overheating. It has been proposed that as a response mechanism to global warming, diurnal ectothermic animals could avoid extreme temperatures by becoming nocturnal. Therefore, the aim of the present work was to evaluate whether the activity time is predictable as a function of environmental temperature and whether the body temperature of ectotherm organisms is associated with their activity time. The infraorder Gekkota, which is composed of squamates distributed worldwide, with nocturnal, diurnal, and catemeral habits, was chosen as a study model. To achieve the objective of the present study, a stochastic mapping of the activity time was performed through an ultrametric phylogeny of Gekkota. Subsequently, phylogenetic analyses of variance were performed to compare 1) environmental temperature and 2) body temperature of species with different activity times. Finally, a phylogenetic linear regression between body temperature and environmental temperature was performed. The results showed that the ancestral state of the infraorder is nocturnal and that, from that state, multiple transitions in activity time have occurred. Diurnal, catemeral, and nocturnal species were found to inhabit similar thermal environments, indicating that changes in activity time in the infraorder Gekkota are not associated with environmental temperature. These results reject the hypothesis that adjustments in activity time are a response mechanism of geckos to global warming. In addition, it was observed that regardless of the activity time, species of the infraorder Gekkota have similar body temperature (average 22.67°C for all species). This is contrary to previous studies that indicate that nocturnal species have lower body temperatures than diurnal species and suggests that during the night, geckos may have temperatures like those during the day. Finally, gecko body temperature was found to be related to environmental temperature. The current trend of climate change could cause the body temperature of geckos to increase to lethal limits, making it urgent to implement conservation and mitigation strategies.

## 1. Introducción

El aumento acelerado de la temperatura ambiental global (tendencia del cambio climático) representa nuevas presiones de selección para los animales ectotermos (como insectos, anfibios y reptiles), ya que estos organismos dependen de la temperatura ambiental para regular su temperatura corporal y mantener sus funciones biológicas como locomoción y reproducción (Kingsolver et al., 2013; Seebacher et al., 2014; Sunday et al., 2014). Si la temperatura ambiental aumenta, la temperatura corporal de los animales ectotermos (referidos de aquí en adelante solamente como ectotermos) podría incrementar hasta límites subóptimos (donde las funciones biológicas son afectadas negativamente) o letales (Angilletta, 2009). Esto podría ocasionar la extinción de al menos una de cada seis especies de ectotermos durante el presente siglo (Carpenter et al., 2008; Sinervo et al., 2010).

Como mecanismo de respuesta, los ectotermos podrían presentar ajustes conductuales, como exponerse u ocultarse del calor ambiental, seleccionar microhábitats térmicamente adecuados, o modificar su horario de actividad para regular su temperatura corporal y evitar el sobrecalentamiento (Bauwens et al., 1996; Castilla et al., 1999; Kearney et al., 2009; Muñoz y Losos, 2018; Arenas-Moreno et al., 2021). En particular, durante las horas más calientes del día, los individuos podrían refugiarse en sitios frescos, como grietas o madrigueras (Tewksbury et al., 2008). Sin embargo, si los individuos pasan mucho tiempo dentro de un refugio, limitan su tiempo de forrajeo y reproducción, lo cual podría provocar colapsos demográficos y eventualmente extinción (Sinervo et al., 2010).

Otro ajuste conductual que podría ser importante ante el escenario de calentamiento global es el cambio en el horario de actividad (Arenas-Moreno et al., 2018; 2021). Por ejemplo, en sitios cálidos, lagartijas de la familia Xantusiidae tienden a estar activas durante la noche para evitar sobrecalentarse (Arenas-Moreno et al., 2018; 2021). Esa hipótesis (ajustes en el horario de actividad) sugiere que, ante el incremento de la temperatura ambiental, especies diurnas podrían modificar de forma facultativa su horario de actividad (diurno o nocturno; i.e. actividad catemeral) o volverse completamente nocturnas y de esa forma mantener estable (o incluso reducir) su temperatura corporal (Kearney et al., 2009; Kearney, 2013; Arenas-Moreno et al., 2018). Sin embargo, pocos trabajos han evaluado si el horario de actividad de los ectotermos está asociado con la temperatura ambiental (Rezende et al., 2003; Levy et al., 2018) y/o comparado la temperatura corporal entre

ectotermos con diferente horario de actividad (Moreira et al., 2021). Si el horario de actividad está asociado con la temperatura ambiental, se podría anticipar que esos ajustes conductuales serían un mecanismo de respuesta de los ectotermos ante el calentamiento global (Arenas-Moreno et al., 2018; 2021). Si las especies nocturnas de ectotermos mantienen temperaturas corporales menores que sus contrapartes diurnas, se esperaría que los ajustes en el horario de actividad mitiguen los efectos negativos del calentamiento global en ectotermos.

En el presente estudio se plantearon dos preguntas generales (1) ¿La temperatura ambiental es un buen predictor del horario de actividad? y (2) ¿La temperatura corporal difiere entre ectotermos con diferente horario de actividad)? Para responder a esas preguntas, se eligió como objeto de estudio a las especies del infraorden Gekkota, que habitan en un gradiente altitudinal (0 – 4384 msnm) y latitudinal amplio en los cinco continentes (Meiri, 2019; Gumbs et al., 2020; Uetz et al., 2023). El infraorden Gekkota está compuesto por siete familias, más de 120 géneros y más de 2200 especies, que habitan en sitios tanto al norte del planeta en Kazajistán, como en la zona sur de Nueva Zelanda, y en sitios térmicamente contrastantes como la cordillera del Himalaya y los desiertos australianos (Meiri, 2019; Rech et al., 2023; Uetz et al., 2023). El ancestro de los escamados y la mayor parte de las especies actuales son diurnos, pero la actividad nocturna ha evolucionado en múltiples ocasiones (Anderson y Wiens, 2017). El estado ancestral en los gecos es nocturno, pero existen diversas transiciones evolutivas independientes hacia los patrones de actividad diurnos o catemerales (Gamble et al., 2015; Schmitz y Highman, 2018), lo que convierte a los gecos en un buen modelo de estudio para evaluar los posibles efectos de la temperatura ambiental sobre los distintos horarios de actividad (diurno, nocturno, catemeral) y si los horarios de actividad afectan las temperaturas corporales de los individuos. De forma general, el objetivo del presente trabajo fue evaluar si la temperatura ambiental predice el horario de actividad, y si existe una asociación entre temperatura corporal y horario de actividad en las especies del infraorden Gekkota.

## **2. Antecedentes**

### **2.1. Cambio climático antropogénico, temperaturas corporales y variables ambientales en ectotermos.**

El cambio climático (CC) se refiere a los cambios en el clima que pueden ser identificados como variaciones de las propiedades y su persistencia durante un periodo de varias décadas (IPCC, 2022). Han ocurrido grandes eventos climáticos de manera natural durante la historia de la vida en la tierra, sin embargo, actualmente estos eventos ocurren con mayor frecuencia que en el pasado y dado que estos eventos recientes han sido provocados por el ser humano, se les ha denominado como cambio climático antropogénico (CCA).

La tendencia actual del cambio climático es el aumento de las temperaturas ambientales. La Oficina Nacional de Administración Oceánica y Atmosférica de los Estados Unidos (NOAA; 2022) registró que desde 1900 la temperatura ambiental promedio ha aumentado 1°C. El CCA puede provocar diversos eventos que afecten al planeta, por ejemplo, el descongelamiento de las capas de hielo, derretimiento de los polos y el incremento de los niveles oceánicos (NOAA, 2022). Para el año 2100 se estima que habrá un aumento de 2.5°C a 4.8°C si las emisiones de CO<sub>2</sub> continúan en los niveles actuales. Incluso en caso de que las emisiones se reduzcan drásticamente, el aumento será de 1°C para el 2100 (IPCC, 2018). El CCA está causando impactos en los organismos y ecosistemas (Pacifci et al., 2015; Sinclair et al., 2016), el calentamiento global provoca la alteración de patrones climáticos que a su vez repercuten en las dinámicas poblacionales, comportamiento y fisiología de los organismos (Moore et al., 2013; Knapp et al., 2015; Sinclair et al., 2016). Los organismos ectotermos, son particularmente vulnerables a los cambios debido a su alta dependencia a las variables ambientales para regular su temperatura corporal y mantenerla dentro de un intervalo adecuado para realizar sus funciones fisiológicas (Stillman y Somero, 2000; Deutsch et al., 2008; Huey et al., 2009; Sunday, et al., 2014; Gunderson y Stillman, 2015).

Aunque los ectotermos se han visto forzados a modificar su comportamiento termorregulador para evitar el sobrecalentamiento durante las horas más calientes del día, muchas especies pueden alcanzar su límite fisiológico (Seebacher et al., 2014; Burraco et al., 2020). Actualmente, los escamados se consideran como uno de los grupos más

amenazados ante el CCA y varios taxones se encuentran en riesgo de extinción debido al incremento acelerado de las temperaturas ambientales en el planeta (Huey et al., 2009; Sinervo et al., 2010; Bestion et al., 2015). Los efectos de la temperatura en los ectotermos se observan en todos los procesos biológicos, desde la catálisis de enzimas, hasta interacciones biológicas complejas como el metabolismo, crecimiento o reproducción (Angilleta, 2009). La manera en la que la temperatura y la ecofisiología de los organismos interactúan, determinarán los límites térmicos en los que pueden sobrevivir los individuos (Angilleta, 2009; Hofmann y Todgham, 2010; Schulte, 2015). Conforme la temperatura aumenta, será más difícil para un ectotermo mantenerse dentro de un óptimo térmico, es decir, una temperatura que les permite maximizar sus procesos fisiológicos (Angilleta, 2009; Huey et al., 2009). La exposición a una temperatura constante que sobrepase sus temperaturas óptimas puede llevar al organismo a alcanzar una temperatura crítica máxima, es decir, una temperatura que puede tener efectos deletéreos en la adecuación de los individuos (Kellermann et al., 2012; Kingsolver et al., 2013; Overgaard et al., 2014; Jorgensen et al., 2022).

Es importante identificar cuales son las especies o grupos biológicos clave para la conservación (Glick et al., 2011). Por ello, es necesario evaluar las consecuencias que produce el aumento de la temperatura ambiental sobre la ecofisiología de los organismos y los potenciales mecanismos de respuesta (Moller et al., 2010; IPCC, 2018; Lovejoy et al., 2019). Los reptiles representan alrededor del 30% de la biodiversidad total de vertebrados terrestres (Uetz et al., 2022), donde el 60% de las tortugas (Lovich et al., 2018), 50% de los cocodrilos (IUCN, 2019) y el 20% de las especies de escamados se encuentran en peligro de extinción (Böhm et al., 2013).

La heterogeneidad térmica faculta a los organismos ectotermos a regular conductualmente su temperatura corporal dentro de su intervalo preferido ( $T_{pref}$ ), maximizando su adecuación (Woods et al., 2015). La temperatura corporal generalmente refleja la historia evolutiva de las especies, pues taxones emparentados tienden a presentar temperaturas corporales similares (Moreira et al., 2021). Como se mencionó antes, las temperaturas del aire y del sustrato son las variables ambientales que más influyen en la actividad de los escamados. Sin embargo, esto puede variar de forma intra e interespecífica, dependiendo del tipo de hábitat donde se encuentren los organismos (Van-Slyus, 1992; Bergallo y Rocha, 1993; Hatano et al., 2001). Las temperaturas ambientales bajas durante la noche impiden que muchas especies de ectotermos se mantengan activos,

ya que su temperatura corporal puede acercarse a la temperatura crítica mínima ( $Ct_{min}$ ) (Lara-Reséndiz, 2020), dado que las temperaturas del aire y sustrato determinarán la temperatura corporal de los organismos durante los periodos de inactividad (Cowles y Bogert, 1944; Porter et al., 1973; Huey, 1982; Huey et al., 1989). Además, la cantidad de tiempo que un individuo está activo durante el día dentro de su temperatura corporal preferida se ve limitada por el ambiente térmico (Adolph y Porter, 1993).

A pesar de que los ectotermos dependen de los factores ambientales que los rodean (e.g. humedad, radiación solar, temperaturas del aire y sustrato), las variables climáticas estándar, no funcionan como predictores precisos para establecer la temperatura corporal a nivel mundial. Por ejemplo, la temperatura media anual (TAM), no refleja de manera exacta las temperaturas que los organismos experimentan en su microambiente (Meiri et al., 2013; Kearney et al., 2014a; Kearney et al., 2014b). Entendiendo a los microambientes, microclimas o microhábitats como, el conjunto de condiciones climáticas que experimentan los organismos, cercanos o por debajo del suelo (Kearney, 2018).

Las variables ambientales como la radiación solar, humedad, velocidad del viento, temperaturas del aire y sustrato, interactúan con el organismo, produciendo una compleja red que interactúa con las temperaturas corporales de los organismos a través del tiempo y espacio (Buckley et al., 2013). Asimismo, las temperaturas corporales pueden variar considerablemente entre los organismos que viven en un mismo hábitat, debido a que la temperatura corporal está influenciada por el tamaño del cuerpo, la coloración dorsal, o el uso de diferentes microhábitats (Helmuth, 2009; Woods et al., 2015). Los ambientes térmicos cambian a través del tiempo, y los organismos que habitan en ellos, evolucionan gracias a la presión de selección que implica la variación térmica (Osborn y Briffa, 2006). Muchos ectotermos terrestres presentan patrones conductuales que resultan en intervalos de temperaturas corporales poco variables en comparación de las temperaturas ambientales (Hertz et al., 1993; Wills y Beaupre, 2000; Seebacher y Shine, 2004).

La termorregulación de los reptiles es producto de una serie de variables espaciotemporales, las cuales tienen un costo, pero proporcionan un beneficio (Huey y Slatkin, 1976). La temperatura actúa como un factor importante para predecir cambios entre el día y la noche, cuando la temperatura es muy alta o muy baja. Los animales modifican su conducta para alcanzar una temperatura corporal óptima, es decir, una temperatura donde las funciones fisiológicas del organismo se maximizan, o para minimizar los costos

energéticos (Huey y Slatkin, 1976). Por lo que los patrones de temperatura pueden explicar algunas modificaciones en los cambios de horario de actividad en animales (Hut et al., 2012), y a su vez, permiten comprender los efectos del calentamiento global sobre la elección de horario de actividad en los organismos (Levy et al., 2018).

## **2.2. Horario de actividad**

Existe una preocupación mundial debido al CCA y sus efectos sobre la biodiversidad (Bellard et al., 2012). Ante el calentamiento global, los animales pueden responder de diferentes maneras, por ejemplo, cambios en su fenología (Diamond et al., 2011; Todd et al., 2011), distribución (Mathewson et al., 2016) y los periodos de actividad (Sears et al., 2011). Algunas especies cambian sus patrones de actividad de diurnos (actividad durante el día) a nocturnos (actividad durante la noche) (Hut et al., 2012). Los organismos inician este proceso resguardándose durante las horas más calientes del día y aprovechando las primeras horas de la noche para realizar sus actividades, terminando con una inversión total de sus horas de actividad hacia la noche (Levy et al., 2018). Así, los individuos son capaces de conservar su distribución geográfica (Levy et al., 2018). Adicionalmente, se encuentra el patrón catemeral, caracterizado por la actividad irregular durante el día y la noche (Hut et al., 2012).

Los escamados habitan en un intervalo amplio de ambientes térmicos, y las variaciones entre hábitats influyen en los distintos horarios de actividad de los organismos (Avery, 1982). Los horarios de actividad pueden estar relacionados con diversos factores, por ejemplo, dieta, forrajeo, interacciones depredador-presa y ecología térmica (Cooper et al., 2001). Roll et al. (2006) sugieren que presiones de selección como la competencia, depredación y disponibilidad de recursos, pueden ser factores que influyen en mayor medida sobre los ritmos circadianos de los individuos al momento de modificar su horario de actividad. La integración de los ritmos circadianos y la influencia del ambiente en los horarios de actividad de los organismos en ocasiones son resultado de su comportamiento y fisiología (Kuhlman et al., 2018).

Los patrones de actividad poseen cierta flexibilidad en respuesta a los ambientes donde la temperatura es variable (Rezende et al., 2003; Aublet et al., 2009; Arenas-Moreno et al., 2018). La respuesta de los individuos dependerá del contexto ambiental, por ejemplo, los organismos diurnos pueden preferir sitios que les ofrezcan temperaturas ideales durante la noche aprovechándolos como parches térmicos (Mays y Nicherson, 1968; Ruben, 1976;

Dodd et al., 1989). Moreira et al. (2021) documentaron que las especies de vertebrados diurnos poseen temperaturas corporales más altas que las especies nocturnas, y este patrón puede estar estrechamente relacionado con la historia evolutiva y los patrones de actividad diurnos y nocturnos. La temperatura, el acceso a las fuentes de alimento y la reducción del riesgo de depredación se consideran como factores promotores del cambio a una actividad catemeral en las especies (Hill, 2006).

Los cambios en los patrones de actividad pueden presentarse a través de la historia evolutiva de los taxones, dichos cambios han ocurrido de manera independiente dentro de los escamados (Roll et al., 2006). El cambio entre los distintos horarios de actividad representa un fenómeno complejo, donde ocurren distintas causalidades entre los mecanismos fisiológicos, neurobiológicos y evolutivos. Las especies estrictamente diurnas podrían ser las más afectadas ante un incremento en las temperaturas ambientales (Sinervo et al., 2010; Sears et al., 2011; Kearney, 2013). Si la selección natural limita a los individuos a este horario específico, o si el CC es más rápido que las respuestas evolutivas de los organismos diurnos (Sinervo et al., 2010; Sears et al., 2011).

Anderson y Wiens (2017) concluyeron que hace 350 millones de años (Ma), los tetrápodos eran en su mayoría nocturnos y que hoy en día la mayor parte de los linajes los siguen siendo. Los linajes de tetrápodos diurnos que se han extinto fueron reemplazados recientemente por linajes nocturnos que se han expandido y diversificado (Anderson y Wiens, 2017). Los ectotermos diurnos pueden estar limitados a la necesidad de una temperatura corporal alta que solamente pueden alcanzar durante el día. Los escamados son ancestralmente diurnos, y la mayoría de los clados han conservado esta característica de manera predominante como en el caso de las familias *Iguanidae*, *Lacertidae*, *Liolaemidae*, *Phrynosomatidae*, *Scincidae*, *Teiidae* y *Varanidae* (Autumn et al., 1999). Sin embargo, los múltiples cambios en los horarios de actividad que han ocurrido en la historia evolutiva de Gekkota, sus causas y consecuencias, proveen de un modelo ideal para evaluar diversos aspectos sobre este taxón (Dial y Grismer, 1992; Autumn, 1999; Roll, 2001).

### **2.3. Gecos como modelo de estudio en evolución**

Los patrones evolutivos se pueden estudiar mediante una filogenia bien resuelta que permita mapear y evaluar la evolución de los rasgos dentro de los taxones (Wake et al., 2011). Dentro de los vertebrados terrestres, los gecos, son uno de los grupos con mayor riqueza de especies actualmente y una distribución casi cosmopolita (Gamble et al., 2010; Gamble et al., 2015). Los gecos, junto con los dibámidos, son el grupo basal de los escamados y grupo hermano del resto de las lagartijas y serpientes, de los cuales divergieron hace 225 – 180 Ma (Townsend et al., 2004; Vidal y Hedges, 2009).

El infraorden Gekkota está integrado por siete familias, más de 120 géneros y más de 2200 especies (Reptile DataBase, 2023). Las familias Diplodactylidae, Pygopodidae y Carphodactylidae se distribuyen en Australia, Nueva Caledonia, Nueva Zelanda y Nueva Guinea, mientras que Phyllodactylidae, Gekkonidae, Eublepharidae y Sphaerodactylidae se distribuyen de manera más amplia en el resto de los continentes, Asia, América, África y Europa (O'shea, 2021). Los gecos usualmente tienen cabezas y ojos grandes, especialmente las especies nocturnas. A pesar de ser un grupo diverso, cosmopolita y antiguo en los escamados, los intentos para definir los rasgos que todos ellos comparten han sido complicados, debido a que algunos taxones poseen características únicas (Meiri, 2019).

Los gecos representan el 18% de la riqueza actual de reptiles y el 50% de las especies de escamados identificadas como prioritarias para la conservación (Gumbs et al., 2018; Gumbs et al., 2020; Reptile Database, 2023). Además, un 20% de las especies de gecos se encuentran dentro de las 100 especies prioritarias del proyecto EDGE Reptiles (programa que destaca y protege algunas de las especies únicas en el planeta) (Gumbs et al., 2018). Por último, el 78% de las especies actuales de gecos se encuentra dentro de la Lista Roja de la IUCN (IUCN, 2019).

Los gecos, han sido estudiados desde distintos aspectos, como el evolutivo (Highman, 2015; Nguyen et al., 2020; Schwarz et al., 2020; Norris et al., 2021), ecológico (Ceríaco et al., 2011; Meiri, 2019; Stark et al., 2020), etológico (Sakata et al., 2002; Pillai et al., 2020), médico (Wagner y Dittmann, 2014; Gilbert y Vickaryous, 2017), interacciones biofísicas (Nirody et al., 2018) y recientemente filogenético (Gamble et al., 2012; Gamble et al., 2015; Bauer, 2019). Poseen numerosas adaptaciones que responden a bajas

temperaturas y poca luz, sugiriendo que la actividad nocturna apareció rápidamente durante su evolución. La vasta diversidad de especies, gran variedad de formas, tamaños, colores, hábitats, características evolutivas únicas, la diversidad de hábitats donde se encuentran, su antigüedad, su importancia ecológica y aspectos ecofisiológicos, convierten a los geos en un excelente modelo de estudio tanto en la evolución como en muchos otros campos de la ciencia.

### **3. Justificación**

Durante millones de años, el ambiente ha moldeado la evolución de las especies, y debido a la amenaza actual del cambio climático, es importante conocer los factores ambientales y ecofisiológicos que inducen estrés en los organismos. Lo anterior, con el fin de evaluar si las especies de escamados son capaces de modificar su horario de actividad para evitar los efectos deletéreos del calentamiento global, de lo contrario, podrían ser conducidas a la extinción. Las especies del infraorden Gekkota, habitan en un amplio gradiente altitudinal y latitudinal, habitan en sitios con temperaturas ambientales contrastantes, poseen un intervalo amplio de temperaturas corporales y presentan horarios de actividad nocturnos, diurnos y catemerales. Además, actualmente se entiende poco sobre la evolución de su temperatura corporal y su relación con el horario de actividad. Por lo anterior, se consideran a los miembros del infraorden Gekkota como un modelo de estudio adecuado para evaluar las variables ambientales que influyen sobre el horario de actividad y temperatura corporal.

#### 4. Hipótesis

- Las especies diurnas tendrán una temperatura corporal más alta que las especies nocturnas.
- Las especies nocturnas viven en sitios más cálidos que las especies diurnas.

#### 5. Objetivos

##### 5.1. Objetivo General

Evaluar si la temperatura ambiental predice el horario de actividad, y si existe una asociación entre temperatura corporal y horario de actividad en las especies del infraorden Gekkota.

##### 5.2 Objetivos Particulares

- Evaluar si la temperatura ambiental está asociada con el horario de actividad de los geocos.
- Evaluar si la temperatura corporal varía entre especies con diferente horario de actividad.

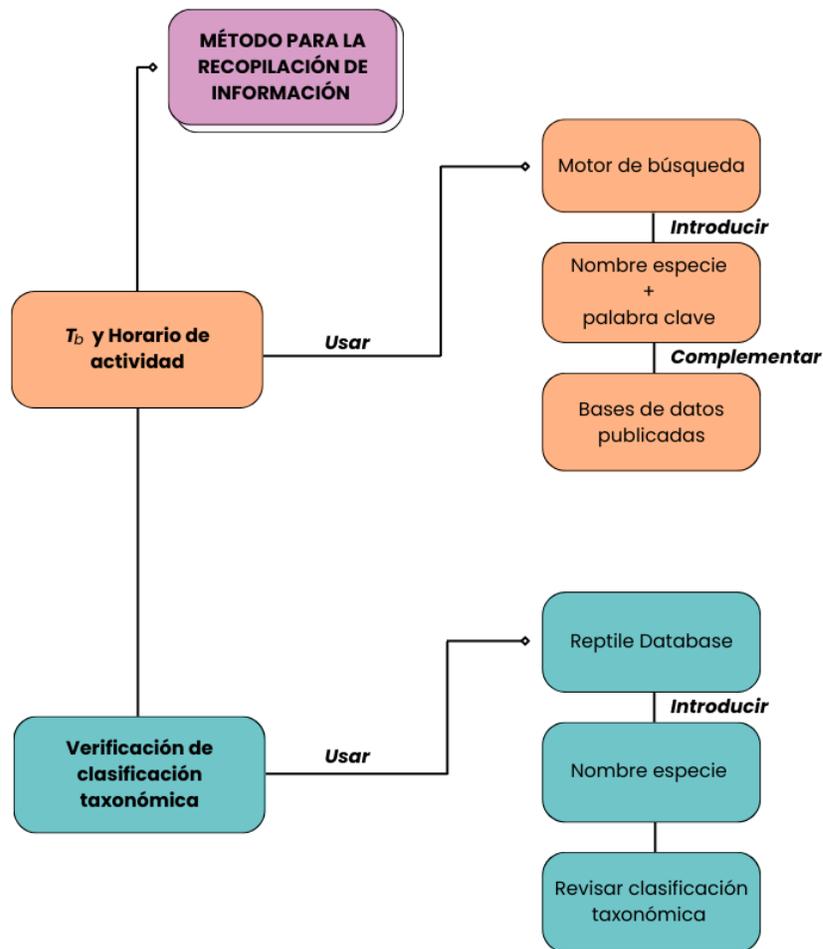
#### 6. Métodos

##### 6.1. Temperatura corporal ( $T_b$ )

Los datos sobre temperatura corporal de las especies de Gekkota fueron obtenidos a partir de la búsqueda en literatura especializada. Los motores de búsqueda fueron: Google Scholar y PubMed. Dentro del buscador se introdujo el nombre de la especie (e.g., *Eublepharis macularius*) más palabras clave para la búsqueda en inglés (e.g., *Eublepharis fuscus* + “thermal ecology”) o en español (e.g., *Eublepharis turcmenicus* + “temperatura corporal”) para la búsqueda de datos de temperatura, tomando en cuenta las primeras cinco páginas del buscador como estudios a revisar. Además, la búsqueda se complementó con la información disponible en bases de datos suplementarias (Meiri et al., 2013; Meiri et al., 2020; Moreira et al., 2021). Reptile DataBase se utilizó para revisar literatura disponible y para verificar la clasificación taxonómica de las especies (**Fig. 1**).

## 6.2 Horarios de actividad

Los horarios de actividad se agruparon en tres categorías distintas: organismos diurnos (activos durante el día), nocturnos (activos durante la noche) y catemerales (activos de manera irregular durante el día y la noche). Los datos de horario de actividad de las especies fueron recopilados mediante el mismo método utilizado para la temperatura corporal (**Fig. 1**), además de utilizar las bases de datos disponibles previamente mencionadas.



**Fig. 1.** Métodos de búsqueda sistemática para la obtención de datos e información sobre temperatura corporal y horario de actividad.

### 6.3 Temperaturas ambientales ( $T_a$ )

Las temperaturas ambientales de las localidades (obtenidas a partir de las coordenadas registradas en trabajos previos y en las bases de datos utilizadas) se extrajeron de las capas ambientales disponibles en las bases de datos del WorldClim (resolución aproximadamente de 1 km<sup>2</sup>). Se extrajeron diversas variables ambientales como la temperatura media anual (BIO01; TAM) ya que en algunos casos puede influir en la presencia o ausencia de algunos escamados, precipitación anual (BIO012) y la precipitación del trimestre más seco (BIO017), usados en algunos casos como predictor de especies nocturnas (Vidan et al., 2017) lo anterior para verificar y/o descartar su posible influencia sobre las especies.

Las temperaturas del aire se recopilan a dos metros de altura y no representan de manera exacta las condiciones microclimáticas que los individuos experimentan a ras de suelo. Entonces, de manera complementaria se realizó una recopilación de datos ambientales utilizando la paquetería de *NicheMapR* (Kearney y Porter, 2019) en R versión 4.2.2. en RStudio. Mediante la función *micro\_global* y con las coordenadas de cada especie de obtuvieron los datos sobre las condiciones micrometeorológicas. Lo anterior, abarcando un intervalo de 24 horas del día 15 de cada mes del año. Los datos obtenidos fueron, la temperatura del aire (TA) a una altura de 1 cm del sustrato y la temperatura del sustrato (TS), ambas en °C. Lo anterior permite obtener datos más precisos y confiables sobre las condiciones que experimentan las especies en su microambiente.

Una vez obtenidos los datos, se obtuvieron los promedios de las temperaturas del aire y sustrato divididas TA diurna, TA nocturna, TS diurna y TS nocturna. Mediante la página [www.timeanddate.com](http://www.timeanddate.com) se obtuvieron las horas de día y la noche, introduciendo las coordenadas de cada especie, y tomando al crepúsculo civil (cuando el sol esta 6° por debajo de horizonte) como inicio y fin de las horas luz. Debido a que no se cuenta con el dato por minuto de las temperaturas, sino con los datos por hora, se delimitó el inicio y fin de las horas luz utilizando el siguiente criterio: si la hora no pasa de los 30 minutos (06:29), entonces, se regresa la hora (6:00), pero, si pasa de los 30 minutos (6:31), entonces, se toma la hora completa (7:00), tomando el resto de las horas como horas noche.

### 6.4 Análisis evolutivos

Para llevar a cabo los distintos análisis, se utilizó la filogenia ultramétrica de Zheng y Wiens (2016) para escamados, considerando únicamente las especies de gecos para las

cuales existían datos disponibles de temperatura corporal y horario de actividad. Se categorizó a las especies en diurnas, nocturnas y catemerales, es decir, en tres estados de carácter. Todos los análisis evolutivos fueron realizados en R versión 4.2.2 (R Core Team, 2020).

#### **6.4.1. Transiciones entre horarios de actividad**

Para estimar el número de transiciones entre los horarios de actividad, se realizó un mapeo estocástico de caracteres utilizando la función *make.simmap* con 1000 simulaciones y el modelo de transición para tasas iguales (ER), en la paquetería *phytools* en R (Revell, 2012). El mapeo estocástico de caracteres se basa en una reconstrucción de estados de carácter hacia los nodos internos de la filogenia (Mahler y Tubaro, 2002), se realiza repetidamente para que sea una muestra representativa (Revell, 2014), permitiendo establecer la evolución del horario de actividad a lo largo de la filogenia. Una vez obtenido el mapeo estocástico, de manera complementaria se realizó un análisis de Linajes a Través del Tiempo con la función *ltt* en la paquetería *phytools* en R (Revell, 2012). Lo anterior para representar visualmente la manera en la que los linajes diurnos, nocturnos y catemerales se han diversificado a través de los eventos climáticos globales importantes de la Tierra.

#### **6.4.2. Evolución de la temperatura corporal en Gekkota**

Para evaluar la evolución de la temperatura corporal a través de la filogenia del infraorden Gekkota y mostrar de manera gráfica la temperatura corporal de las especies durante su historia evolutiva, se realizó una reconstrucción de caracteres ancestrales utilizando la función *contMap* en la paquetería *phytools* en R (Revell, 2012).

#### **6.4.3. Influencia de la temperatura ambiental y corporal en el horario de actividad**

Para comparar la temperatura corporal y el ambiente térmico entre los grupos de especies con diferente horario de actividad (diurno, nocturno y catemeral), se realizaron dos análisis de varianza (ANOVA) filogenéticos con 1000 simulaciones cada una mediante la paquetería *phytools* de R (Revell, 2012).

#### **6.4.4. Relación entre horario de actividad, temperatura corporal y ambiental**

Se realizó una regresión de mínimos cuadrados filogenéticos entre la temperatura corporal y la temperatura ambiental, incluyendo al horario de actividad como una variable categórica, mediante la función *gls* en la librería *nlme* en R (Pinhero et al., 2020).

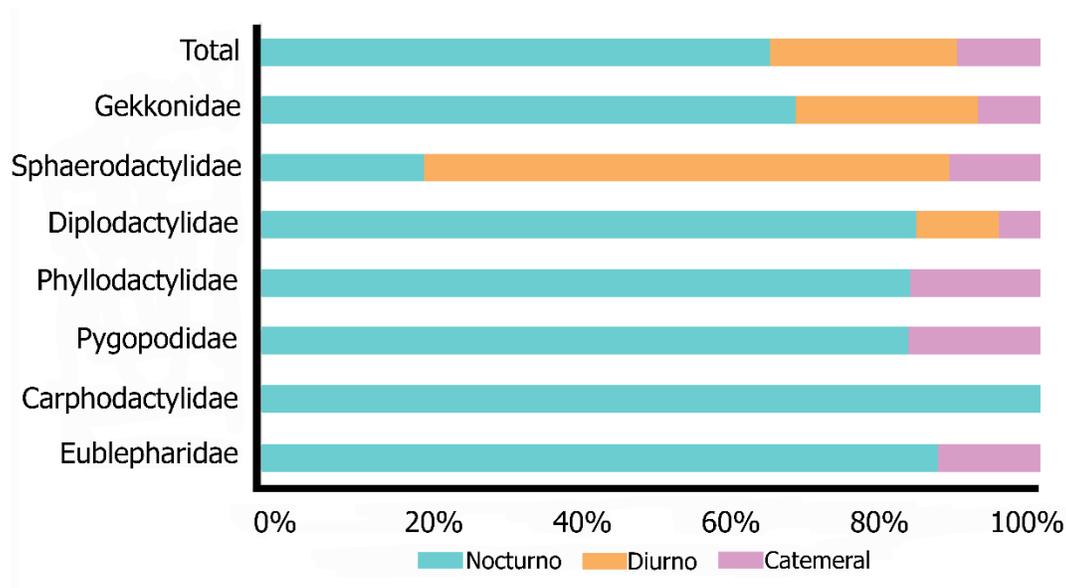
## 7. Resultados

### 7.1 Horarios de actividad y temperatura corporal

La filogenia de Zheng y Wiens (2016) consta de 4169 especies de escamados, 652 especies pertenecen al infraorden Gekkota, el cual actualmente consta de 2292 especies (Reptile DataBase, 2023). Se obtuvieron datos de horario de actividad para 643 especies pertenecientes a 11 géneros de las 7 familias del infraorden.

De las especies de geocos para las cuales se recolectaron datos, 419 (65%) son nocturnas, 156 (24%) diurnas y 68 (11%) catemerales, representando un 28.05% de las especies del infraorden y un 98.77% de las incluidas en la filogenia de Zheng y Wiens (2016) utilizada para este trabajo (**Fig. 2**). Todas las especies de la familia Carphodactylidae son nocturnas (22). Diplodactylidae y Gekkonidae se conforman en su mayoría de especies nocturnas (80, 236), seguido de diurnas (10, 82) y catemerales (5, 27). Phyllodactylidae y Eublepharidae también están integradas principalmente por especies nocturnas (40, 13), seguido de catemerales (8, 2) y ninguna diurna. Sphaerodactylidae es una familia con mayor número de especies diurnas (59), seguido de especies nocturnas (18) y catemerales (10). Por último, Pygopodidae, es la familia con más especies catemerales (16) que nocturnas (11) y diurnas (5).

Por último, se recolectaron datos de temperaturas corporales de 523 especies, lo que representa un total de 22.81% del infraorden y 80.83% de las especies incluidas en la filogenia para las cuales se obtuvieron datos de temperatura corporal.



**Fig. 2.** Representación de especies con actividad nocturna, diurna y catemeral en 643 especies de las distintas familias del infraorden Gekkota.

## 7.2 Análisis evolutivos

### 7.2.1. Transiciones entre horarios de actividad

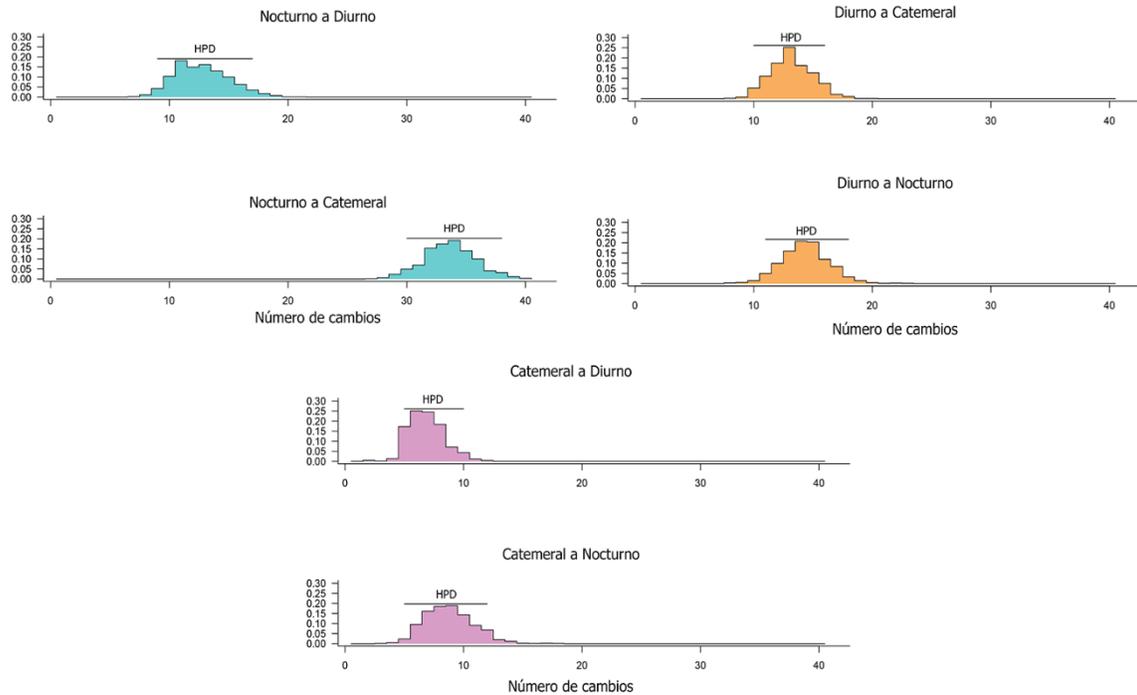
De acuerdo con el mapeo estocástico de caracteres los geckos son ancestralmente nocturnos. Los datos indican 89 transiciones en promedio entre horarios de actividad a lo largo de la filogenia (**Cuadro 1; Fig. 3**). La mayor tasa de transiciones ocurre del horario de actividad nocturno al catemeral, y el menor de catemeral a diurno.

**Cuadro 1.** Tasas de transición en el horario de actividad de los integrantes de Gekkota.

X->Y	Tasa de		
	Min	Max	Transición
Nocturno -> Diurno	7	21	12.74
Nocturno -> Catemeral	27	40	33.62
Diurno -> Catemeral	8	20	13.2

Diurno -> Nocturno	8	23	14.35
Caternal -> Diurno	2	12	6.85
Caternal -> Nocturno	3	18	8.79
Total			89.546

---



**Fig. 3.** Tasas de transición entre horarios de actividad para el infraorden Gekkota.

Los datos muestran que ocurrieron dos grandes transiciones hacia la actividad diurna. La primera transición se presentó en la rama de los géneros *Phelsuma*, *Lygodactylus* y *Cnemaspis* de la familia Gekkonidae hace aproximadamente 100 Ma. La segunda transición ocurrió en los géneros *Sphaerodactylus*, *Coleodactylus*, *Gonatodes*, *Pristurus*, *Chattogecko* y *Lepidoblepharis* hace 110 Ma aproximadamente (**Fig. 4**). Además, ocurren tres transiciones menores en las ramas del género *Rhoptropus* en Gekkonidae hace 40 Ma aproximadamente, las otras dos en los géneros *Naultinus* y *Eurydactylodes* en Diplodactylidae hace 10 y 20 Ma respectivamente. Diversas transiciones al horario de

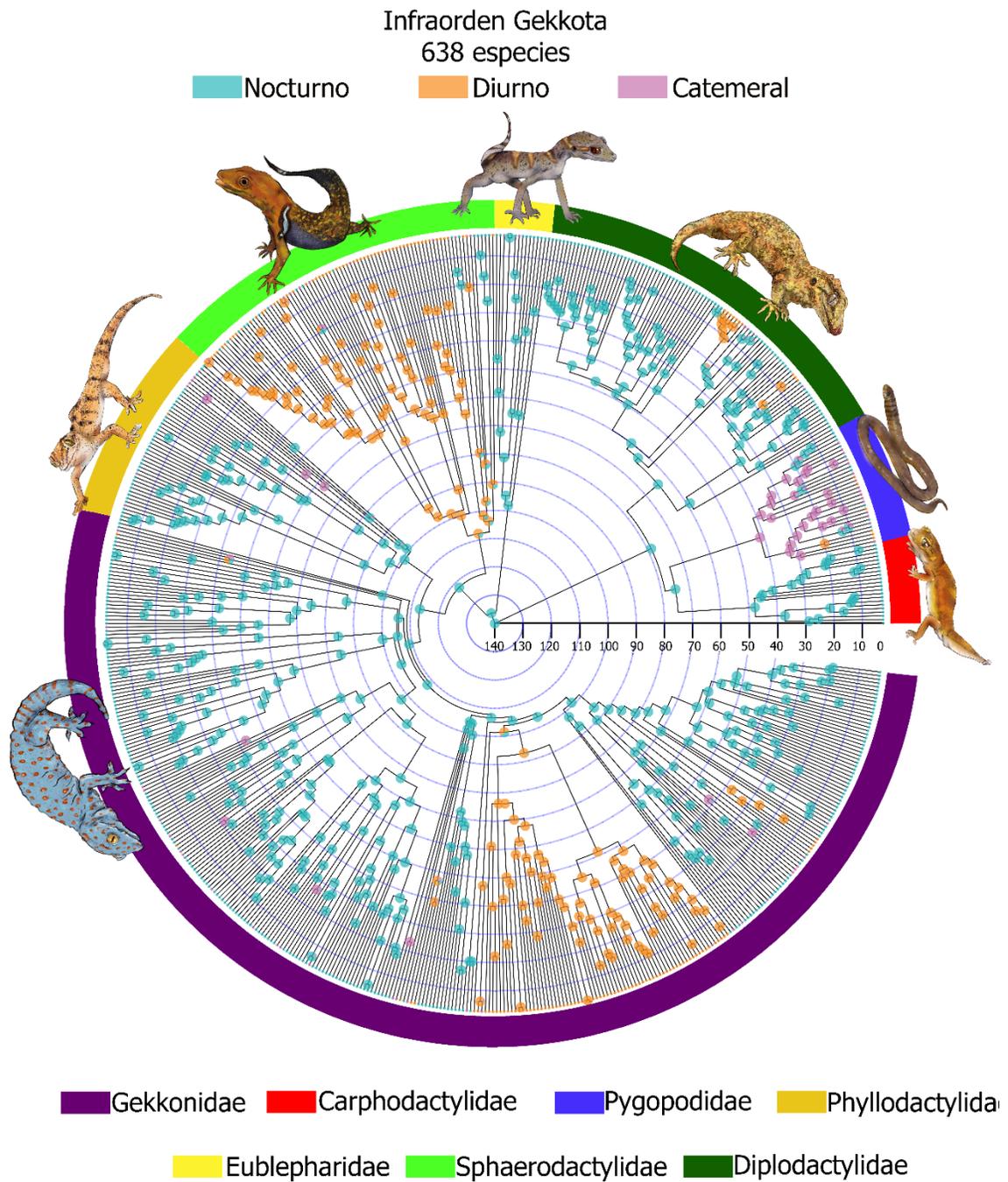
actividad catemeral también ocurren, por ejemplo, en el clado de Pygopodidae hace 40 Ma aproximadamente, siendo sus especies mayormente catemerales y subterráneas. En el género *Woodworthia* en Diplodactylidae, *Ptyodactylus* y *Haemodracon* en Phyllodactylidae y *Cyrtopodion*, *Hemidactylus*, *Mediodactylus*, *Homopholis*, *Blaseodactylus* y *Pachydactylus* en Gekkonidae.

### **7.2.2. Evolución de la temperatura corporal en Gekkota.**

El promedio de las temperaturas corporales de las 518 especies en la reconstrucción fue de 22.79°C y la mayoría de las especies se encuentran cercanas a este promedio.

### **7.2.3. Influencia de la temperatura ambiental y corporal en el horario de actividad**

La temperatura corporal promedio de los geos nocturnos es de 22.62°C, mientras que en las especies catemerales es de 22.15°C y diurnas de 23.55°C. De acuerdo con el ANOVA filogenético, no existen diferencias significativas en la temperatura corporal entre horarios de actividad (promedio  $T_b=22.77^\circ\text{C}$ ;  $F=2.807$ ,  $p=0.89$ ,  $n=519$ ; **Fig.5A**). La temperatura media anual es de 22.29°C en los sitios en que habitan las especies nocturnas, 21.12°C las catemerales y 22.47°C las diurnas, por lo que tampoco existen diferencias significativas (promedio  $MAT=21.98^\circ\text{C}$ ;  $F=1.749$ ,  $p=0.769$ ,  $n=628$ ; **Fig.5B**). Además, se utilizaron las variables de los microhábitats donde habitan las especies para evaluar las diferencias entre las temperaturas promedio, mínimas y máximas durante el día y la noche, y tampoco se encontraron diferencias significativas entre las variables adicionales (**Cuadro 2**).

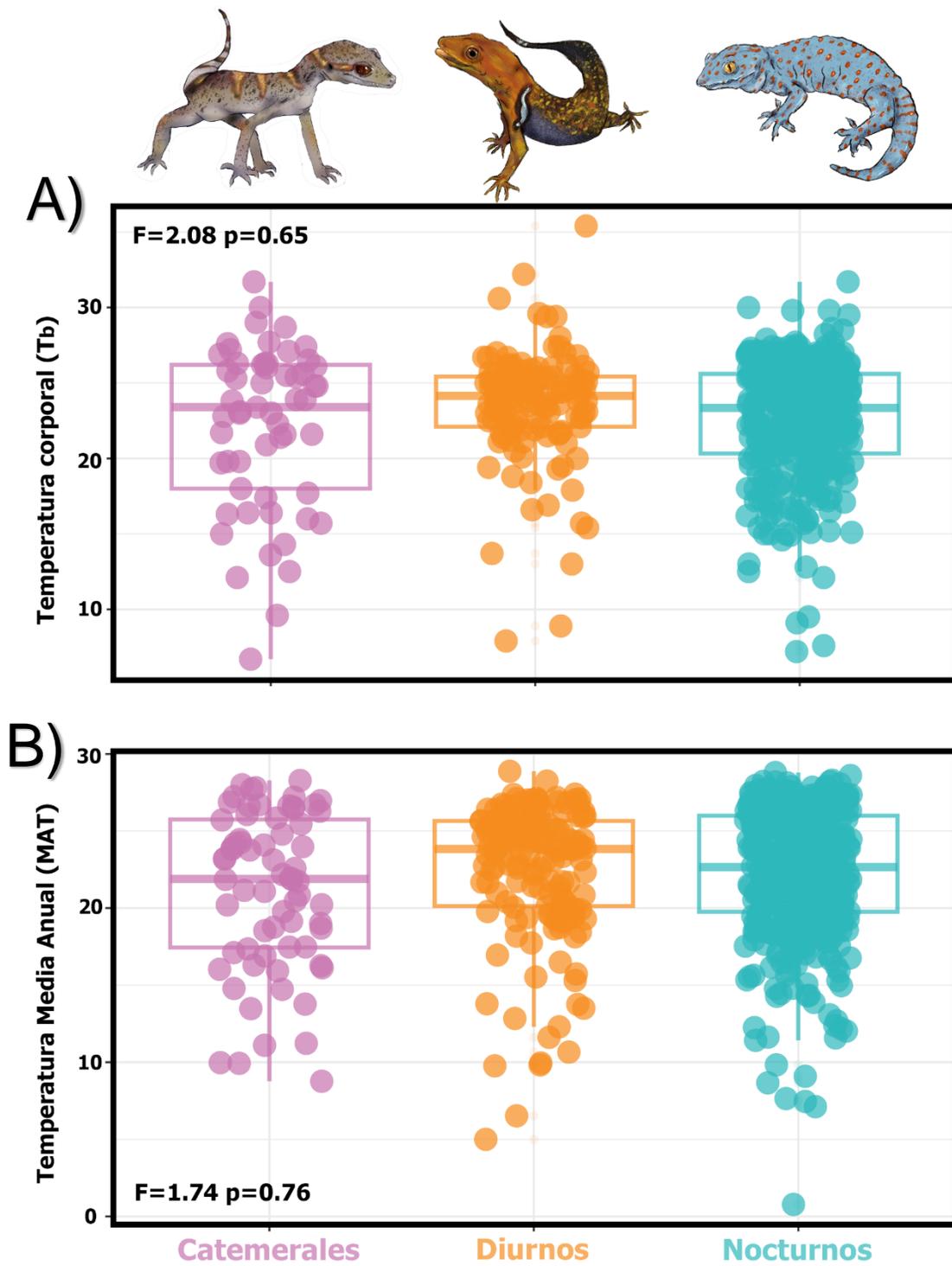


**Fig. 4.** Reconstrucción de la evolución del estado de carácter ancestral de los horarios de actividad en geocos. Los círculos en las puntas indican el horario de actividad para cada especie. Los círculos en los nodos internos indican la reconstrucción de las 1000

simulaciones del mapeo estocástico de caracteres. Las familias están etiquetadas con diferentes colores.

**Cuadro 2.** ANOVA filogenético del horario de actividad entre la temperatura corporal y doce variables macro y micro ambientales utilizadas.

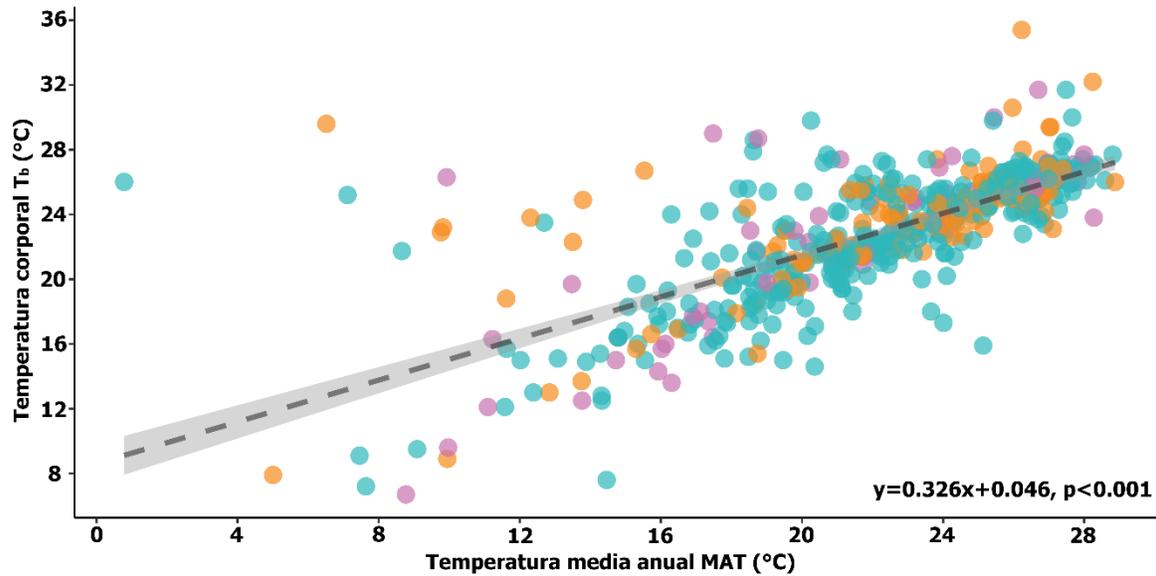
<i>Horario de actividad/ Variable</i>	<i>n</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Temperatura Corporal ( <i>Tb</i> )	519	2.807	0.652
Temperatura Media Anual ( <i>MAT</i> )	628	1.749	0.769
Latitud ( <i>LAT</i> )	636	1.581	0.815
Precipitación Anual ( <i>BIO12</i> )	626	10.996	0.263
Precipitación del Trimestre más Seco ( <i>BIO17</i> )	626	2.981	0.672
Temperatura Diurna del Aire ( <i>TaD</i> )	467	2.755	0.651
Temperatura Nocturna del Aire ( <i>TaN</i> )	467	5.319	0.425
Temperatura Diurna del Sustrato ( <i>TsD</i> )	467	3.276	0.57
Temperatura Nocturna del Sustrato ( <i>TsN</i> )	467	6.402	0.388
Temperatura Mínima del Aire ( <i>TaMin</i> )	465	14.128	0.155
Temperatura Mínima del Sustrato ( <i>TsMin</i> )	465	15.134	0.132
Temperatura Máxima del Aire ( <i>TaMax</i> )	465	13.971	0.137
Temperatura Máxima del Sustrato ( <i>TsMax</i> )	465	13.659	0.151



**Fig. 5.** Temperatura corporal (A) y temperatura media anual (B), de las especies de Gekkota con diferente horario de actividad.

#### 7.2.4. Relación entre temperatura corporal y ambiental

La temperatura corporal de las especies del infraorden Gekkota se encuentra correlacionada con la temperatura ambiental, independientemente del horario de actividad ( $y=0.326x+0.046$ ,  $p<0.001$ ; Fig. 6).



**Fig. 6.** Relación entre la temperatura media anual y la temperatura corporal. En color gris, se presenta la banda de confianza. Los puntos de colores representan a los diferentes horarios de actividad (azules = nocturno, naranja = diurno, rosa = catemeral).

### 8. Discusión

Estudiar el posible efecto del incremento de las temperaturas ambientales en los horarios de actividad y la temperatura corporal en ectotermos brindará un panorama más claro sobre las posibles adaptaciones y respuestas fisiológicas que poseen los organismos ante el cambio climático, para implementar estrategias de conservación enfocadas a mitigar este problema (Bozinovic y Vázquez, 1999; Huey et al., 2010; Levy et al., 2018; Schweiger y Frey, 2021).

Los cambios en los horarios de actividad de los ectotermos pueden presentarse en respuesta a las condiciones climáticas que sean más favorables para los organismos dentro de un nuevo hábitat y en consecuencia de las distintas presiones de selección tanto bióticas

como abióticas (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003). Los patrones de actividad se fijan en los extremos de un continuo; la actividad diurna y la nocturna, que definen dos estrategias en las cuales se dividen las 24 horas del día (McGill et al., 2006). Además, existe la estrategia catemeral, y las especies que la presentan, se caracterizan por estar activas durante el día y/o la noche, presentando un comportamiento variable, que les confiere una ventaja con respecto a los organismos estrictamente diurnos o nocturnos, evitando posibles depredadores, consiguiendo un mayor número de recursos o explotando de mejor manera las condiciones ambientales (Hill, 2006; Hut et al., 2012). En el infraorden Gekkota predomina la actividad nocturna, seguida de la diurna y por último la catemeral (**Fig. 2**). El mapeo estocástico realizado en el presente estudio demostró que el ancestro de todos los geos probablemente era nocturno, coincidiendo con el estudio de Gamble et al. (2015), donde se demostró por primera vez que la actividad nocturna en geos era el estado ancestral.

De acuerdo con los análisis realizados, se presentaron dos grandes transiciones hacia la actividad diurna. La primera ocurrió hace 110 – 105 millones de años Ma, con el ancestro de la familia Sphaerodactylidae. La segunda se presentó hace 105 – 100 Ma con el ancestro de los géneros *Phelsuma*, *Lygodactylus* y algunos miembros de *Cnemaspis*. Además, se presentaron otras tres transiciones menores en la filogenia. Una de ellas en el ancestro del género *Rhoptropus* de la familia Gekkonidae, y las dos restantes en los géneros *Naultinus* y *Eurydactylodes* de la familia Diplodactylidae. Por último, ocurrieron dos transiciones hacia la actividad catemeral. Una hace 65 – 60 Ma en el ancestro del género *Ptyodactylus* y la otra hace 45 – 40 Ma en el ancestro de la familia Pygopodidae. Las demás transiciones se encuentran de manera más dispersa a lo largo de la filogenia (**Fig. 4A**).

Los linajes catemerales, diurnos, y especialmente los nocturnos de Gekkota comenzaron a diversificarse masivamente después de la extinción del Cretácico – Paleógeno (K – Pg) hace 66 Ma (**Anexo 1**), de manera similar a lo que ocurrió en escíncidos diurnos durante el mismo periodo (Slavenko et al., 2022). Esta diversificación coincide con los cambios geológicos y climáticos a mayor escala que se presentaron en la Tierra, provocando desajustes en muchos aspectos para la vida en general. Durante el Cretácico tardío o superior (100-66 Ma), el clima era más caliente y los trópicos se restringían a las regiones ecuatoriales, las latitudes del norte experimentaron cambios en las condiciones climáticas más marcadas. Los clados diurnos de Gekkota surgieron hace 110 – 100 Ma aproximadamente, coincidiendo con el inicio del Cretácico superior en el Mesozoico,

cuando el ancestro de Sphaerodactylidae se hizo volvió diurno. La tierra experimentaba el Máximo Térmico del Cretácico, debido a los altos niveles de CO<sub>2</sub> atmosférico, la temperatura media anual en este periodo oscilaba entre 26.6°C – 32.2°C (Lauretano et al., 2021). Al mismo tiempo, ocurrió la radiación de las primeras angiospermas (Ramírez-Barahona et al., 2020), provocando a su vez, una diversificación de varios linajes de insectos, entre los que se encuentran, mariposas, hormigas, áfidos, avispas, abejas y saltamontes (Condamine et al., 2016). La diversificación de dichos linajes sugiere que la disponibilidad de recursos provocó un cambio en los horarios de actividad en diversos clados de geos nocturnos a diurnos.

Las temperaturas cálidas predominaron durante el Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (PEMT) hace 55 Ma, cuando el efecto invernadero de la época provocó un aumento de 5°C a 9°C (Kennett y Stott, 1991; Thomas y Shackleton, 1996; Shellito et al., 2003; Wing et al., 2005; Slujis et al., 2006). Probablemente uno de los ancestros dentro de Gekkota (*Rhodanogekko*) experimentó temperaturas ambientales de 17°C – 27°C (Daza et al., 2014). La Tierra no solo ha experimentado calentamientos globales anteriormente, también ha pasado por periodos de glaciaciones. Por ejemplo, durante la transición del Eoceno – Oligoceno (36 – 32 Ma) y la transición del Mioceno – Plioceno (15 – 5 Ma) (Vincent et al., 1985; Wright y Miller, 1993; Flower y Kennett, 1995; Goldner et al., 2014). Es importante mencionar esto, pues a pesar de los múltiples eventos climáticos globales que ha experimentado el planeta, los linajes nocturnos, diurnos y catemerales del infraorden Gekkota han seguido diversificándose, sugiriendo que los eventos climáticos globales no han afectado negativamente el incremento de linajes de geos. Además, los análisis de varianza obtenidos entre horarios de actividad y las doce variables macro y micro ambientales utilizadas muestran que el horario de actividad de los geos no está relacionado con la temperatura ambiental (**Fig. 5B; Cuadro 2**), por lo que la evolución de los horarios de actividad puede estar determinado por otros factores. Por ejemplo, la ausencia de depredadores y/o competidores ecológicos, ya que a falta de depredadores, las especies pueden proliferar a falta, además, pueden aprovechar y utilizar los recursos que sus competidores potenciales no utilizan (Bauer y Saldler, 2000; Vit et al., 2003; Nielsen et al., 2011; Bauer, 2013; García-Porta y Ord, 2013; Nguyen et al., 2020). La competencia intraespecífica provoca que una de las dos (o más) especies que la presentan cambie de horario de actividad para evitar dicha competencia (Duellman y Pianka, 1990; Vitt, 1995; Goodyear et al., 2011). Otros factores que han promovido los cambios en el horario de

actividad, son las alteraciones en los ciclos de luz por causas antropogénicas, como la luz eléctrica y antropización de los ambientes naturales (Baxter-Gilbert et al., 2021); la especialización ecológica y de sustrato por la adquisición y/o pérdida posterior de almohadillas adherentes, habilitando la exploración de hábitats o sustratos nuevos (Grismer et al., 2020; Tejero-Cicuéndez et al., 2021); y las múltiples innovaciones clave que poseen las especies del infraorden Gekkota, por ejemplo, las estructuras especializadas a nivel de retina y pupila que les permiten aprovechar las diferentes condiciones de luminosidad del ambiente (permitiendo a su vez el cambio de actividad), por último, la forma cilíndrica en algunas especies que adoptan un estilo de vida subterráneo y/o terrestre (Bowmaker y Knowles, 1977; Vitt et al., 2003; Vitt y Pianka, 2005; Roth et al., 2009; Slavenko et al., 2022) (**Cuadro 1**).

Asimismo, se refuta la hipótesis de que la temperatura ambiental es un buen predictor del horario de actividad en geckos y que las especies nocturnas viven en sitios más cálidos que las especies diurnas. Los efectos de la temperatura ambiental en las historias de vida de las especies, sugieren que el calentamiento global puede tener una fuerte influencia en la ecología y la evolución de los escamados (Meiri et al., 2013). Si el horario de actividad se encontrara asociado con la temperatura ambiental, los ajustes conductuales sobre el horario de actividad podrían ser un mecanismo de respuesta de los ectotermos ante el calentamiento global (Kearney et al., 2013; Arenas-Moreno et al., 2018; 2021), sin embargo, los resultados obtenidos no apoyan esta hipótesis, por lo que en geckos, este mecanismo no sería viable. Probablemente, la mayoría de las especies diurnas no podrían modificar de manera facultativa su horario de actividad para volverse completamente nocturnas o catemerales y mantener su temperatura corporal sin sufrir algún efecto deletéreo (Kearney et al., 2009; Kearney, 2013; Arenas-Moreno et al., 2018).

Moreira et al. (2021) documentaron que los vertebrados diurnos poseen temperaturas corporales más altas que los nocturnos, asimismo, las especies diurnas de grupos como tortugas, aves, anfibios, mamíferos y vertebrados en general poseen temperaturas corporales significativamente más altas que sus contrapartes nocturnas. Lo anterior no ocurre con Gekkota, pues a diferencia de los taxones antes mencionados, las temperaturas corporales de las especies diurnas de geckos no difieren significativamente de las que presentan las especies nocturnas o las catemerales (**Fig. 5A**). Una posible explicación en la semejanza de temperaturas corporales de escamados diurnos y geckos nocturnos puede relacionarse con los periodos de actividad e inactividad en estos últimos.

Es decir, posiblemente la temperatura corporal en los geos nocturnos evolucionó en respuesta a las temperaturas corporales experimentadas durante la inactividad diurna, y no durante la actividad nocturna

La similitud entre las temperaturas corporales de escamados diurnos y geos nocturnos sugiere que la temperatura corporal y otras variables ecofisiológicas en los clados nocturnos de Gekkota, posiblemente evolucionó en respuesta a las temperaturas corporales que los geos nocturnos experimentaron durante los periodos de inactividad diurna, y no de las temperaturas que enfrentaron durante su actividad nocturna cuando realizaban actividades de forrajeo o reproducción (Huey y Bennet, 1987; Huey et al., 1989; Autumn et al., 1994, 1997, 1999; Meiri, 2019).

Se ha sugerido que los geos pueden tener dos temperaturas corporales óptimas, una temperatura corporal baja para forrajear durante las noches y una temperatura corporal alta para la digestión durante el día (Bustard, 1967). Esto se ha observado en diversas especies del género *Homonota* (Vieira et al., 2020) y se sugiere que también puede suceder en otras especies de geos nocturnos. Usualmente los escamados nocturnos se consideran ectotermos tigmotermos, y presentan una actividad diurna que se relaciona con procesos fisiológicos que les permiten mantenerse dentro de un sitio térmico favorable, y una actividad nocturna que se relaciona con la captura de presas, defensa de territorio y reproducción (Autumn et al., 1999; Vieira et al., 2020).

Una especie nocturna podría tener una desventaja ante las especies diurnas, ya que las temperaturas bajas durante las noches hacen que el termorregular les sea más complicado (Lara-Reséndiz, 2020), no obstante, los geos pueden elegir de manera facultativa temperaturas corporales más bajas respecto a otros escamados (Regal, 1967; Besson y Cree, 2011; Meiri, 2019; Dayananda et al., 2020). La capacidad de tolerar temperaturas extremas generalmente reduce los costos metabólicos en las especies lo que puede impactar en el desempeño locomotor o en la velocidad máxima de carrera (Weeks y Espinoza, 2019). Sin embargo, algunas especies de geos parecen ser la excepción. Por ejemplo, las hembras de *Amalosisa lesuerii* se encuentran activas durante la noche, cuando la temperatura del sustrato y aire es menor, permitiéndoles una velocidad de carrera superior ante las mismas condiciones durante el día, obteniendo una ventaja en la caza, evasión de depredadores o explotación de recursos en sus microhábitats frente a sus competidores (Dayananda et al., 2020). Otro ejemplo es el de *Woodworthia maculata* que

de manera voluntaria se mantiene activa a temperaturas corporales bajas durante las noches, aunque tenga acceso a temperaturas más altas, confiriéndole quizás la oportunidad de conservar energía (Regal, 1967; Besson y Cree, 2011). Por último, el geco nocturno *Teratoscincus przewalskii* utiliza un tercio de la energía metabólica requerida por especies diurnas para recorrer la misma distancia de carrera (Autumn et al., 1994).

Los geos se encuentran en casi todas las regiones tropicales y templadas del planeta (Meiri, 2019; Gumbs et al., 2020; O'shea, 2021; Uetz et al., 2023), habitando en sitios con intervalos de temperaturas ambientales muy amplios. Por ejemplo, de acuerdo con los datos recopilados, una población de la especie nocturna cosmopolita *Hemidactylus turcicus* habita en la región de Chagyab, China, donde la temperatura media anual más baja registrada fue de 0.78°C. En el otro extremo, la temperatura media anual más alta registrada fue de 28.8°C en la región central de Omán donde habita una población de la especie nocturna *Stenodactylus leptocosymbotes*. En el caso de las especies catemerales la temperatura media anual más baja fue de 8.7°C en Fiordland, Nueva Zelanda donde se encuentra la especie endémica *Mokopirirakau cryptozoicus*, y la más alta fue de 28.27°C en la Provincia de la Meca, Arabia Saudita donde vive una población de la cosmopolita *Hemidactylus mabouia*. Por último, el intervalo de temperatura media anual más baja y alta para las especies diurnas va de los 5 a los 28.87°C, que corresponden a Waitaki, Nueva Zelanda y al distrito de Zamakh wa Manwakh, Yemen donde habitan *Naultinus gemmeus* y *Pristurus rupestris*, ambas especies endémicas de estas regiones.

Algunas especies de los géneros *Hoplodactylus*, *Dactylonemis*, *Mokopirirakau*, *Naultinus*, *Toropuku*, *Tukutuku* y *Woodworthia* poseen una marcada tolerancia y preferencia al frío llegando a estar activos a temperaturas corporales de 6.7°C como es el caso de *Mokopirirakau cryptozoicus* y *Naultinus rudis* que habitan en Nueva Zelanda con temperaturas ambientales de 8.7°C y experimentando temperaturas del aire y sustrato diurnas de 12.64°C y 17.61°C respectivamente y nocturnas de 2.71°C y 2.30°C. Además, se ha sugerido que los geos prefieren temperaturas corporales frías, por ejemplo, Meiri (2019) reportó que la temperatura corporal preferida dentro de un gradiente térmico para 51 especies de geos fue de 28.4±4.0°C, siendo una temperatura preferida más baja que la temperatura promedio de 32.8±3.7°C, obtenida a partir de 431 especies de lacertilios nocturnos. Lo anterior sugiere que estas especies de geos no poseen temperaturas corporales ideales para estar activas durante mucho tiempo, en su lugar, maximizan su eficiencia térmica para llevar a cabo sus actividades en menor tiempo, pero con límites

térmicos muy poco comunes en otros escamados, como ocurre en *Homonota darwini* (Huey y Kingsolver, 1989; Renner, 1998; Vieira et al., 2020).

Los ectotermos nocturnos dependen en su mayoría de refugios diurnos para resguardarse de depredadores y para termorregular adecuadamente (Kearney y Predavec, 2000; Webb y Shine, 2000), de hecho, muchos escamados nocturnos regulan su temperatura durante el día (Bustard, 1967; Autumn, 1999; Kearney, 2002). Los geos nocturnos que habitan en zonas templadas como algunas especies de los géneros *Alsophylax*, *Assacus*, *Hemidactylus*, *Phyllodactylus*, *Mediodactylus*, *Garthia* y *Homonota* son principalmente saxícolas, y eligen rocas para termorregular, reducir el riesgo de ser depredado y reducir la pérdida de agua por evaporación (Dial, 1978), de manera similar a lo que ocurre en algunas serpientes (Huey et al., 1989; Webb y Shine, 1998).

Generalmente la variación térmica que experimenta un organismo se ve influenciada por su microambiente, por ejemplo, la presencia o ausencia de sitios para termorregular (e.g. rocas, arbustos, árboles, pastos, cuevas) (Gunderson, 2023). Kearney (2013) calculó el tiempo de actividad potencial bajo diferentes escenarios de calentamiento global (sin sombra, 50% y 90% de sombra) para una especie de lagartija diurna y una nocturna. En dicho modelo se asume que la variación microclimática dentro y entre diferentes hábitats es sustancial y que los organismos son capaces de explotar las variaciones térmicas para mitigar el cambio climático. A largo plazo, la remoción de arbustos, árboles y pastos por la deforestación tendrá un impacto significativamente mayor que la remoción de rocas sobre la termorregulación de muchos organismos (Gunderson, 2023; Stark et al., 2023). Bajo este contexto, la deforestación, el cambio de uso de suelo, los incendios forestales y la eliminación de sombra son algunos de los principales peligros que enfrentan las especies de escamados a nivel mundial (Chen et al., 2023; Stark et al., 2023).

Algunos estudios han mostrado que existe solapamiento entre los sitios con una mayor diversidad filogenética de geos y las regiones de mayor impacto por las actividades humanas (Gumbs et al., 2020), y en estos mismos sitios se concentran las especies del infraorden Gekkota que corren algún riesgo de extinción. Algunos sitios son impactados por la ganadería, la minería, la deforestación, el cambio de uso de suelo y en menor medida la introducción de especies invasoras (IUCN, 2019; Gumbs et al., 2020). Las actividades anteriormente mencionadas, derivan en un aumento de temperaturas ambientales, y debido a que existe una correlación entre la temperatura ambiental y temperatura corporal de las

especies de gecos (**Fig. 6**), aumenta el riesgo de morir por sobrecalentamiento de los individuos, al no poder cambiar de horario de actividad a mediano o largo plazo para mitigar los efectos del calentamiento global. Esto deja en evidencia que se deben idear estrategias de conservación que se enfoquen en resolver los problemas a nivel micro ambiental de las poblaciones, y no solamente enfocarse en las estrategias macro ambientales que actualmente se encuentran implementadas.

## 9. Conclusiones

- No existe efecto de la temperatura ambiental en el horario de actividad de las especies del infraorden Gekkota.
- El horario de actividad no influye en la temperatura corporal de las especies del infraorden Gekkota.

## 10. Glosario

**Horario de actividad:** Horas del día en donde los individuos presentan actividad: es decir, se encuentran forrajeando activamente.

**Innovaciones clave:** Una característica de un organismo en una población que le permita acceder a un sitio ecológico previamente inaccesible.

**Nodos:** Representa los ancestros de los taxones representados en la filogenia.

**Organismo catemeral:** Aquel organismo que está activo en cualquier momento del día o de la noche, sin tener un patrón de actividad fijo y dependiendo de las circunstancias de su hábitat.

**Organismo diurno:** Aquel organismo que se mantiene activo durante el día.

**Organismo nocturno:** Aquel organismo que se mantiene activo durante la noche.

**Puntas:** En ellas se encuentran los taxones de las relaciones estimadas en la filogenia.

**Raíz:** El ancestro común más reciente de todas las puntas (taxones) de la filogenia.

**Ramas:** Una línea continua que conecta dos nodos o un nodo a una punta de la filogenia.

**Temperatura corporal de campo ( $T_b$ ):** Temperatura corporal de los individuos activos en campo.

**Temperatura operativa ( $T_o$ ):** Temperaturas corporales que tendrían los individuos en ausencia de termorregulación conductual y fisiológica.

## 11. Literatura citada

- Adolph, S. C. y Porter, W. P. **1993**. Temperature, activity, and lizard life stories. *The American Naturalist* 142: 273 – 295. <https://doi.org/10.1086/285538>
- Amadi, N., Luiselli, L., Belema, R., Nyiwale, G. A., Wala, C., Uribia, N. y Meek, R. **2021**. From diurnal to nocturnal activity: a case of study of night-light niche expansion in *Agama agama* lizards. *Ethology, Ecology and Evolution* 33: 515 - 527. <https://doi.org/10.1080/03949370.2021.1883120>
- 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: 1944 – 1959. <https://doi.org/10.1111/evo.13284>
- Angilletta, M. J. **2009**. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. *Oxford University Press*, Oxford, UK.
- Arenas-Moreno, D. M., Lara-Reséndiz, R. A., Domínguez-Guerrero, S., Pérez-Delgadillo, A. G., Muñoz-Nolasco, F. J., Galina-Tessaro, P. Méndez-de la Cruz, F. R. **2021**. Thermoregulatory strategies of three reclusive lizards (genus *Xantusia*) from the Baja California Peninsula, Mexico, under current and future microenvironmental temperatures. *Journal of Experimental Zoology Part A Ecological and Integrative Physiology* 335: 499 – 511. <https://doi.org/10.1002/jez.2470>
- Arenas-Moreno, D. M., Santos-Bibiano, R., Muñoz-Nolasco, J., Charruau, P. y Méndez-de la Cruz, F. R. **2018**. Thermal ecology and activity patterns of six species of tropical night lizards (Squamata: Xantusidae: *Lepidophyma*) from Mexico. *Journal of Thermal Biology* 75: 97 – 105. <https://doi.org/10.106/j.therbio.2018.06.001>
- Aublet, J. F., Festa-Bianchet, M., Bergero, D. y Bassano, B. **2009**. Temperature constraints on foraging behaviour of male Alpine ibex (*Capra ibex*). *Oecologia* 159: 237 – 247. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1198-4>

- Autumn, K. **1999**. Secondly diurnal geckos return to cost of locomotion typical of diurnal lizards. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 339 – 351. <https://doi.org/10.1086/316666>
- Autumn, K., Fairly, C. T., Emshwiller, M. y Full, R. J. **1997**. Low cost of locomotion in the banded gecko: a test of the nocturnality hypothesis. *Physiological Zoology* 67: 238 – 262. <https://doi.org/10.1086/515880>
- Autumn, K., Jindrich, D., DeNardo, D. y Mueller, R. **1999**. Locomotor performance at low temperature and the evolution of nocturnality in geckos. *Evolution* 53: 580 – 599. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb03793.x>
- Autumn, K., Weinstein, R. B. y Full, R. J. **1994**. Low cost of locomotion increases performances at low temperature in a nocturnal lizard. *Physiological and Biochemical Zoology* 67: 238 – 262. <https://doi.org/10.1086/physzool.67.1.30163845>
- Avery, R. A. **1982**. Field studies of body temperatures and thermoregulation. En Gans, C. y Pough, F. H. Editors. *Biology of the Reptilia*. New York: *Academic Press*: 93 – 166.
- 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/mmnz.20020780113>
- Bauer, A. M. **2013**. Geckos: the animal answer guide. Baltimore, MD. *Johns Hopkins University Press*.
- Bauer, A. M. **2019**. Gecko adhesion in space and time: A phylogenetic perspective on the scansorial success story. *Integrative and comparative biology* 59: 117 – 130. <https://doi.org/10.1093/icb/icz020>
- Bauwens, D., Hertz, P. E. y Castilla, A. M. **1996**. Thermoregulation in a lacertid lizard: the relative contribution of distinct behavioral mechanism. *Ecology* 77: 1818 – 1830. <https://doi.org/10.2307/2265786>
- 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: 501 – 506. <https://doi.org/10.1111/aec.13012>

- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W y Courchamp, F. **2012**. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15: 365 – 377. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bergallo, H. G. y Rocha, C. F. D. **1993**. Activity patterns and body temperature of two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics in Southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 14: 312 – 215. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1994.tb01545.x>
- Besson, A. A. y Cree, A. **2011**. Integrating physiology into conservation: an approach to help guide translocations of a rare reptile in a warming environment. *Animal Conservation* 14: 28 – 37. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00386.x>
- Bestion, E., Teyssier, A., Richard, M., Clobert, J. y Cote, J. **2015**. Live fast, die young: Experimental evidence of population extinction risk due to climate change. *PLoS Biology* 13: e1002281. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002281>
- Böhm, M., Collen, B., Baillie, J. E. M., Bowles, P., et al., **2013**. The conservation status of the world's reptiles. *Biological Conservation* 157: 372 – 385. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.07.015>
- Bowmaker, J. y Knowles, A. **1977**. The visual pigments and oil droplets in the chicken retina. *Vision Research* 17: 755 – 764. [https://doi.org/10.1016/0042-6989\(77\)90117-1](https://doi.org/10.1016/0042-6989(77)90117-1)
- Bozinovic, F. y Vásquez, R. A. **1999**. Patch use in a diurnal rodent: handling and searching under thermoregulatory costs. *Functional Ecology* 13: 602 – 610. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00355.x>
- Buckley, B. L., Miller, E. F. y Kingsolver, J. G. **2013**. Ectotherm thermal stress and specialization across altitude and latitude. *Integrative and Comparative Biology* 53: 571 – 581. <https://doi.org/10.1093/icb/ict026>
- Burraco, P., Orizaola, G., Monaghan, P. y Metcalfe, N. B. **2020**. Climate change and ageing in ectotherms. *Global Change Biology* 10: 5371 – 5381. <https://doi.org/10.1111/gcb.15305>
- Bustard, H. R. **1967**. Activity cycle and thermoregulation in the Australian gecko *Hegyla variegata*. *Copeia* 1967: 753 – 758.

- Carpenter, K. E. et al. **2008**. One-third of reef-building corals face elevated extinction risk from climate change and local impacts. *Science* 321: 560 – 563. <https://doi.org/10.1126/science.1159196>
- Castilla, A. M., Van Damme, R. y Bauwens, D. **1999**. Field body temperatures, mechanisms of thermoregulation and evolution of thermal characteristics in lacertid lizards. *Natura Croatica* 8: 253 – 274. <https://hrcak.srce.hr/54813>
- Ceríaco, L. M. P., Pimentel-Marquez, M., Madeira, N., Vila-Vicosa, C. M. y Mendes, P. B. **2011**. Folklore and traditional ecological knowledge of geckos in southern Portugal: Implications for conservation and Science. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 7: 26. <http://dx.doi.org/10.1186/1746-4269-7-26>
- Chen, C., Holyoak, M., Xu, J., de Oliveira-Caetano, G. H. y Wang, Y. **2023**. Range restriction, climate variability and human-related risks imperil lizards world-wide. *Global Ecology and Biogeography* 23: 780 – 792. <https://doi.org/10.1111/geb.13655>
- Condamine, F. L., Clapham, M. E. y Kergoat, G. J. **2016**. Global patterns of insect diversification towards a reconciliation of fossil and molecular evidence? *Scientific Reports* 4: 19208. <http://dx.doi.org/10.1038/srep19208>
- Cooper, W. E. Jr., Vitt, L. J., Caldwell, J. y Fox, S. F. **2001**. Foraging modes of some Australian lizards: Relationships among measurements variables and discreteness of modes. *Herpetologica* 57: 65 – 76.
- Cowles, R. B. y Bogert, C. M. **1944**. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83: 261 – 296. <http://hdl.handle.net/2246/1237>
- Dayananda, B., Jeffree, R. A. y Webb, J. K. **2020**. Body temperature and time of day both affect nocturnal lizard performance: An experimental investigation. *Journal of Thermal Biology* 93: 102728. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2020.102728>
- Daza, J. D., Bauer, A. M. y Snively, E. **2014**. On the fossil record of Gekkota. *The Anatomical Record Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 297: 433 – 462. <http://dx.doi.org/10.1002/ar.22856>
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C. y Martin, P. R. **2008**. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude.

- Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 6668 – 6672.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Dial, B. E. **1978**. The thermal ecology of two sympatric, nocturnal *Coleonyx* (Lacertilia: Gekkonidae). *Herpetologica* 34: 194 – 201.
- Dial, B. E. y Grismer, L. L. **1992**. On the fossil record of the Gekkota. *The Anatomical Record* 297: 433 – 462.
- Diamond, S. E., Frame, A. M., Martin, R. A. y Buckley, L. B. **2011**. Species traits predict phenological responses to climate change in butterflies. *Ecology* 92: 1005 -1012.  
<https://doi.org/10.1890/10-1594.1>
- Dodd, C. J. K., Enge, K. M. y Stuart, J. N. **1989**. Reptiles on highways in north-central Alabama, USA. *Journal of Herpetology* 23: 197 – 200. <https://doi.org/10.2307/1564036>
- 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>
- Flower, B. P. y Kennett, J. P. **1995**. Middle Miocene deepwater paleoceanography in the southwest Pacific: Relations with East Antarctic Ice Sheet development. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 10: 1095 – 1112.  
<https://doi.org/10.1029/95PA02022>
- Gamble, T., Bauer, A. M., Collis, G. R., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Vitt, L. J. y Simons, A. M. **2010**. Coming to America: multiple origins of New World geckos. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 231 – 244. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02184.x>
- 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: 896 – 910. <https://doi.org/10.1111/bij.12536>
- Gamble, T., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Russell, A. P. y Bauer, A. M. **2012**. Repeated Origin and Loss of Adhesive Toepads in Geckos. *PLoS ONE* 7: e39429.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039429>
- Garcia-Porta, J. y Ord, T. **2013**. Key innovations and island colonization as engines of evolutionary diversification: a comparative test with the Australasian diplodactyloid

- geckos. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 2662 – 2680.  
<https://doi.org/10.5061/dryad.56vf1>
- Gilbert, E. A. B. y Vickaryous, M. K. **2017**. Neural stem/progenitor cells are activated during tail regeneration in the leopard gecko (*Eublepharis macularius*). *The Journal of comparative neurology* 526: 285 – 309. <https://doi.org/10.1002/cne.24335>
- Glick, P., Stein, B. A. y Edelson, N. A. **2011**. Ecosystems and their goods and services. *Climate change 2001: Impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of working group II to the third assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. J. J. McCarthey et al. Eds., *Cambridge University Press*: 235 – 342.
- 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: 365 – 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>
- Gumbs, R., Gray, C. L., Wearn, O. R. y Owen, N. R. **2018**. Tetrapods in the EDGE: Overcoming data limitations to identify phylogenetic conservation priorities. *PLOS ONE* 13: e0194680. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194680>
- Gumbs, R., Williams, R. C., Lowney, A. M. y Smith, D. **2020**. Spatial and species-level metrics reveal global patterns of irreplaceable and imperiled gecko phylogenetic diversity. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 66: 239 – 252. <https://doi.org/10.1163/22244662-bja10020>
- Gunderson, A. R. **2023**. Habitat degradation exacerbates the effects on anthropogenic warming by removing thermal refuges. *Global Change Biology* 00: 1 – 2.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.16909>

- Gunderson, A. R. y Stillman, J. H. **2015**. Plasticity in thermal tolerance has limited potential to buffer ectotherms from global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282: 20150401. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0401>
- Hatano, F. H., Vrcibradic, D., Galdino, C. A. B., Cunha-Barros, M., Rocha, C. F. D. y Van-Sluys, M. **2001**. Thermal ecology and activity patterns of the lizard community of the Restinga of Jurubatiba, Macaé, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia* 61: 287 – 294. <https://doi.org/10.1590/s0034-71082001000200011>
- Helmuth, B. **2009**. From cells to coastlines: how can we use physiology to forecast the impacts of climate change? *Journal of Experimental Biology* 212: 753 – 760. <https://doi.org/10.1242/jeb.023861>
- Hertz, P. E., R. B. Huey y R. D. Stevenson. **1993**. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142: 796 – 818. <https://doi.org/10.1086/285573>
- Higham, T. E. **2015**. Bolting, bouldering, and burrowing: functional morphology and biomechanics of pedal specializations in desert-dwelling lizard. En All animals are interesting: a festschrift in honour of Anthony P. Russel. Bininda-Emonds, O. R. P., Powell, G. L., Jamniczky, H. A., Bauer, A. M. y Theodor, J. Eds. *BIS-Verlag der Carl von Ossietzky Universitat Oldenburg*: 279 – 302.
- Hill, R. A. **2006**. Why be diurnal? Or, why not be cathemeral? *Folia Primatologica* 77: 72 – 86. Doi: <https://doi.org/10.1159/000089696>
- Hofmann, G. E. y Todgham, A. E. **2010**. Living in the now: physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annual Review of Physiology* 72: 127 – 145. <https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-021909-135900>
- Huey R. B. y Bennett, A. F. **1987**. Phylogenetic studies of coadaptation: Preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41: 1098 – 1115. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1987.tb05879.x>
- Huey, R. B. **1982**. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. Pages 25 – 91 in Gans, C. y Pough, F. H. eds. *Biology of the Reptilia*. Vol. 12. Physiology C: Physiological ecology. *Academic Press*, New York.

- Huey, R. B. y Kingsolver, J. G. **1989**. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 131 – 135. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90211-5](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90211-5)
- Huey, R. B. y Slatkin, M. **1976**. Cost and benefits of lizard thermoregulation. *The Quarterly Review of Biology* 51: 363 – 384. <https://doi.org/10.1086/409470>
- Huey, R. B., Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Vitt, L. J., Hertz, P. E., Alvarez-Pérez, H. J. y Garland Jr, T. **2009**. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 1939 – 1948. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1957>
- Huey, R. B., Losos, J. B. y Moritz, C. **2010**. Are lizards toast? *Science* 328: 832 – 833. <http://dx.doi.org/10.2307/40655911>
- Huey, R. B., Peterson, C. R., Arnold, S. J. y Porter, W. P. **1989**. Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology* 70: 931 – 944. <https://doi.org/10.2307/1941360>
- Hut, R. A., Kronfeld-Schor, N., Van Der Vinne, V., y de la Iglesia, H. **2012**. In Search of a temporal niche: environmental factors. Page 281 – 304. In Kalsbeek, A., Merrow, M., Roenneberg, T. y Foster, G. editors. *Progress in brain research*. Elsevier, B. V., Amsterdam, The Netherlands. <https://doi.org/10.1016/b978-0-444-59427-3.00017-4>
- IPCC. **2018**. Summary for policymakers. In: Global warming of 1.5°C. An Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emissions pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, *et al.*, (eds)] *World Meteorological Organization*, Geneva Switzerland, 32 pp.
- IPCC. **2022**. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability, Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (eds.)]. *Cambridge University Press*, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056 pp.
- IUCN. **2019**. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2019 – 1. [IUCN Red List of Threatened Species](https://www.iucn.org/red-list)

- Jorgensen, L. B., Orsted, M., Matte, H., Wang, T. y Overgaard, J. **2022**. Extreme escalation of heat failure in ectotherms with global warming. *Nature* 611: 93 – 98. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05334-4>
- Kearney, M R. **2018**. *Microclimate Ecology*. Oxford Bibliographies. <https://doi.org/10.1093/obo/9780199830060194>
- Kearney, M. **2002**. Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. *Journal of Thermal Biology* 27: 205 – 218. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(01\)00085-7](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(01)00085-7)
- Kearney, M. **2013**. Activity restriction and the mechanistic basis for extinctions under climate warning. *Ecology Letters* 16: 1470 – 1479. <https://doi.org/10.1111/ele.12192>
- Kearney, M. R. y Porter, W. P. **2019**. NicheMapR – an R package for biophysical modelling: the ectotherm and Dynamic Energy Budget models. *Ecography* 43: 85 -96. <https://doi.org/10.1111/ecog.04680>
- Kearney, M. R., Isaac, A. P. y Porter, W. P. **2014a**. microclim: Global estimates of hourly microclimate based on long-term monthly climate averages. *Scientific Data* 1. <https://doi.org/10.1038/sdata.2014.6>
- Kearney, M. R., Shamakhy, A., Tingley, R., Karoly, D. J., Hoffmann, A. A., Birggs, P. R. y Porter, W. **2014b**. Microclimate modelling at macro scales: A test of a general microclimate model integrated with gridded continental-scale soil and weather data. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 273 – 286. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12148>
- Kearney, M. R., Simpson, S. J., Raubenheimer, D. y Kooijman, S. A. L. M. **2013**. Balancing heat, water and nutrients under environmental change a thermodynamic niche framework. *Functional Ecology* 27: 950 – 966. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12020>
- Kearney, M. y Predavec, M. **2000**. Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the temperate gecko *Christinus marmoratus*. *Ecology* 81: 2984 – 2996. [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2984:DNETAS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2984:DNETAS]2.0.CO;2)
- Kearney, M., Shine, R. y Porter, W. P. **2009**. The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 3835 – 3840. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808913106>

- Kellermann, V., Overgaard, J., Hoffmann, A. A., Flojgaard, C., Svenning, J. y Loeschcke, V. **2012**. Upper thermal limits of *Drosophila* are linked to species distributions and strongly constrained phylogenetically. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 16228 – 16233. <https://doi.org/10.1073/pnas.1207553109>
- Kennett, J. y Stott, L. **1991**. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene. *Nature* 353: 225 – 229. <https://doi.org/10.1038/353225A0>
- Kingsolver, J., Diamond, S. y Buckley, L. B. **2013**. Heat stress and the fitness consequences of climate change for terrestrial ectotherms. *Functional Ecology* 27: 1415 – 1423. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12145>
- Knapp, A. K., Hoover, D. L., Wilcox, K. R. et al. **2015**. Characterizing differences in precipitation regimes of extreme wet and dry years: implications for climate change experiments. *Global Change Biology* 21: 2624 – 2633. <https://doi.org/10.1111/gcb.12888>
- 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>
- 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>
- Lara-Resendiz, R. A. **2020**. ¿Qué implicaciones ecofisiológicas tiene la actividad nocturna en reptiles “diurnos”? Una revisión. *Acta Biológica Colombiana* 25: 314 – 326. <https://dx.doi.org/10.15446/abc.v25n2.78511>
- Lauretano, V., Kennedy-Asser, A. T., Korasidis, V. A., Wallace, M. W., Valdes, P. J., Lunt, D. J., Pancost, R. D. y Naafs, D. A. **2021**. Eocene to Oligocene terrestrial Southern Hemisphere cooling caused by declining  $p\text{CO}_2$ . *Nature Geoscience* 14: 659 – 664. <https://doi.org/10.1038/s41561-021-00788-z>
- 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>

- Lovejoy, T. E. Hannah, L. y Wilson, E. O. **2019**. Biodiversity and climate change: Transforming the Biosphere. *Yale University Press*.
- Lovich, J. E., Ennen, J. R., Agha, M. y Gibbons, J. W. **2018**. Where have all the turtles gone, and why does it matter. *Bioscience* 68: 771 – 781. <http://dx.doi.org/10.1093/biosci/biy095>
- Mahler, B. y Tubaro, P. L. **2002**. Los métodos comparativos filogenéticos en el estudio de las aves. *Hornero* 017: 001 – 008.
- Mathewson, P. D., Moyer-Horner, L., Beever, E. A., Briscoe, N. J., Kearney, M., Yahn, J. M., y Porter, W. P. **2016**. Mechanistic variables can enhance predictive models of endotherm distributions: the American pika under current, past, and future climates. *Global Change Biology* 23: 1048 – 1064. <https://doi.org/10.1111/gcb.13454>
- Mays, C. E. y Nickerson M. A. **1968**. Nocturnal behavior in iguanid lizards and possible correlation with road kills. *Herpetologica* 24: 258 – 259.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E. y Westoby, M. **2006**. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178 – 185. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Meiri, S. **2019**. What are geckos: an ecological-biogeographic perspective. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 66: 253 – 263. <https://doi.org/10.1163/22244662-20191075>
- Meiri, S., Avila, L., Bauer, A. M., Chapple, D. G. et al. **2020**. The global diversity and distribution of lizard clutch sizes. *Global Ecology and Biogeography* 29: 1515 – 1530. <https://doi.org/10.1111/geb.13124>
- Meiri, S., Bauer, A. M., Chirio, L., Colli, G. R., Das, I., Doan, T. M., Feldman, A., Herrera, F. C., Novosolov, M., Pafilis, P., Pincheira-Donoso, D., Powney, G., Torres-Carvajal, O. Uetz, P. y VanDamme, R. **2013**. Are lizards feeling the heat? A tale of ecology and evolution under two temperatures. *Global Ecology and Biogeography* 22: 834 – 845. <https://doi.org/10.1111/geb.12053>
- Moller, A., Fiedler, W. y Berthold, P. **2010**. Effects of climate change on birds. *Oxford University Press*.
- Moore, J. K., Lindsay, K., Doney, S. C., Long, M. C. y Misumi, K. **2013**. Marine ecosystem dynamics and biogeochemical cycling in the Community Earth System Model

- CESM1(BGC): Comparison of the 1990s with the 2090s under RCP4.5 and RCO8.5 scenarios. *Journal of Climate*: 9291 – 9312. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00566.1>
- Moreira, M. O., Qu, Y. y Wiens, J. J. **2021**. Large-scale evolution of body temperatures in land vertebrates. *Evolution Letters* 5: 484 – 494. <https://doi.org/10.1002/evl3.249>
- Muñoz, M. M. y Losos, J. B. **2018**. Thermoregulatory behavior simultaneously promotes and forestalls evolution in a tropical lizard. *American Naturalist* 191: E15 – E26. <https://doi.org/10.1086/694779>
- NAS. **2020**. Climate Change Evidence and Causes. *US National Academy of Science and The Royal Society*. 36 pp.
- 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. <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>
- Nirody, J., Jinn, J., Libby, T., Lee, T. J., Jusufi, A., Hu, D. y Full, R. J. **2018**. Geckos race across the water's surface using multiple mechanisms. *Current Biology* 28: 4046 – 4051. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2018.10.064>
- NOAA. **2022**. *National Oceanic and Atmospheric Administration*. Obtenido de: <https://research.noaa.gov/2023/05/23/noaa-index-tracks-how-greenhouse-gas-pollution-amplified-global-warming-in-2022/>
- Norris, J., Tingley, R., Meiri, S. y Chapple, D. G. **2021**. Environmental correlates of morphological diversity in Australian geckos. *Global Ecology and Biogeography* 30: 1086 – 1100. <https://doi.org/10.1111/geb.13284>
- O'shea, M. **2021**. Gekkota. *Lizards of the world. A guide to every family*. 240 pp.
- Osborn, T. J. y Briffa, K. R. **2006**. The spatial extent of 20<sup>th</sup> century warmth in the context of the past 1200 years. *Science* 311: 841 – 844. <https://www.jstor.org/stable/3843616>
- Overgaard, J., Kearney, M. R. y Hoffmann, A. A. **2014**. Sensitivity to thermal extremes in Australian *Drosophila* implies similar impacts of climate change on the distribution of

- widespread and tropical species. *Global Change Biology* 20: 1738 – 1750.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.12521>
- Pacifici, M., Foden, W. B. Visconti, P. et al. **2015**. Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change* 5: 215 – 224. <https://doi.org/10.1038/nclimate2448>
- Pillai, R., Nordberg, E., Riedel, J. y Shwarzkopf, L. **2020**. Geckos cling best to, and prefer to use, rough surfaces. *Frontiers in Zoology* 17: 32. <https://doi.org/10.1186/s12983-020-00374-w>
- Pinhero, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. y R Core Team, **2020**. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-11.
- Porter, W. P., Mitchell, J. W., Beckman, W. A., DeWitt, C. B. **1973**. Behavioral implications of mechanistic ecology-thermal and behavioral modeling of desert ectotherms and their microenvironmental. *Oecologia* 13: 1 – 54. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.08.002>
- R Core Team. **2020**. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Ramírez-Barahona, S., Sauquet, H y Magallón, S. **2020**. The delayed and geographically heterogeneous diversification of flowering plant families. *Nature Ecology and Evolution* 4: 1232 – 1238 <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1241-3>
- Rech, I., Ginal, P., Rauhaus, A., Ziegler, T. y Rôdder, D. **2023**. Geckos in zoos: A global approach on distribution patterns of threatened geckos (Gekkota) in zoological institutions. *Journal of Nature Conservation* 75. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2023.126467>.
- Regal, P. J. **1967**. Voluntary hypothermia in reptiles. *Science* 155: 1551 – 1553. <https://doi.org/10.1126/science.155.3769.1551>
- Renner, M.L. **1998**. Ecofisiología del lagarto nocturno *Homonota darwini darwini* (Gekkonidae): actividad motriz en relación con la temperatura. Bariloche, Universidad Nacional de Comahue.
- Reptile Database, **2023**. Obtenido de <https://reptile-database.reptarium.cz/search?search=Gekkota&submit=Search>

- Revell, L. J. **2012**. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217 – 223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Revell, L. J. **2014**. Graphical methods for visualizing comparative data on phylogenies. Capítulo 4 en Modern phylogenetic comparative methods and their application un evolutionary biology: Concepts and practice. Garamszegi, L. Z. *Springer*. 83 – 94 pp.
- Rezende, E. L., Cortes, A., Bacigalupe, D., Nespolo, F. y Bozinovic F. **2003**. Ambient temperature limits above-ground activity of the subterranean rodent *Spalacopus cyanus*. *Journal of Arid Environments* 55: 63 – 74. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(02\)00259-8](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00259-8)
- Roll, B. **2001**. Multiple origin of diurnality in geckos: evidence from eye lens crystallins. *Die Naturwissenschaften* 88: 293 – 296. <https://doi.org/10.1007/s001140100227>
- 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>
- Ruben, J. A. **1976**. Reduced nocturnal heat loss associated with ground litter burrowing by the California red-sided garter snake *Thamnophis sirtalis infernalis*. *Herpetologica* 32: 323 – 325. <https://www.jstor.org/stable/3891460>
- Sakata, J. T., Gupta, A., Chien-Pei, C. y Crews, D. **2002**. Social experience affects territorial and reproductive behaviours in male leopard geckos, *Eublepharis macularius*. *Animal*
- Schmitz, L. y Higham, T. E. **2018**. Non-uniform evolutionary response of gecko eye size to changes in diel activity patterns. *Biology Letters* 14: 20180064. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0064>
- Schulte, P. M. The effects of temperature on aerobic metabolism: towards a mechanistic understanding of the responses of ectotherms to a changing environment. *Journal of Experimental Biology* 218: 1856 – 1866. <https://doi.org/10.1242/jeb.118851>

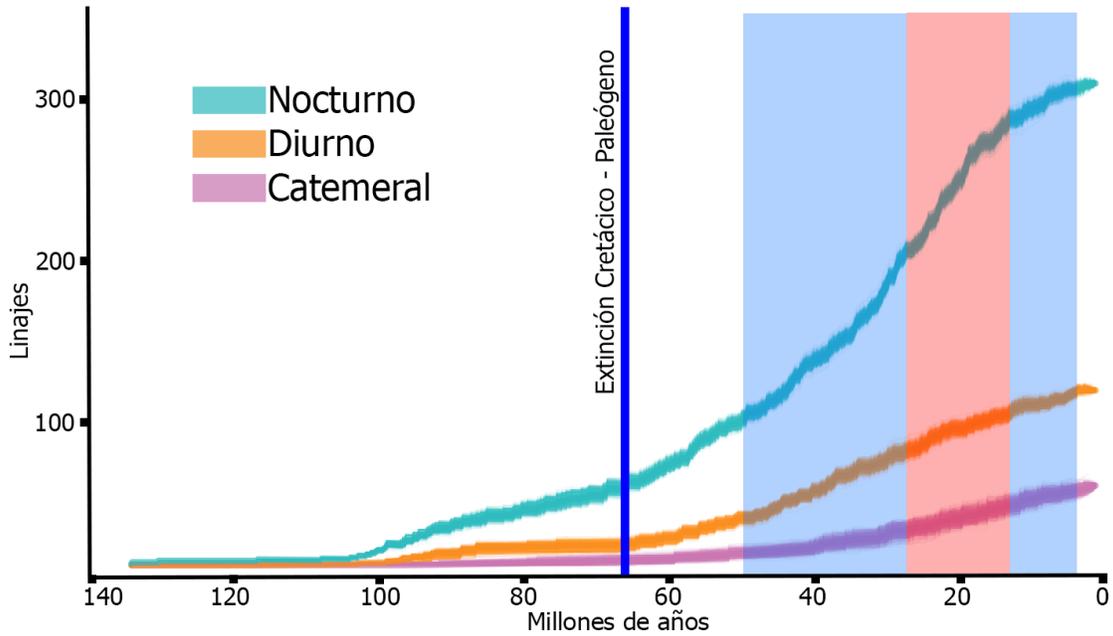
- Schwarz, R., Itescu, Y., Antonopoulos, A., Gavriilidi, I., Tamar, K., Pafilis, P. y Meiri, S. **2020**. Isolation and predation drive gecko life-history evolution on islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 129: 618 – 629. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz187>
- Schweiger, B. R. y Frey, J. K. **2021**. Weather determines daily activity pattern of an endemic chipmunk with predictions for climate change. *Climate Change Ecology* 2. <https://doi.org/10.1016/j.ecochg.2021.100027>
- Sears, M. W., Raskin, E. y Angilletta, M. J. **2011**. The world is not flat: defining relevant thermal landscapes in the context of climate change. *Integrative and Comparative Biology* 15: 666 – 675. <https://doi.org/10.1093/icb/icr111>
- Seebacher, F. y Shine, R. **2004**. Evaluating thermoregulation in reptiles: the fallacy of an inappropriately method. *Physiological and Biochemical Zoology* 77: 688 – 695. <https://doi.org/10.1086/422052>
- Seebacher, F., White, C. R. y Franklin, C. E. **2014**. Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. *Nature Climate Change* 5: 61 – 66. <http://dx.doi.org/10.1038/nclimate2457>
- Shellito, C. J., Sloan, L. C., y Huber, M. **2003**. Climate model sensitivity to atmospheric CO2 levels in the Early – Middle Paleogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 193: 113 – 123. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(02\)00718-6](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(02)00718-6)
- Sinclair, B. K., Marshall, K. E., Sewell, M. A., Levesque, D. L., Willett, C. S., Slotsbo, S., Dong, Y., Harley, C. D. G., Marshall, D. J., Helmuth, B. S. Huey, R. B. **2016**. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters* 19: 1372 – 1385. <https://doi.org/10.1111/ele.12686>
- Sinervo, B., Méndez-de la Cruz, et al. **2010**. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328: 894 – 899. <https://doi.org/10.1126/science.1184695>
- 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: 1195 – 1208. <https://doi.org/10.1111/evo.14482>

- Sluijs, A., Schouten, S., Pagani, M., Woltering, M., Brinkhuis, H. et al., **2006**. Subtropical Arctic Ocean temperatures during the Palaeocene/Eocene thermal maximum. *Nature* 441 : 610 – 613. <https://doi.org/10.1038/nature04668>
- Stark, G., Ma, L., Zheng, Z., G., Du, W. G. y Levy, O. **2023**. Cool shade and no-so-cool-shade: How habitat loss may accelerate thermal stress under current and future climate. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.16802>
- Stark, G., Schwarz, R. y Meiri, S. **2020**. Does nocturnal activity prolong gecko longevity? *Israel Journal of Ecology and Evolution* 66: 231 – 238. <https://doi.org/10.1163/22244662-20191074>
- Stillman, J. H. y Somero, G. N. **2000**. A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: influence of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 200-8. <https://doi.org/10.1086/316738>
- Sunday, J. M., Bates, A. E., Kearney, M. R., Colwell, R. K., Dulvy, N. K., Longino, J. T. y Huey, R. B. **2014**. Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 5610 – 5615. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111>
- 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* 282. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1821>
- Tewksbury, J. J., Huey, R. B. y Deutsch, C. A. **2008**. Ecology: Putting the heat on tropical animals. *Science* 320: 1296 – 1297.
- Thomas, E. y Shackleton, N. J. **1996**. The Paleocene-Eocene benthic foraminiferal extinction and stable isotope anomalies. *Geological Society Special Publication*. <https://doi.org/10.1144/gsl.sp.1996.101.01.20>
- Todd, B. D., Scott, D. E., Pechmann, J. H. K. y Gibbons, J. W. **2011**. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. *Proceedings of the Royal Society B* 278: 2191 – 2197. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1768>

- Townsend, T. M., Larson, A., Louis, E. y Macey, J. R. **2004**. Molecular phylogenetics of Squamata: The position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. *Systematics Biology* 53: 735 – 757. <https://doi.org/10.1080/10635150490522340>
- Uetz, P., Hallermann, J. y Hosek, J. **2023**. The Reptile DataBase. [THE REPTILE DATABASE \(reptile-database.org\)](https://reptile-database.org). Accessed November 15, 2023.
- Van-Slyus, M. **1992**. Aspectos da ecologia do lagarto *Tropidurus itambere* (Tropiduridae), em uma área do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 52: 181 – 185.
- Vidal, N. y Hedges, S. B. **2009**. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes and amphisbaenians. *Comptes Rendus Biologies* 332: 129 – 139. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.07.010>
- Vidan, E., Roll, U., Bauer, A., Grismer, L., Guo, P., Maza, E., Novosolov, M., Sindaco, R., Wagner, P., Belmaker, J. y Meiri, S. **2017**. The eurasian hot nightlge : Environmental forces associated with nocturnality in lizards. *Global Ecology and Biogeography* 26 : 1316 – 1325.
- Vieira R. C., Verrastro, L., Borges-Martins, M. y Felappi, J. F. **2020**. The lizard that never sleeps: activity of the pampa marked gecko *Homonota uruguayensis*. *Iheringia. Serie Zoologia* 110. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2020011>
- Vincent, E., Killingley, J. S. y Berger, W. H. **1985**. Miocene oxygen and carbon isotope stratigraphy of the tropical Indian Ocean. *Geological Society of America Memories* 163: 103 – 130. <https://doi.org/10.2973/odp.proc.sr.121.134.1991>
- 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: 44 – 60. <http://dx.doi.org/10.1086/375172>
- Wagner, P. y Dittmann, A. **2014**. Medicinal use of Gekko gecko (Squamata: Gekkonidae) has an impact on agamid lizards. *Salamandra* 50: 185 – 186.

- Wake, D. B., Wake, M. H. y Specht, C. D. **2011**. Homoplasy: from detecting pattern to determining process and mechanism of evolution. *Science* 331: 1032 – 1035. <https://doi.org/10.1126/science.1188545>
- Webb, J. K. y Shine, R. **1998**. Thermoregulation by a nocturnal elapid snake (*Hoplocephalus bungaroides*) in south-eastern Australia. *Physiological Zoology* 71: 680 – 692. <https://doi.org/10.1086/515979>
- Webb, J. K. y Shine, R. **2000**. Paving the way for habitat restoration: can artificial rocks restore degraded habitats of endangered reptiles. *Biological Conservation* 92: 93 – 99. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00056-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00056-7)
- Weeks, D. M. y Espinoza, R. E. **2020**. Warmer isn't always better: Performance eurythermy in a cold-climate gecko. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology* 333: 205 – 213. <https://doi.org/10.1002/jez.2348>
- Wills, C. A. y Beaupre, S. J. **2000**. An application of randomization for detecting evidence of thermoregulation in timber rattlesnakes (*Crotalus horridus*) from northwest Arkansas. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 325 – 334. <https://doi.org/10.1086/316750>
- Wing, S. L., Harrington, G. J., Smith, F. A., Bloch, J. I., Boyer, D. M. y Freeman, K. H. **2005**. Transient floral change and rapid global warming at the Paleocene-Eocene boundary. *Science* 310: 993 – 996. <https://doi.org/10.1126/science.1116913>
- Woods, H. A., Dillon, M. E. y Pincebourde, S. **2015**. The roles of microclimatic diversity and of behavior in mediating the responses of ectotherms to climate change. *Journal of Thermal Biology* 54: 86 - 87. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2014.10.002>
- Wright, J. D. y Miller, G. **1993**. In the Antarctic Paleoenvironment: A Perspective on Global Change. Kennet, J. P., Warnke, D. A., Eds. (*American Geophysical Union*, Washington, DC.) pp. 1 – 25.
- Zheng, Y. y Wiens, J. J. **2016**. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94: 537 – 547. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.10.009>

## 12. Anexos



**Anexo 1.** Linajes de Gekkota relacionados con horarios de actividad en el tiempo. Los cuadros azules representan los periodos de enfriamiento del planeta y el cuadro rojo un periodo de calentamiento.