

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Registro histórico del género de salamangas nocturnas *Phyllodactylus* en Ecuador continental

Monografía previa a la obtención del título de Biólogo

JOAQUÍN EMILIO ORDÓÑEZ TEJEDA

Quito, 2025

Certifico que la Monografía de Biología, del Sr. Joaquín Emilio Ordóñez Tejeda ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

A handwritten signature in blue ink, appearing to read 'Joaquín Ordóñez', is centered on the page.

Tutor (a) de la monografía

Quito, 8 de abril de 2024

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a aquellas personas que, con su apoyo y orientación, hicieron posible la culminación de esta etapa académica.

A mi familia Ordóñez y Cajas por siempre estar presentes durante este proceso. A mi abuela Cecilia Cajas y a mi tío Fabian por siempre brindarme cariño y apoyo. A mis padres Francisco Ordóñez y Gabriela Tejeda quienes me apoyaron e impulsaron a ser cada día una mejor persona. Gracias a su cariño y respaldo, hoy soy el hombre que soy. Su profesionalismo ha sido siempre un gran ejemplo para mí, su dedicación y esfuerzo me han demostrado que todo es posible en esta vida mientras exista el cariño y la constancia. Gracias por ser los mejores padres del mundo y siempre hacerme el hombre más feliz. Son grandes seres humanos, siempre dispuestos a ayudar y me han enseñado que, por más difíciles que sean las circunstancias, siempre hay algo bueno que se puede aprovechar.

A mi hermana Alejandra Narváez por ser mi cómplice y estar cada día a mi lado de manera incondicional. Gracias por enseñarme a ser fuerte y entre risas y cariño demostrarme que siempre es posible seguir adelante sin importar la situación. No pude pedir una mejor compañera de vida soy el hermano más afortunado del mundo.

A mi hermana mayor Alejandra Ordóñez y a Felipe Toledo por siempre confiar en mí y darme unos hermosos sobrinos, su cariño siempre va a ser un pilar importante en mi vida.

Gracias a mi tutor Omar Torres por su acompañamiento, enseñanza y por siempre estar abierto a nuevas ideas y a todo el equipo del museo QCAZ de herpetología que estuvieron desde el día uno.

Dedico este trabajo a Jhael Ortega que siempre estuvo ahí para mí brindándome cariño y apoyo.

Finalmente, a mi grupo de amigos que fueron la mejor compañía para este proceso académico.

TABLA DE CONTENIDOS

1	RESUMEN	5
2	ABSTRACT	6
3	INTRODUCCIÓN	7
4.	OBJETIVOS	9
4.1	OBJETIVO PRINCIPAL	10
4.2	OBJETIVOS ESPECIFICOS	10
4.2.1	10
4.2.2	10
5.	DESARROLLO TEÓRICO	10
5.1	Morfología y características anatómicas	10
5.2	Información ecológica y de comportamiento	11
5.3	Distribución y Clasificación Filogenética	14
5.4	Historia de los descubrimientos del género <i>Phyllodactylus</i> en América.....	17
5.5	Amenazas y conservación	23
6.	CONCLUSIONES.....	25
7.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
8.	FIGURAS	33

1 RESUMEN

El presente trabajo aborda el estudio del género *Phyllodactylus*, un grupo de salamandras nocturnas ampliamente distribuido en el continente americano, con especial énfasis en Ecuador continental. El objetivo principal de esta monografía fue recopilar y analizar información científica sobre la taxonomía y filogenia de este género, resaltando su diversidad, distribución y aspectos biológicos. A través de una revisión bibliográfica, se identificó que el conocimiento sobre las especies de *Phyllodactylus* en Ecuador es limitado, lo que representa un desafío para su adecuada clasificación y conservación. El trabajo explora de manera general las características morfológicas, comportamentales y ecológicas del género, así como la importancia de aplicar herramientas modernas de análisis para mejorar la comprensión de su evolución. Se concluye que existe una necesidad urgente de realizar más investigaciones en el país, ya que podrían descubrirse nuevas especies y otros aspectos que aporten información valiosa para la biología y conservación de estos reptiles. Además, se enfatiza la relevancia de integrar distintos enfoques científicos para comprender de manera más completa la biodiversidad del género *Phyllodactylus* en Ecuador.

Palabras clave: biodiversidad, Ecuador, salamanquesas, *Phyllodactylus*, taxonomía

2 ABSTRACT

This monograph presents a study of the genus *Phyllodactylus*, a group of nocturnal geckos widely distributed across the Americas, with a particular focus on mainland Ecuador. The main objective was to compile and analyze scientific information related to the taxonomy and phylogeny of this genus, highlighting its diversity, distribution, and biological characteristics. Through a literature review, the study identified a significant lack of research on species of *Phyllodactylus* in Ecuador, which poses a challenge for their proper classification and conservation. The work provides a general overview of the morphological, behavioral, and ecological traits of the genus and emphasizes the importance of using modern scientific tools to better understand its evolutionary history. The study concludes that further research in Ecuador is essential, as it may lead to the discovery of new species and generate valuable knowledge for biology and conservation. Additionally, the integration of different scientific approaches is highlighted as key to fully understand the biodiversity of *Phyllodactylus* in Ecuador.

Keywords: biodiversity, Ecuador, geckos, *Phyllodactylus*, taxonomy.

3 INTRODUCCIÓN

El género *Phyllodactylus* ha sido históricamente incluido dentro de la familia Gekkonidae; sin embargo, posteriormente fue reubicado en la familia Phyllodactylidae (Gamble et al., 2008), un clado en el que todas las especies comparten un ancestro común más reciente con *Phyllodactylus pulcher* (*Phyllodactylidae*) que con *Gekko gecko* (*Gekkonidae*). *Phyllodactylidae* cuenta con un aproximado de 103 especies, las cuales están distribuidas a lo largo de América, Europa, África y Asia (Gamble et al., 2011).

Actualmente, el género de salamangueras nocturnas *Phyllodactylus* comprende alrededor de 62 especies distribuidas a lo largo del continente americano (Torres-Carvajal et al., 2013; Dixon & Huey, 1970; Uetz et al., 2023). Estas especies suelen habitar en ecosistemas áridos y semiáridos, ocupando una variedad de microhábitats que van desde bosques secos y áreas desérticas en el continente hasta zonas costeras y algunas islas, con una radiación importante en las islas Galápagos (Myers et al., 2025). La diversidad de *Phyllodactylus* en Sudamérica es especialmente notable a lo largo de la vertiente del Pacífico de los Andes, y en el Ecuador existen especies endémicas tanto en el continente como en las Galápagos (Dixon & Huey, 1970; Catenazzi & Donnelly, 2007). El género *Phyllodactylus* fue descrito en 1828 por John Edward Gray. El nombre proviene del griego, “*Phyllo*” (Hoja) y “*Dactylus*” (Dedo), se traduce como “dedos en forma de hoja”, refiriéndose a las láminas subdigitales terminales en forma de hoja (Dixon, 1973). A nivel taxonómico, la delimitación de especies de *Phyllodactylus* en Sudamérica es un desafío persistente, principalmente por tres factores. Primero la elevada diversidad críptica causada por la gran similitud morfológica entre linajes, segundo la escasez de estudios integrativos que combinen caracteres anatómicos, moleculares y ecológicos, y tercero la compleja historia taxonómica del género, marcada por sinonimizaciones erróneas debido a diagnósticos basados únicamente en morfología

externa (Ramírez-Reyes et al., 2020; Koch et al., 2016). Un ejemplo es el complejo *P. reissii* que por décadas se consideró una única especie ampliamente distribuida. Sin embargo, gracias a análisis filogenéticos y de hipervolúmenes n-dimensionales se revelaron al menos tres especies crípticas, entre ellas *P. magister* y *P. pachamama*, ambas tienen un nicho ecológico y un rango geográfico restringido (Koch et al., 2016). Estos hallazgos subrayan que la diversidad real del género no está bien comprendida, con implicaciones tanto para la sistemática, refiriéndose a la necesidad de revisiones de sinonimias a lo largo de la historia, como para la conservación, debido al endemismo en valles andinos amenazados por actividades humanas. La falta de muestreos genéticos en regiones poco exploradas del Ecuador como en los valles andinos, bosques secos del sur del país o las zonas de transición Andes- Amazonía, sugiere que aun podrían existir linajes no descritos o distribuciones desconocidas, no solamente en territorio ecuatoriano, sino en todo el continente.

En una revisión taxonómica de *Phyllodactylus* de América del Sur, Dixon y Huey (1970) dividieron al género en dos grupos principales, uno en la parte oeste conformado por especies de Chile, Perú y Ecuador (incluyendo las islas Galápagos) y el grupo de la parte noreste, Colombia, Venezuela y las islas del Caribe. Estos autores identificaron 19 especies continentales, incluyendo 7 especies nuevas: *P. johnwrighti*, *P. pumilus*, *P. sentosus*, *P. kofordi*, *P. interandinus*, *P. clinatus* y *P. angustidigitus*. Si bien la mayoría de estas especies fueron descritas como endémicas de Perú, *P. kofordi* ha sido reportada en territorio ecuatoriano y *P. pumilus* es endémica de Ecuador (Dixon & Huey, 1970). Hasta hace poco, la monografía de Dixon y Huey (1970) era una de las pocas fuentes taxonómicas sobre el género en esta región. Investigaciones adicionales sobre *Phyllodactylus* en Ecuador continental son relativamente recientes, por ejemplo, Torres-Carvajal et al. (2013) describieron *P. leoni*, una especie andina endémica del Ecuador, catalogada como vulnerable y distribuida en las provincias de Azuay y Loja. En ese estudio también se determinó que *P. leoni* es el taxón hermano de *P. darwini* (especie

endémica de las islas Galápagos), lo que sugiere la existencia de un ancestro común para ambas especies en la región andina (Torres-Carvajal et al., 2014; Ramírez-Reyes et al., 2020).

Estudios más específicos como el de Jordán Arizmendi (2011) sobre la ecología de *Phyllodactylus* muestran que las especies del continente, como *P. reissii*, presentan adaptaciones morfológicas específicas para sus microhábitats. Algunas de estas adaptaciones son de gran importancia e incluyen modificaciones en las laminillas digitales, formas corporales adaptadas al sustrato y variaciones en las escamas para facilitar la vida en diferentes tipos de terrenos. Las observaciones sobre el comportamiento reproductivo de las especies sugieren que la mayoría coloca un solo huevo por postura, aunque *P. reissii* coloca dos huevos (Dixon & Huey, 1970).

Recientes análisis filogenéticos, utilizando datos moleculares de múltiples genes, han ayudado a clarificar la taxonomía y las relaciones evolutivas dentro del género, especialmente en casos donde las similitudes morfológicas no reflejan relaciones cercanas, como en el caso de *P. reissii* y especies recientemente descubiertas en Ecuador (Dixon & Huey, 1970; Torres-Carvajal et al., 2013, 2014). Estos estudios subrayan la importancia de la filogenética molecular para resolver problemas de delimitación de especies en géneros complejos como *Phyllodactylus* y abren camino para responder numerosas preguntas aún pendientes sobre este maravilloso pero complejo género.

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO PRINCIPAL

Realizar una revisión bibliográfica sobre la taxonomía y filogenética del género de salamandras nocturnas *Phyllodactylus*.

4.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

4.2.1 Demostrar la falta de estudios que existen sobre este género en Ecuador continental.

4.2.2 Demostrar la importancia de realizar análisis moleculares que faciliten el descubrimiento de posibles especies crípticas nuevas de *Phyllodactylus*.

5. DESARROLLO TEÓRICO

5.1 Morfología y características anatómicas

Los individuos del género *Phyllodactylus* pueden alcanzar una longitud total de hasta 212 mm desde la cloaca hasta el hocico. Las características principales para reconocer a *Phyllodactylus* son la presencia de láminas subdigitales y subterminales agrandadas en los dígitos, dispuestas en una fila, párpados móviles, una pupila elíptica vertical, escamas dorsales granulares no retráctiles, homogéneas en tamaño pero a menudo intercaladas con filas de tubérculos agrandados, escamas ventrales suaves y dispuestas de manera imbricada, ausencia de espínulas en las escamas supracaudales y presencia de poros femorales, hendiduras postcloacales y glándulas cloacales en el caso de los machos (Savage, 2002). Sin embargo, estas características varían entre especies, véase en (Fig 2). El patrón de coloración suele ser críptico, incluyendo tonalidades marrones, grises y verdes que facilitan el camuflaje con el sustrato natural de su hábitat.

Los dígitos de *Phyllodactylus*, provistos de lamelas adhesivas subdigitales, son fundamentales para su locomoción y su capacidad de adaptación a distintos nichos y sustratos. Estas estructuras permiten que los individuos sean capaces de escalar superficies verticales, adherirse a techos, troncos o ramas delgadas. Las lamelas están compuestas de múltiples setas microscópicas que funcionan a través de fuerzas de Van der Waals, un mecanismo de adhesión altamente eficiente que ha evolucionado de manera convergente en otros grupos de salamandras (Gamble et al., 2012).

El dimorfismo sexual en *Phyllodactylus* no es en general muy notable. Sin embargo, en algunas especies los machos presentan una región postanal más hinchada y un labio anal dorsal engrosado. Internamente, los machos se distinguen por la presencia de huesos cloacales. Además, algunos elementos osteológicos, como la forma del esternón, las clavículas y el número de vértebras presacras, también son útiles para diferenciar machos de hembras en algunas especies (Dixon, 1964).

5.2 Información ecológica y de comportamiento

El rol ecológico de *Phyllodactylus* es significativo. Son grandes depredadores de insectos y otros artrópodos, y posiblemente son controladores biológicos de plagas agrícolas y urbanas. Además, como todos los animales, cumplen un rol específico en la cadena trófica: así como son muy buenos depredadores, también son depredados por aves, mamíferos y serpientes. Varios investigadores han realizado trabajos sobre la ecología de este género. Sin embargo, las investigaciones son en su mayoría de países ajenos a Ecuador.

El comportamiento de este género es predominantemente nocturno, lo que implica adaptaciones en su visión, actividad metabólica y estrategias de forrajeo. Durante el día, buscan refugio bajo rocas, en grietas, entre la corteza de árboles o incluso en construcciones humanas en zonas urbanizadas. Al caer la noche y llegar a su pico de actividad, emergen para alimentarse principalmente de insectos y otros pequeños artrópodos. Su dieta incluye escarabajos, grillos, hormigas, arañas y en algunos casos pequeños crustáceos en ambientes costeros, como es el caso de *P. reissii* y *P. pumilus* (Dixon & Huey, 1970).

En distintas especies de este género se han reportado diferentes preferencias ecológicas, por ejemplo, en el tipo de sustrato. Dixon y Huey (1970) reportan la afinidad particular de especies como *Phyllodactylus reissii* o *P. kofordi* por formaciones rocosas abiertas, mientras que otras como *P. tuberculosus*, son observadas frecuentemente sobre troncos de árboles y entre la hojarasca. Sin embargo, en algunas especies simpátricas se ha podido observar que el sustrato es similar pero no se solapa entre especies. Un ejemplo es el caso de *P. reissii*, *P. leoni* y *P. kofordi*, estas especies suelen compartir el mismo nicho y por ende se ven relacionadas con los mismos tipos de sustratos, cuando están activos pueden ser encontrados en formaciones rocosas, en árboles o incluso en cactus. Por lo que, es una muestra de que las distintas especies no solamente tienen afinidad a un tipo de sustrato en específico, por el contrario, el sustrato donde pueden ser avistadas puede variar a lo largo de sus picos de actividad. Si bien existen datos que nos ayudan a entender la ecología y comportamiento de estos individuos en el continente, la información que se tiene sobre este género en Ecuador es muy escasa.

Investigaciones como la de Jordán Arizmendi (2011) describen la actividad ecológica de *P. reissii* en el Parque Nacional Cerros de Amotape en Perú, destacando cómo estas salamandras están estrechamente vinculados a hábitats específicos, lo que los convierte en indicadores sensibles de calidad ambiental y de cambios en el

microhábitat. Su actividad nocturna y su capacidad para ocupar refugios durante el día permiten que se mantengan activos en ambientes áridos o perturbados, mostrando una notable adaptabilidad ecológica. Estas salamanguetas no solamente regulan las poblaciones de artrópodos, sino que también representan un componente esencial de la cadena trófica (López-Victoria, 2013). Además, se ha demostrado la capacidad de coexistir en simpatria o parapatría mediante la partición de nicho ecológico. Este es el caso de los resultados obtenidos en la investigación de Huey (1979), quien demuestra que distintas especies del género que habitan áreas geográficamente cercanas o incluso solapadas en los desiertos costeros del Perú evitan la competencia directa mediante la ocupación de microhábitats distintos o presentando actividad en diferentes horarios. Esta complementariedad de nicho demuestra que *Phyllodactylus* tiene una gran plasticidad ecológica, adaptándose a condiciones ambientales áridas mediante estrategias como la especialización en distintos tipos de sustrato y variación en la dieta y actividad. A pesar de compartir un entorno con recursos limitados, las especies logran mantener poblaciones estables gracias a una clara segregación ecológica. La presencia simultánea de múltiples especies del género *Phyllodactylus* en áreas desérticas subraya su valor como modelo para estudiar ecología de comunidades, biogeografía y evolución adaptativa en ambientes extremos.

En cuanto a la reproducción, las especies de *Phyllodactylus* son ovíparas. Generalmente, las hembras ponen de uno a dos huevos, los cuales son depositados en microhábitats protegidos como hendiduras rocosas o bajo troncos caídos. Estudios en *Phyllodactylus reissii* del noreste de Perú (Goldberg, 2007; Jordan Arizmendi, 2011) revelan que las hembras producen múltiples puestas al año, con un tamaño de puesta de 1-2 huevos por evento reproductivo. Los machos presentan espermiogénesis activa en meses como noviembre y diciembre, mientras que las hembras muestran deposición de vitelo y huevos oviductales en los mismos meses, así como en mayo, sugiriendo un ciclo reproductivo extendido, incluso posiblemente una reproducción durante todo el

año. Esto coincide con observaciones en otras especies del género, un ejemplo es *P. lanei* en México, que también exhibe temporadas reproductivas prolongadas (Ramírez-Sandoval et al., 2006). Por otro lado, también existen especies de climas templados que tienen ciclos estacionales más restringidos, con una reproducción concentrada en primavera (Goldberg, 1997).

Existen pocos reportes sobre depredadores de *Phyllodactylus*. En Chile, en el año 2020, Taucare-Ríos & Piel registraron por primera vez la depredación por parte de un sicárido: una araña de arena de seis ojos (*Sicarius thomisoides*) fue observada depredando a *P. gerrhopygus* en Mamiña al norte de Chile. En esta investigación se reportó que la araña mordió a la salamanesca en el área abdominal, inyectándole veneno con efectos necróticos. Ambas especies son nocturnas, insectívoras y habitan bajo rocas en desiertos áridos, lo que provoca competencia por refugio y alimento, debido al microhábitat compartido. Esto destaca la complejidad de las redes tróficas en desiertos, donde la competencia por microhábitats puede llevar a depredación entre especies que comparten hábitos similares (Taucare-Ríos & Piel, 2020).

5.3 Distribución y Clasificación Filogenética

En cuanto a la distribución y clasificación filogenética, inicialmente el género incluía especies que se distribuyen a lo largo de distintas regiones en continentes como Europa, Asia, Madagascar, Australia y América. No es hasta las investigaciones de autores como Gamble et al. (2011) y Torres-Carvajal et al. (2013), que podemos tener una mayor claridad sobre la distribución de este género en América. Estos autores realizaron análisis filogenéticos con secuencias de ADN que permitieron una delimitación taxonómica más precisa de *Phyllodactylus* en el continente americano. Gamble fue el primero en separar formalmente al género *Phyllodactylus*, y otros géneros afines al mismo, de la familia *Gekkonidae* para colocarlos dentro de la familia

Phyllodactylidae (Gamble et al., 2008). Mientras que Torres-Carvajal et al. (2013) describieron una nueva especie para el territorio ecuatoriano, para esta investigación los autores analizaron datos morfológicos y genéticos (6 genes nucleares y 4 mitocondriales), los cuales tuvieron soporte suficiente para poder describir esta nueva especie encontrada en los Andes del sur del Ecuador. Si bien en la investigación de Torres-Carvajal et al. (2014) se realiza una revisión filogenética de las especies del archipiélago de Galápagos, también se utilizan varias muestras del continente, entre estas *P. pumilus*, *P. reisii*, *P. kofordi*, *P. leoni*, además de secuencias de especies del archipiélago, para finalmente poder identificar un clado norteamericano y uno sudamericano, como se ve en la (Fig. 1). Dando como resultado un registro filogenético preciso no solamente de las especies de Galápagos sino también especies del continente.

Dentro del continente americano, las especies están distribuidas desde regiones áridas y semiáridas desde California y México, atravesando el Caribe, en zonas como Belice, Guatemala y algunas islas de Colombia, hasta el sur del continente en Chile. En cuanto a la diversidad del género, se han realizado más estudios en las islas Galápagos. Los primeros reportes de la diversidad del género en las islas Galápagos fueron los investigadores Van Denburgh en 1912 donde se demuestra la presencia de distintas especies en las islas, brindando información importante sobre el conocimiento del género en esos tiempos y Benedetto Lanza en 1970, realiza una investigación más profunda, con énfasis en la descripción de nuevas subespecies y también la revisión de caracteres morfológicos. Examinaron 95 especímenes de *Phyllodactylus* colectados en 14 islas e islotes, algunas explorados por primera vez, además se midieron caracteres morfológicos como número y disposición de escamas, tubérculos dorsales y proporciones corporales y se realizaron comparaciones estadísticas para poder diferenciar poblaciones en las distintas islas. Lograron describir nuevas subespecies endémicas de islotes (ej. *P. barringtonensis*) y se resaltó la importancia de la variabilidad

morfológica y la biogeografía en la conservación de estos reptiles únicos (Lanza, 1973). Otro trabajo de mucha relevancia para el conocimiento sobre este género en las islas fue el de Torres-Carvajal et al. (2014) donde no solamente se hizo un análisis de la diversidad de *Phyllodactylus* alrededor de todo el complejo de islas, sino que también se dio un indicio de 2 posibles eventos de colonización. Sin embargo, más adelante en una segunda investigación dirigida por el mismo autor en 2016, se logró ampliar y corregir los hallazgos previos al incluir por primera vez datos genómicos de *P. gilberti*, una especie endémica de la remota Isla Wolf y además se logró completar el sesgo que se tenía anteriormente sobre las posibles colonizaciones de individuos de continente, se pudo confirmar tres colonizaciones independientes, idea propuesta originalmente por Wright (1983), donde se propone una primera colonización llamada “Radiación principal” situada hace aproximadamente 5.49 millones de años (Ma) que dio origen a la mayoría de especies endémicas, con excepción de *P. darwini* y *P. gilberti*. Seguida de una segunda colonización que originó a la especie *P. darwini* originada hace unos 3.03 (Ma) esta colonización se ve estrechamente relacionada con especies andinas como *P. leoni*, y finalmente una tercera colonización mucho más reciente hace apenas 0.69 (Ma) que llevó al establecimiento de *P. gilberti* en la Isla Wolf. Resultados similares se reportaron en un estudio reciente basado en datos genómicos (Myers et al. 2025). Los análisis genéticos revelaron que su pariente continental más cercano es *P. reissii*, distribuido a lo largo de la costa pacífica de Ecuador y Perú (Torres-Carvajal, Rodríguez-Guerra, & Chaves, 2016). Este estudio no solo corrigió el sesgo muestral de investigaciones anteriores, sino que también proporcionó una visión más completa y precisa de la historia evolutiva de estos reptiles. La inclusión de *P. gilberti* fue particularmente reveladora, ya que se demostró la existencia de una ruta de colonización no antes conocida, posiblemente esta se vea asociada a la corriente de Panamá en lugar de la corriente de Humboldt que se veía estrechamente relacionada con las otras dos colonizaciones (Torres-Carvajal et al., 2016; Torres-Carvajal et al., 2014).

Gracias a todos estos aportes al conocimiento de este género en las islas se ha visto que los individuos han desarrollado formas endémicas, producto de procesos de radiación adaptativa similares a los observados en otros grupos emblemáticos del archipiélago, como los pinzones de Darwin (Torres-Carvajal et al., 2014). Sin embargo, a diferencia de los pinzones cuyos mecanismos adaptativos son bien conocidos, muchos aspectos de la ecología y evolución de estas salamanquesas son todavía inciertos (Savage, 2002). Esta laguna de conocimiento resulta particularmente preocupante ya que, las especies de *Phyllodactylus* enfrentan crecientes amenazas antropogénicas. Por lo tanto, profundizar la investigación de estos individuos no solo proporcionaría información valiosa sobre procesos evolutivos en islas y continentes, sino que también sentaría las bases científicas para diseñar estrategias efectivas de conservación para este grupo de reptiles (Torres-Carvajal et al., 2025).

5.4 Historia de los descubrimientos del género *Phyllodactylus* en América

El género fue descrito originalmente en el año 1828 por Jhon Edward Gray. En ese entonces, no existían las herramientas moleculares, que son de mucha ayuda en la actualidad para nuevas descripciones, por lo que los investigadores se basaban principalmente en rasgos morfológicos superficiales. El género incluía a especies provenientes de diversas regiones del mundo, como África, Europa, Asia y América. Durante el siglo XIX, naturalistas como Wiegmann, realizaron algunas de las primeras descripciones formales de especies americanas, entre estas la descripción de algunas especies del género *Gymnodactylus*, el cual en el futuro pasaría a ser parte del nuevo género *Phyllodactylus*, esta descripción fue realizada en Mexico en 1834, siendo una de las primeras descripciones del género en el continente (Wiegmann, 1834; Fitzinger, 1843; Dixon, 1960).

En las expediciones de Van Denburgh en 1912, también se realizan observaciones interesantes donde por primera vez se habla de dos géneros existentes

en las islas Galápagos, se trata de *Gonatodes* y *Phyllodactylus*, se habla en general sobre la diversidad de salamquetas ubicadas en las islas, entre estas especies están: *P. tuberculatus*, *P. barringtonensis*, *P. gilberti*, *P. leei* y *P. galapagoensis*, *P. bauri* se habla sobre su distribución y su Diagnósis. Además, se propone dos nuevas subespecies *P. galapagoensis duncanensis* y *daphnesis*. Desde ese entonces es notable la confusión taxonómica entre especies de este género, se menciona la poca diferencia que existen entre individuos, por ende la dificultad de identificarlos (Van Denburgh, 1912).

Gray en su publicación de 1828 describe el género *Phyllodactylus*, sin embargo, en esta no se designa explícitamente una especie tipo. Más adelante, el zoólogo Leopold Joseph Fitzinger en 1843 en la publicación de su libro "Systema reptillium: fasciculus primus: Amblyglossae" realiza importantes designaciones de géneros y especies, incluyendo al género *Phyllodactylus*. En esta publicación se realiza una descripción diagnóstica muy detallada, se describen las características anatómicas clave del género, centrándose en la forma de los dedos, cola, escamas y estructura corporal general. Se puede observar un lenguaje técnico y preciso típico de la taxonomía descriptiva de esa época (Fitzinger, 1843).

La mayoría de las descripciones eran provenientes de la parte norte de América, y las islas Galápagos, mientras que en la parte centro y sur no se tenía mucho conocimiento sobre la diversidad de especies del género que existían en estos sitios. A finales del siglo XIX y principios del siglo XX, con el auge de las expediciones científicas al Nuevo Mundo, se incrementaron los descubrimientos de nuevas especies de *Phyllodactylus*. Entre los investigadores de mayor importancia en el conocimiento del género en Sudamérica y Centroamérica esta George Albert Boulenger, uno de los primeros en realizar estudios sistemáticos extensos y detallados de reptiles a nivel global. Sus trabajos incluyeron numerosas descripciones de especies de lagartijas,

serpientes y anfibios. Describió formalmente varias especies de *Phyllodactylus* provenientes de Centroamérica y Sudamérica, muchas de las cuales fueron recogidas en expediciones naturalistas realizadas en estos sitios. También realizó catálogos para el British Museum, estos catálogos fueron fuente de consulta fundamentales durante décadas para los herpetólogos que estudiaban la diversidad de geckos. Estas obras eran de suma importancia, ya que no solo describía nuevas especies, sino que también incluía claves dicotómicas, ilustraciones detalladas y análisis comparativos (Boulenger, 1877; Dixon, 1962).

A pesar de que la historia del género, especialmente en especies presentes en el Caribe y el noreste de América del Sur, seguía siendo poco entendida y confusa, los trabajos de investigadores como Parker en 1935, fueron una importante contribución al aclarar diversos problemas taxonómicos relacionados con el género *Phyllodactylus* en el Caribe. En el mismo trabajo, Parker clasificó la mayoría de las especies conocidas de este género en la región y describió una nueva especie, *Phyllodactylus lerri*, proveniente del territorio continental de Venezuela y de islas cercanas (Parker, 1935). Posteriormente, el investigador Pieter Wagenaar Hummelinck (1940) también hizo grandes contribuciones al conocimiento del grupo, describió otra nueva especie, *P. ruttenei*, encontrada en las Islas Roques y Orchila. Adicionalmente abordó aspectos sistemáticos de las especies del género *Phyllodactylus* que habitan en Puerto Rico, específicamente en las islas de Sotavento Neerlandesas y algunas islas venezolanas (Hummelinck, 1940). En 1955, Kerster y Smith ampliaron el conocimiento sobre las poblaciones del Caribe al describir la población de *Phyllodactylus* presentes en Puerto Rico y además en islotes adyacentes, dando como resultado la descripción de la especie *P. wirshingi* (Smith, 1955).

Más adelante, a mediados del siglo XX, específicamente en 1960 y años posteriores, Dixon profundizó en el estudio del género al analizar la distribución

zoogeográfica, ecología y sistemática en la mayor parte de América (Estados Unidos, México y gran parte de América del Sur) (Dixon, 1960). Posteriormente con la colaboración de Raymond Huey en 1970 consolidaron la información ya existente sobre el género, reconociendo que muchos de los problemas taxonómicos del género se debían a fenómenos de sobredescripción, refiriéndose a que las variaciones locales en la morfología eran erróneamente consideradas nuevas especies. Su investigación es un aporte inmenso al conocimiento del género, ya que se describen varias especies de Sudamérica tomando en cuenta poblaciones de Ecuador (incluyendo las islas Galápagos), Colombia, Chile y Perú. Además, brindan claves dicotómicas, análisis de morfología, junto a gráficos de distribución y ecología. Este fue un punto de partida para varias investigaciones posteriores y representó una etapa de suma importancia para la consolidación del conocimiento sobre el género en el continente americano, ya que se realizó una investigación mucho más profunda, donde se brindó información nueva y completa (Dixon, 1960; Dixon, 1962; Dixon, 1964; Dixon y Huey, 1970).

Otro aporte importante llegó a finales del siglo XX con la publicación de Bauer, Good y Branch en 1977, quienes propusieron una delimitación mucho más específica del género. En esta revisión, los autores evidenciaron que muchas especies atribuidas al género *Phyllodactylus* en el viejo mundo, realmente pertenecían a otros géneros, además separaron las especies americanas, ya que, estas conformaban un grupo taxonómico totalmente diferente. Así dando información sumamente valiosa para el entendimiento de las especies americanas de *Phyllodactylus*.

Ya en el siglo XXI se implementa por primera vez el uso de análisis moleculares, los cuales revolucionaron, una vez más, por completo el conocimiento que se tenía sobre el género. Con ayuda de ADN mitocondrial, nuclear y tecnología mucho más avanzada se pudo realizar una revisión amplia con datos mucho más precisos sobre el género en el continente americano. Estudios filogenéticos como los realizados por

Gamble et al. (2008) demostraron que el género en América no era un grupo homogéneo, sino parafilético. Esto significa que no todas las especies compartían el mismo ancestro común, revelando múltiples orígenes y trayectorias evolutivas totalmente distintas.

Más recientemente, varios investigadores han realizado trabajos sobre la descripción de nuevas especies. Sin embargo, estos han tenido un enfoque mayor a especies del género ubicadas en las islas Galápagos, esto se debe a su gran diversificación en las últimas décadas, gracias a que las islas presentan particulares condiciones ecológicas y evolutivas, que las convierten en un escenario privilegiado para el estudio de la divergencia, la especiación y el endemismo.

Las Galápagos tienen la peculiaridad de presentar un alto endemismo, resultado del aislamiento geográfico prolongado y de los variados microhábitats distribuidos a lo largo de las 127 islas, que se dividen en 13 islas grandes, 6 islas medianas y aproximadamente 108 islotes (UNESCO, 2025). En este contexto, las especies de *Phyllodactylus* han experimentado una divergencia evolutiva notable, lo que ha llevado al surgimiento de múltiples taxones únicos en distintas islas. Trabajos como los de Torres-Carvajal et al. (2014) demuestran análisis filogenéticos, con ayuda de datos moleculares, precisos para el entendimiento de la distribución y sobre todo de la diversificación que ha existido en las islas. Además de explicar las tres posibles colonizaciones que han dado como resultado la gran variedad de *Phyllodactylus* endémicos de esos sitios.

Más allá de los análisis filogenéticos previos, investigaciones recientes han incorporado enfoques genómicos de alta resolución para profundizar en la delimitación de especies y en la estructura poblacional de las salamaquesas endémicas de Galápagos. Un ejemplo relevante es el trabajo de Pozo et al. (2025), donde se aplicaron técnicas genómicas para evaluar la diversidad del género en las islas con actividad

antropogénica alta. Sus resultados muestran que, aunque las islas favorecen la diferenciación genética y la especiación, las actividades humanas actuales, como el transporte involuntario entre islas, están alterando estos patrones, incrementando el flujo génico y potencialmente afectando procesos de divergencia que han ocurrido durante miles de años. Además, este estudio evidencia que algunas especies recientemente descritas por Arteaga et al. (2020), podrían no estar completamente delimitadas si se consideran datos genómicos nucleares, la genómica permite identificar linajes únicos que requieren atención en planes de manejo y conservación. Así, la combinación de enfoques morfológicos, moleculares y genómicos continúa siendo esencial para clasificar la historia evolutiva y el estado taxonómico de *Phyllodactylus* en las islas.

Como resultado, investigadores se han enfocado en estas poblaciones insulares para examinar los patrones de especiación existentes, adaptación local y filogeografía. Además, existe un interés internacional en la biodiversidad de Galápagos, no solamente en este género, potenciado por su estatus de Patrimonio Natural de la Humanidad (UNESCO, 2025). Esto ha llamado la atención de varios entes financieros, los cuales han brindado apoyo para las investigaciones en el archipiélago, a diferencia del continente, donde el estudio de este género ha sido mucho más limitado y disperso (Torres-Carvajal, 2014; Torres-Carvajal et al., 2016).

Estos hallazgos, apoyados por técnicas de filogenómica y modelamiento de nichos ecológicos, han revelado que la diversidad real del género *Phyllodactylus* es aún mucho mayor de lo que se había estimado. Estudios actuales apuntan a la existencia de especies crípticas, es decir, especies que cuentan con una morfología similar pero genéticamente distintas. En conjunto, la historia de los descubrimientos del género en América refleja una transición desde una visión superficial y morfológica hacia un entendimiento mucho más profundo gracias a los avances tecnológicos y la diversidad

de herramientas que existen en la actualidad. Esta historia también resalta la importancia de realizar no solamente análisis morfológicos, sino que también análisis moleculares, además se pueden realizar estudios de osteología, etología, ecología, los cuales brindarían información muy útil para el entendimiento de estas especies crípticas en un futuro cercano. Así abriendo puertas para aplicar estrategias de conservación eficaces frente a amenazas como el cambio climático y la destrucción de hábitats naturales.

5.5 Amenazas y conservación

A pesar de presentar una notable adaptabilidad ecológica, varias especies del género *Phyllodactylus* enfrentan amenazas significativas que comprometen su viabilidad a largo plazo. Según la UICN y registros de plataformas como BioWeb, las principales amenazas que enfrentan estas especies se relacionan con la pérdida y degradación del hábitat natural producto de la urbanización, la expansión de campos agrícolas y el turismo. Específicamente, la deforestación en bosques secos y regiones costeras reduce los microhábitats que estos reptiles necesitan para refugiarse, termorregularse y alimentarse (Torres-Carvajal et al., 2024).

Una amenaza a nivel global es la introducción de especies invasoras, en su mayoría especies relacionadas al humano como gallinas, gatos, perros, ratas y también especies introducidas como salamanquesas de otras partes del mundo, un ejemplo es el de las Salamanquesas asiáticas *Hemidactylus frenatus*, originarias del sudeste asiático. Esta especie ha sido introducida en muchas regiones tropicales y subtropicales del mundo, incluyendo Ecuador, tanto en el continente como en las islas Galápagos. Es una especie altamente adaptada a vivir cómodamente en edificaciones humanas, donde compete con especies nativas por alimento y refugio. Gracias a su alta adaptabilidad, ha logrado colonizar gran parte de las regiones biogeográficas del país como el Matorral Seco de la Costa, Bosque Deciduo de la Costa, Bosque Húmedo Tropical del Chocó,

Bosque Piemontano Oriental, Bosque Húmedo tropical Amazónico y Galápagos (Pazmiño Otamendi, 2020). Torres-Carvajal et al. (2011) realiza un registro sobre esta especie introducida (*H. frenatus*) y confirma que la llegada de esta especie invasora representa una amenaza potencialmente grave para la herpetofauna endémica de las islas. La presencia de los individuos de estas especies, que por el momento es en zonas urbanas, podría expandirse hacia hábitats naturales, compitiendo directamente con especies endémicas. Esto nos demuestra los posibles peligros a futuro causados por la introducción de este tipo de especies, su rango de distribución se sigue expandiendo rápidamente y podría llegar a afectar especies nativas de manera directa, ya sea desplazándolas o extinguiéndolas. A esto se suma el cambio climático, que podría alterar los patrones de temperatura y humedad que coincidan con la actividad reproductiva y la disponibilidad de refugios adecuados (Torres-Carvajal et al., 2025).

Además, estudios recientes de filogeografía comparativa, como el realizado por Torres-Carvajal et al. (2021) en la isla Floreana, destacan la importancia de considerar la historia evolutiva de las especies al diseñar estrategias de conservación. Los resultados revelan la existencia de linajes genéticamente únicos dentro de una misma isla, esto significa que la reintroducción de individuos sin una metodología correcta podría alterar la estructura genética natural y comprometer a las especies adaptadas al sitio. En esta investigación se demuestra como situaciones biogeográficas como las conexiones terrestres que se vieron situadas en el Pleistoceno determinaron la distribución actual de muchos reptiles, entre ellos los *Phyllodactylus*. Esta información es crucial para la conservación, debido a que se puede priorizar poblaciones evolutivamente distintas y evitar mezclas genéticas que podrían resultar en la pérdida de linajes únicos. Estos hallazgos también refuerzan la necesidad de considerar la historia evolutiva aislada de cada población de *Phyllodactylus* en los programas de conservación. A pesar de que durante el Pleistoceno existieron períodos de conectividad terrestres entre islas, estudios como el de Myers et al. (2025) han demostrado que estas

conexiones no siempre promovieron la dispersión de las salamanguetas, resultando en poblaciones que permanecieron genéticamente distintas por miles de años. Con esto se confirma que cada isla tiene una diversidad genética distinta, por ende la introducción de individuos de otras islas podría ser perjudicial.

Las estrategias de conservación varían según la región y la especie. En Ecuador continental, varias especies habitan dentro o cerca de áreas protegidas, lo que ofrece cierta garantía de conservación, aunque la presión humana alrededor de estos espacios sigue siendo alta, y con el paso de tiempo sigue aumentando abruptamente. En Galápagos, se han implementado programas de control de especies invasoras y monitoreos poblacionales periódicos. Mientras que, en Ecuador continental, sigue existiendo un sesgo de información muy grande, esta es otra razón por la cual se requiere mayor investigación para comprender la ecología y distribución de algunas especies. El listado de preocupación, como las categorías de amenaza de la UICN ayuda a generar conciencia y establecer medidas regulatorias. Sin embargo, nuevamente la falta de datos sobre algunas especies limita el diseño de planes de conservación eficaces. Es fundamental fortalecer los programas de investigación taxonómica, genética y ecológica, así como promover la educación ambiental que fomente el respeto y la protección de reptiles, esenciales para el equilibrio ecológico de los ecosistemas donde habitan (IUCN, 2025; Torres-Carvajal et al., 2024).

6. CONCLUSIONES

El presente trabajo ha permitido reunir y analizar información relevante sobre el género *Phyllodactylus* en Ecuador continental, recopilando la poca información que se tiene de este género en el país y usando de ejemplo investigaciones realizadas en otros países de Latinoamérica y alrededor del mundo. Esto permitió acceder a información de

suma importancia para el entendimiento del género, destacando su complejidad morfológica, diversidad ecológica, historia evolutiva y su situación actual de conservación en Ecuador. Se concluye que, aunque estas especies presentan adaptaciones peculiares, como láminas subdigitales adhesivas, su morfología compartida entre linajes genéticamente distintos ha dificultado históricamente su correcta identificación, lo que refuerza la necesidad de utilizar metodologías integrativas que tomen en cuenta la importancia de analizar no solamente la parte molecular, sino que aprovechar cada individuo para presentar una información mucho más completa y reforzada, como análisis osteológicos, ecológicos, etológicos, entre otros. Desde el punto de vista ecológico, el género muestra una notable plasticidad en el uso de hábitat, demostrada en su capacidad de colonizar fácilmente distintos microhábitats y la exitosa partición de nicho entre especies simpátricas, lo cual facilita su coexistencia en zonas áridas y fragmentadas. A pesar de estas capacidades adaptativas, la escasez de estudios ecológicos en Ecuador limita nuestra comprensión de su comportamiento, ciclos reproductivos y rol funcional dentro de los ecosistemas. Sin embargo, la poca información que se tiene es de suma utilidad para el entendimiento del género en el país, y sobre todo para motivar a seguir investigando sobre este complejo grupo de reptiles.

En cuanto a su distribución, si bien existe un mayor conocimiento en regiones como Galápagos gracias a estudios recientes, las poblaciones continentales siguen estando pobremente documentadas, lo cual se refleja en un sesgo de muestreo que podría ocultar linajes aún no descritos. Las investigaciones filogenéticas realizadas, junto a los avances en tecnología de secuenciamiento molecular, en las últimas décadas han sido clave para definir la posición taxonómica del género dentro de la familia *Phyllodactylidae* y para evidenciar procesos de radiación adaptativa y colonizaciones múltiples en el archipiélago como por ejemplo Galápagos, sin embargo, sin embargo, esto se debe replicar urgentemente en Ecuador continental. La revisión histórica de los

descubrimientos del género revela que, durante mucho tiempo, las descripciones se basaron únicamente en caracteres morfológicos, lo que causó la redescritión de muchas especies, causando una confusión taxonómica. No es hasta la llegada de metodologías moleculares novedosas que se pudo tener un mejor entendimiento de la variedad de especies que existían, tanto en América, como en el viejo mundo (Europa, Asia, África), además de dejar en evidencia lo mucho que nos falta por investigar.

A nivel de conservación, las amenazas que enfrenta el género en Ecuador son crecientes. La pérdida y fragmentación del hábitat, la expansión agrícola, el turismo, el cambio climático y la introducción de especies invasoras representan factores de alto riesgo para la supervivencia de distintas especies dentro del género *Phyllodactylus*. Si bien existen especies muy relacionadas a edificaciones antropogénicas, existen especies las cuales dependen totalmente de bosques bien conservados. Además, la presión antrópica crece constantemente y existen muchas zonas de importancia biológica sin una protección efectiva. La ausencia de datos precisos sobre la biología, ecología y distribución de las especies continentales limita la aplicación de planes de manejo específicos. Por ello, es urgente fomentar investigaciones locales con enfoque multidisciplinario en datos científicos sólidos. Solo así será posible ayudar a conservar a las especies de este género, cuya diversidad y valor evolutivo aún no ha sido plenamente revelado.

7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arteaga, A., Bustamante, L., Vieira, J., Tapia, W., Carrión, J., & Guayasamin, J. M. (2019). Two new species of leaf-toed geckos (*Phyllodactylus*) from Isabela Island, Galápagos Archipelago, Ecuador. *Reptiles of the Galápagos. Tropical Herping, Quito, Ecuador*, 174-187.
- Bauer, A. M., Good, D. A., & Branch, B. (1997). Taxonomy of the southern African leaf-toed geckos (Squamata: Gekkonidae).
- Boulenger, G. A. (1887). *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History)* (Vol. 3). British Museum.

- Catenazzi, A., & Donnelly, M. A. (2007). Distribution of geckos in northern Peru: Long-term effect of strong ENSO events? *Journal of Arid Environments*, 71(3), 327–332.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2007.05.003>
- Dixon, J. R. (1960). The discovery of *Phyllodactylus tuberculatus* (Reptilia: Sauria) in Central America, the resurrection of *P. xanti*, and description of a new gecko from British Honduras. *Herpetologica*, 16(1), 1-11.
- Dixon, J. R. (1962). The leaf-toed geckos, genus *Phyllodactylus*, of northeastern South America. *The Southwestern Naturalist*, 211-226.
- Dixon, J. R. (1964). *The systematics and distribution of lizards of the genus Phyllodactylus in North and Central America* (Vol. 64, No. 1). Research Center, New Mexico State University.
- Dixon, J. R., & Huey, R. B. (1970). Systematics of the lizards of the gekkonid genus *Phyllodactylus* of mainland South America. *Contributions in Science*, 192.
<https://doi.org/10.5962/p.241179>
- Dixon, J. R. (1973). 0141_*Phyllodactylus*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*. <https://repositories.lib.utexas.edu/server/api/core/bitstreams/7016b385-ed23-4321-9fd3-45d91724e989/content>
- Fitzinger, L. J. (1843). *Systema reptilium: fasciculus primus: Amblyglossae* (Vol. 1). Braumüller & Seidel.
- Gamble, T., Bauer, A. M., Greenbaum, E., & Jackman, T. R. (2008). Out of the Blue: A Novel, Trans-Atlantic Clade of Geckos (Gekkota, Out of the Blue: A Novel, Trans Atlantic Clade of Geckos (Gekkota, Squamata) Squamata) Recommended Citation Recommended Citation. In *Biological Sciences Faculty Research*.
- Gamble, T., Bauer, A. M., Colli, G. R., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Vitt, L. J., & Simons, A. M. (2011). Coming to America: multiple origins of New World geckos. *Journal of evolutionary biology*, 24(2), 231-244.
- Gamble, T., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Russell, A. P., & Bauer, A. M. (2012). Repeated origin and loss of adhesive toepads in geckos. *PloS one*, 7(6), e39429.

- Goldberg, S. R. (2007). Notes on reproduction of Peters' Leaf-toed Gecko, *Phyllodactylus reissii* (Squamata, Gekkonidae), from Peru. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 6(2), 147-150.
- Goldberg, S. R. (1997). *Phyllodactylus xanti* (leaf-toed gecko) reproduction. *Herpetological Review*, 28, 152-153.
- Gray, J. E. (1828). *Specilegia zoologica, or original figures and short systematic descriptions of new and unfigured animals* (Vol. 1, p. 3). London.
- Hummelinck, P. W. (1940). *Studies on the fauna of Curaçao, Aruba, Bonaire, and the Venezuelan Islands*. [sn].
- Huey, R. B. (1979). Parapatry and niche complementarity of Peruvian desert geckos (*Phyllodactylus*): the ambiguous role of competition. *Oecologia*, 38, 249-259.
- IUCN. 2025. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2025-1. <https://www.iucnredlist.org>. Martes 17 de junio de 25.
- Jordán Arizmendi, J. C. (2011). Notes on the ecology of *Phyllodactylus reissii* (*Phyllodactylidae*: Sauria) in Parque Nacional Cerros de Amotape (Tumbes, Peru). *Revista Peruana de Biología*, 18(3). <https://doi.org/10.15381/rpb.v18i3.456>
- Koch, C., Flecks, M., Venegas, P. J., Bialke, P., Valverde, S., & Roedder, D. (2016). Applying n-dimensional hypervolumes for species delimitation: unexpected molecular, morphological, and ecological diversity in the Leaf-Toed Gecko *Phyllodactylus reissii* Peters, 1862 (Squamata: *Phyllodactylidae*) from northern Peru. *Zootaxa*, 4161(1), 41-80.
- Lanza, B. (1973). *On some Phyllodactylus from the Galápagos Islands (Reptilia Gekkonidae)*. Museo Zoologico dell'Università di Firenze.
- López-Victoria, M., Jurczyk, M., & Wolters, V. (2013). Notes on the ecology of the Colombian Leaf-toed Gecko (*Phyllodactylus transversalis*), endemic to Malpelo Island. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*, 42(2), 319-327.

- Myers, E. A., Bell, R. C., Overcast, I., Chaves, J. A., & Torres-Carvajal, O. (2025). Pleistocene island connectivity did not enhance dispersal or impact population size change in Galápagos geckos. *Proceedings B*, 292(2047), 20250746.
- Parker, H. W. (1935). XLV.—Some lizards from Venezuela and the Dutch Leeward Islands. *Annals and Magazine of Natural History*, 15(88), 480-484.
- Pazmiño Otamendi, G. 2020. *Hemidactylus frenatus* En: Torres-Carvajal, O., Pazmiño-Otamendi, G., Ayala-Varela, F. y Salazar-Valenzuela, D. 2021. Reptiles del Ecuador. Version 2022.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb/FichaEspecie/Hemidactylus%20frenatus>, acceso Martes, 17 de Junio de 2025.
- Pozo, G., Guadalupe, J. J., Pozo, M. J., Cisneros-Heredia, D. F., Cerca, J., Alarcón-Bolaños, P., ... & de Lourdes Torres, M. (2025). Genomic Insights and Biogeography of Endemic Galapagos Geckos: Unraveling Population Structure and Species Delimitation Across Human-Inhabited Islands.
- Ramírez-Reyes, T., Blair, C., Flores-Villela, O., Piñero, D., Lathrop, A., & Murphy, R. (2020). Phylogenomics and molecular species delimitation reveals great cryptic diversity of leaf-toed geckos (*Phyllodactylidae: Phyllodactylus*), ancient origins, and diversification in Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 150. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106880>
- Ramírez-Sandoval, E., Ramírez-Bautista, A., & Vitt, L. J. (2006). Reproduction in the lizard *Phyllodactylus lanei* (Squamata: Gekkonidae) from the Pacific Coast of Mexico. *Copeia*, 2006(1), 1-9.
- Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas*. University of Chicago press.
- Smith, H. M. (1955). The identity of the Puerto Rican species of *Phyllodactylus* (Reptilia: Squamata). *Herpetologica*, 11(3), 229-232.
- Taucare-Rios, A. (2020). Predation on the gecko *Phyllodactylus gerrhopygus* (Wiegmann)(Squamata: Gekkonidae) by the six-eyed sand spider *Sicarius*

thomisoides (Walckenaer)(Araneae: *Sicariidae*). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 79(2).

Torres-Carvajal, O., & Tapia, W. (2011). First record of the common house gecko *Hemidactylus frenatus* Schlegel, 1836 and distribution extension of *Phyllodactylus reissii* Peters, 1862 in the Galápagos. *Check List*, 7(4), 470-472.

Torres-Carvajal, O., Barnes, C. W., Pozo-Andrade, M. J., Tapia, W., & Nicholls, G. (2014). Older than the Islands: Origin and diversification of Galápagos leaf-toed geckos (Phyllodactylidae: *Phyllodactylus*) by multiple colonizations. *Journal of Biogeography*, 41(10). <https://doi.org/10.1111/jbi.12375>

Torres-Carvajal, O., Carvajal-Campos, A., Barnes, C. W., Nicholls, G., & Pozo-Andrade, M. J. (2013). A new andean species of leaf-toed gecko (Phyllodactylidae: *Phyllodactylus*) from Ecuador. *Journal of Herpetology*, 47(2). <https://doi.org/10.1670/12-017>

Torres-Carvajal, O., Rodríguez-Guerra, A., & Chaves, J. A. (2016). Present diversity of Galápagos leaf-toed geckos (Phyllodactylidae: *Phyllodactylus*) stems from three independent colonization events. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 103, 1-5.

Torres-Carvajal, O., Castaño, P. A., & Moreno, F. (2021). Comparative Phylogeography of Floreana's Lizards Supports Galápagos Pleistocene Paleogeographical Model and Informs Conservation Management Decisions. *Journal of Herpetology*, 55(3), 285-291.

Torres-Carvajal, O., Castaño, P. A., Rincón, E., Ayala-Varela, F., Campbell, K., Cabrera, W., & Moreno, F. (2025). Phylogeny, phylogeography, and conservation of a rediscovered gecko from the Galápagos Islands. *PloS one*, 20(6), e0324659.

Torres-Carvajal, O., Pazmiño-Otamendi, G., Ayala-Varela, F. y Salazar-Valenzuela, D. Version 2024.1. Reptiles del Ecuador. 2025. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <https://bioweb.bio/faunaweb/reptiliaweb>, 17 de junio de 2025.

UNESCO. (2024). Archipiélago de Galápagos. Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura. <https://whc.unesco.org/en/list/1>

Uetz, P., Freed, P., & Hošek, J. (2025). *The Reptile Database*.

Van Denburgh, J. (1912). *Expedition of the California Academy of Sciences to the Galapagos Islands, 1905-1906. VI. The Geckos of the Galapagos Archipelago, by John Van Denburgh...* The Academy.

Wiegmann, A. F. A. (1834). *Herpetologia mexicana: seu descriptio amphibiorum novae Hispaniae, quae itineribus comitis de Sack, Ferdinandi Deppe et Chr. Guil. Schiede in Museum zoologicum berlinense pervenerunt. Saurorum species. Amplectens, adiecto systematis saurorum prodromo, additisque multis in hunc amphibiorum ordinem observationibus. Pars prima.* sumptibus CG Lüderitz.

8. FIGURAS

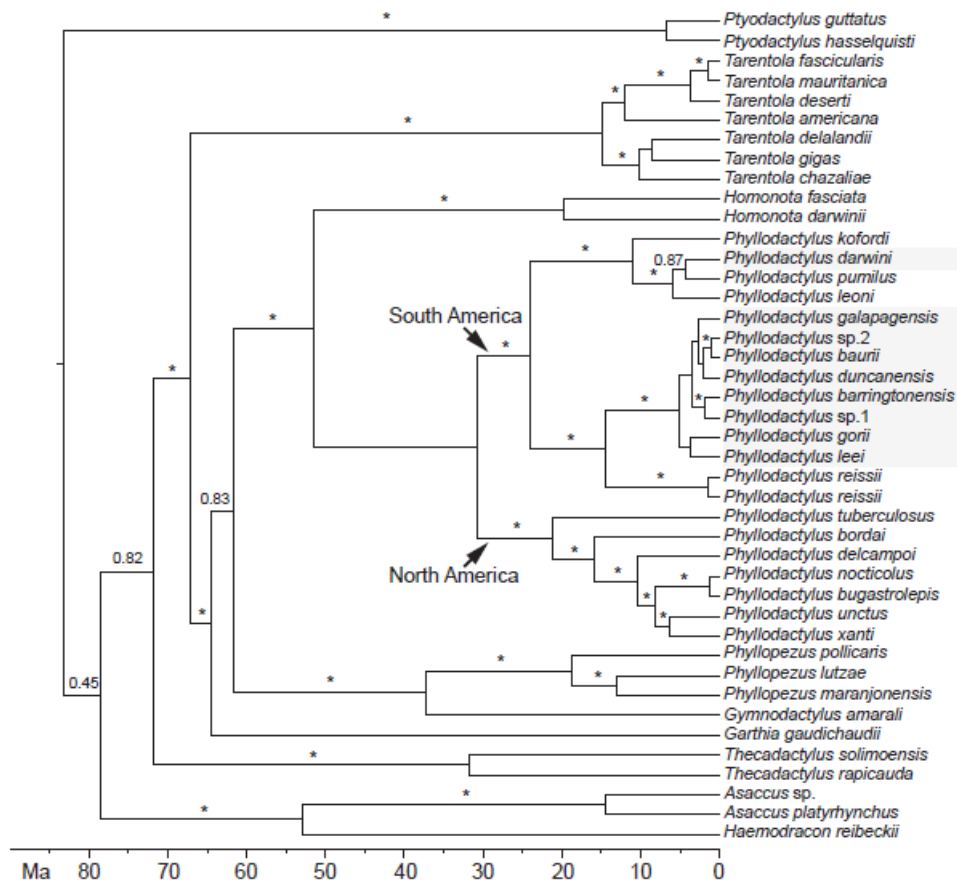


Figura 1. Filogenia representativa de salamangueras del género *Phyllodactylus* y géneros relacionados, mostrando los dos clados principales, un clado conformado por especies sudamericanas y otro clado representando las especies norteamericanas (Torres-Carvajal et al., 2014).

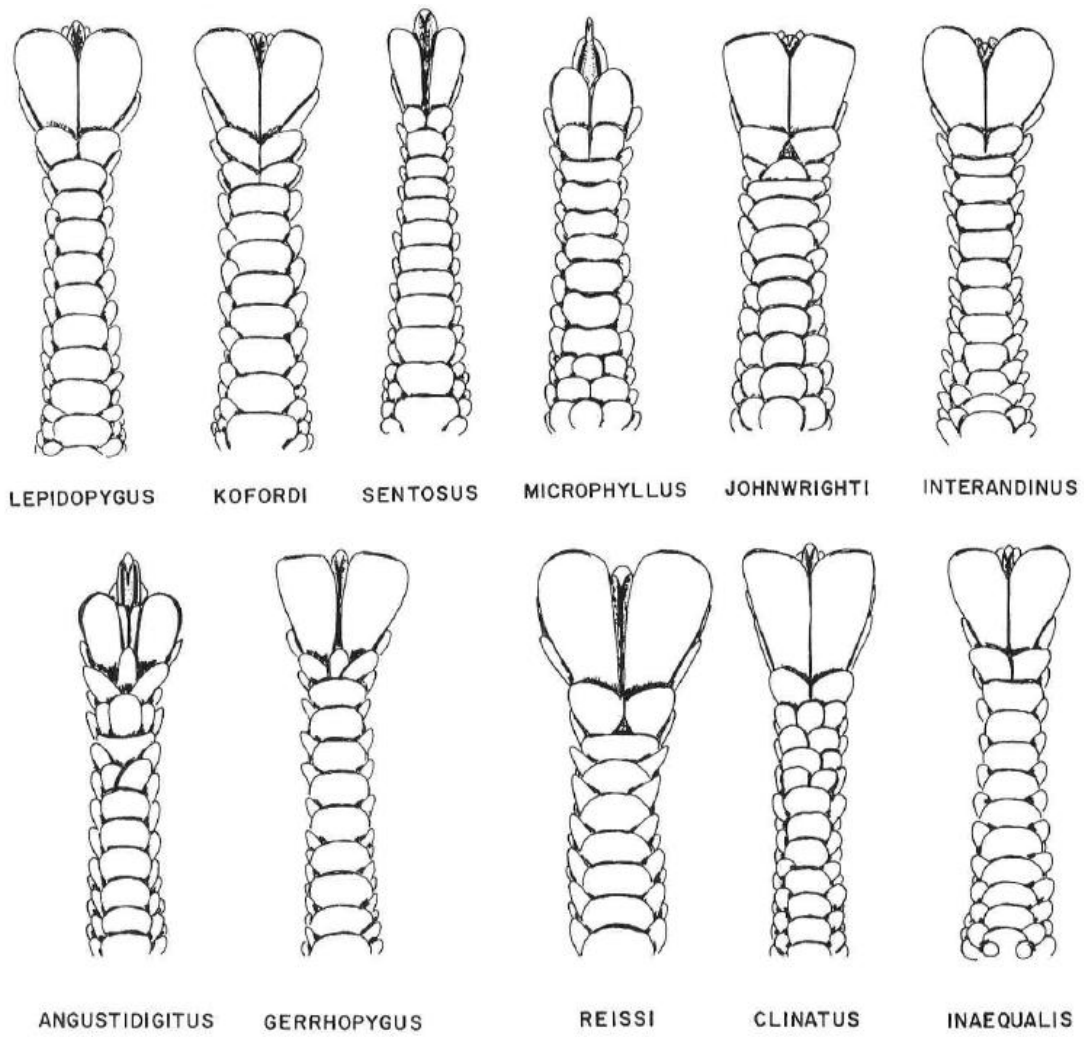


Figura 2. Vista ventral del cuarto dedo de distintas especies de *Phyllodactylus* en Sudamérica (Dixon & Huey, 1970).

