

Peces de las montañas en México: escamudos de Mesoamérica (*Profundulus* spp. y *Tlaloc* spp.)^ϕ

Didier Casanova-Hernández^{1*}, Miguel Calixto-Rojas²,
Jesús Alejandro Zamora-Briseño², Carlos Daniel Pinacho-Pinacho²

Introducción

En los claros arroyos que serpentean entre montañas y valles del sur de México y Centroamérica viven unos peces que guardan una historia milenaria. Se trata de los escamudos mesoamericanos, peces del orden Cyprinodontiformes, familia Profundulidae, conocidos también como killis, popoyotes o pupos, y que son de alguna manera reliquias vivientes de un pasado entre 23 y 5.3 millones de años, pues existen desde el Mioceno (Hernández-Ávila *et al.* 2024).

El cuerpo de estos peces es alargado y con tonos dorados o pardos, y en ocasiones, incluso verdes. Rara vez superan los diez centímetros de longitud, pero su importancia biológica trasciende su tamaño: representan uno de los linajes antiguos de peces de agua dulce del continente americano y cumplen en la actualidad un papel ecológico fundamental (Calixto-Rojas *et al.* 2021b; Domínguez-Cisneros *et al.* 2023). El objetivo de este trabajo es describir las características biológicas y los retos para la conservación de los peces escamudos de los géneros *Profundulus* y *Tlaloc* en ecosistemas de agua dulce en México.

^ϕ ¹Programa de Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales. Instituto de Ciencias Biológicas. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Libramiento Norte Poniente 1150. C.P. 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México, ²Instituto de Ecología A.C., Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, 91073 Xalapa, Veracruz, México.

* didier.casanovahrn@e.unicach.mx

DOI: <http://doi.org/10.56369/BAC.6868>



Linaje con historia en Mesoamérica

La familia Profundulidae representa un linaje con una historia evolutiva importante dentro de los peces mesoamericanos. Aunque no se trata de uno de los grupos de organismos más antiguos, su origen se remonta a cuando los sistemas fluviales de Mesoamérica y del sur de Norteamérica comenzaron a reorganizarse en respuesta a cambios geológicos y climáticos de gran escala (Hernández-Ávila *et al.* 2024).

Así pues, la diversificación de los escamudos coincidió con distintos cambios geológicos importantes de Mesoamérica durante el Mioceno. En primer lugar, la formación del arco volcánico centroamericano, en donde no existía una conexión terrestre entre Sur y Norteamérica y formaba un archipiélago parecido a lo que hoy es Japón. Al mismo tiempo, en lo que hoy es el sur de México se reactivaron fallas geológicas por el movimiento de placas tectónicas como la de Norteamérica, Caribe, Cocos y Farallón (la cual incluso se fragmentó en esta etapa), lo que ocasionó que terrenos se levantaran dando forma a los inicios de la Sierra Madre de Chiapas (Mann 2007). Estos cambios no solo reconfiguraron, crearon y aislaron las cuencas, donde estos peces evolucionaron, sino que generaron un mosaico de climas a los que los peces se adaptaron.

Actualmente, los escamudos reflejan esos cambios, ya que, a diferencia de otros peces de la región que se distribuyen en distintos ríos, la mayoría de las especies de la familia Profundulidae viven de manera exclusiva en cuencas específicas, lo que refleja que se aislaron hace mucho tiempo (Hernández-Ávila *et al.* 2024). Los escamudos habitan un rango amplio de climas, desde el nivel del mar hasta más de 2100 m, por lo que además de los cambios geológicos, la manera en que estos peces se “repartieron” los ambientes disponibles es un reflejo de los cambios que sufrió Mesoamérica en el pasado (Calixto-Rojas *et al.* 2021a).

El conocimiento científico sobre los escamudos sigue en plena construcción, ya que, a pesar de que se distribuyen en un corredor desde Guerrero en México hasta Honduras (Fig. 1), se siguen registrando nuevas especies para la ciencia (Domínguez-Cisneros *et al.* 2025). Repartidas en los géneros *Profundulus* y *Tlaloc*, se han registrado más de diez especies que curiosamente muestran rasgos anatómicos “primitivos” dentro de sus parientes más cercanos (Morcillo *et al.* 2015).

Los escamudos no solo son una reliquia evolutiva, sino que son testigos vivientes de cómo se formó el corazón montañoso de Mesoamérica. Su historia biogeográfica guarda las huellas del levantamiento de cordilleras, la apertura de valles y la transformación de los ríos que dieron forma a la región (Hernández-Ávila *et al.* 2024). Cada especie es, en esencia, una página viva de la historia natural en Mesoamérica, un pequeño pez que cuenta, con su sola existencia, millones de años de cambios geológicos, climáticos y biológicos.



Figura 1. Zona geográfica de distribución de los peces escamudos (familia Profundulidae).

Bioagrociencias

ISSN 2007-431X

“El conocimiento científico sobre los escamudos sigue en plena construcción, ya que a pesar de que se distribuyen en un corredor desde Guerrero en México hasta Honduras, se siguen registrando nuevas especies para la ciencia.”

Amenazas a un patrimonio que se desvanece

Profundulus y *Tlaloc* tienen adaptaciones que les han permitido persistir en ambientes cambiantes. Su cuerpo alargado y sus aletas robustas facilitan el movimiento contra la corriente, mientras que su coloración terrosa les brinda un eficaz camuflaje entre el sustrato. Además, su boca orientada hacia arriba delata una dieta basada en insectos acuáticos (Domínguez-Cisneros *et al.* 2023). Este comportamiento insectívoro, junto con el hecho de que estos peces son los únicos que existen en las zonas altas, brinda un servicio ecosistémico invaluable en estos lugares: el control de mosquitos (Calixto-Rojas *et al.* 2021b; Domínguez-Cisneros *et al.* 2023). Estos insectos, más allá de ser molestos, son los responsables de

transmitir diversas enfermedades como el dengue, el zika, chikungunya, entre otras, que ocasionan miles de muertes en el continente año con año (Santos *et al.* 2023).

Los mosquitos requieren de cuerpos de agua dulce para completar su ciclo de vida. Es ahí donde los escamudos juegan un papel importante, pues se alimentan de cientos de larvas de mosquito al día. Si los peces desaparecen de manantiales, arroyos, pozas y humedales, los mosquitos pueden reproducirse con mayor facilidad (Matias y Adrias 2010). A pesar de esta importante función ecológica, y de su rica historia evolutiva, los escamudos se encuentran en grave peligro.

El escamudo de San Cristóbal (*Tlaloc hildebrandi*) está restringido a unos cuantos manantiales en la zona montañosa de Chiapas, México, lo que lo hace extremadamente vulnerable (Fig. 2A) (Domínguez-Cisneros *et al.* 2017). En esta región geográfica, el crecimiento de la mancha urbana y la sobreexplotación de los mantos acuíferos en San Cristóbal de las Casas hacen que el agua disponible sea cada vez menor (Fig. 3) (Soria-Barreto *et al.* 2023).

Una situación similar enfrenta el escamudo del Atoyac (*Profundulus oaxacae*) (Fig. 2B) en el sistema del río Atoyac–Verde, en Oaxaca, México, donde el uso intensivo del agua y la pérdida de cobertura forestal han alterado profundamente la dinámica hidrológica de la cuenca (Calixto-Rojas *et al.* 2021b). La desertificación y los asentamientos humanos han favorecido una explotación excesiva de los flujos superficiales de agua debido a decenas de represas que han modificado el cauce natural de los ríos (Calixto-Rojas *et al.* 2021b).

La contaminación orgánica e inorgánica, la eutrofización, el incremento de patógenos, las descargas de aguas residuales e industriales (Fig. 4) y la presencia de especies introducidas son problemas ambientales. Por ejemplo, el escamudo oaxaqueño ha sido desplazado por el guatopote manchado (*Pseudoxiphophorus bimaculatus*), pez vivíparo con múltiples temporadas reproductivas que compite eficazmente por espacio y alimento (Mar-Silva *et al.* 2021). La vulnerabilidad de *P. oaxacae* aumenta porque depende de sitios muy específicos para desovar —principalmente vegetación acuática y ribereña durante la época seca— que se están perdiendo aceleradamente (Calixto-Rojas *et al.* 2021b).

“Profundulus y Tlaloc tienen adaptaciones que les han permitido persistir en ambientes cambiantes. Su cuerpo alargado y sus aletas robustas facilitan el movimiento contra la corriente, mientras que su coloración terrosa les brinda un eficaz camuflaje entre el sustrato.”



Figura 2. A) Escamudo de San Cristóbal, *Tlaloc hildebrandi*, endémico de los Altos de Chiapas, México; B) Escamudo del Atoyac, *Profundulus oaxacae*, endémico de la zona de Valles Centrales de Oaxaca, México.

El guatopote no es el único pez introducido en los ambientes de los escamudos, sino que tilapias (*Oreochromis* sp.) y carpas (*Cyprinus* sp.) compiten también directamente con los escamudos por espacio y alimento (Calixto-Rojas *et al.* 2021b). Además, la introducción de estas especies conlleva otro problema, pues también son capaces de transmitir parásitos a las especies de peces locales. La tenia asiática de las carpas, *Schyzocotyle acheilognathi*, detectada en distintas regiones de México, es conocida por afectar especies de peces nativos, entre ellos a los escamudos (Casanova-Hernández *et al.* 2025). Aunque su impacto específico sobre

Profundulus y *Tlaloc* aún se encuentra en estudio, su presencia representa un riesgo adicional para poblaciones que ya enfrentan una fuerte presión ambiental.



Figura 3. Hábitats del escamudo de San Cristóbal (*T. hildebrandi*) en Chiapas: A) Parque de los Humedales (humedal artificial); B) Laguna La Kiss; C–D) Río Navajuelo. Cuerpos de agua de las cuencas endorreicas que son refugio de estos peces. Varios ambientes han sido transformados por la urbanización, la pavimentación y la contaminación, con niveles de degradación, especialmente en los sitios C y D. En la laguna La Kiss (sitio B), la introducción de especies exóticas —como la lobina negra (*Micropterus salmoides*) y la carpa (*Cyprinus sp.*)— ha contribuido a la desaparición del escamudo.

En conjunto, varios factores ambientales muestran un panorama crítico, aunque muchas especies de escamudos aún no figuran en listas rojas con una categoría oficial de amenaza en listas nacionales o internacionales. El escamudo de San Cristóbal se encuentra catalogado en peligro de extinción por la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010) y la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (Schmitter-Soto y Vega-Cendejas 2019; Velázquez-Velázquez y Domínguez-Cisneros 2025), mientras que el escamudo del Atoyac no figura bajo ninguna categoría de protección ni en evaluaciones nacionales ni en la IUCN (Calixto-Rojas *et al.* 2021b). Estas diferencias no necesariamente

reflejan la seguridad de sus poblaciones, sino más bien vacíos de información y evaluación poblacional. Allí donde desaparecen *Profundulus* y *Tlaloc*, se silencian también las relaciones ecológicas que han sostenido por milenios a los ríos y manantiales mesoamericanos. No es casual que estos peces sean considerados “indicadores biológicos del deterioro silencioso de los ecosistemas de agua dulce” (Calixto-Rojas *et al.* 2021b; Soria-Barreto *et al.* 2023). Su declive poblacional anuncia no solo la pérdida de hábitat, sino también la ruptura del balance ancestral del agua.



Figura 4. Hábitats del escamudo del Atoyac, *Profundulus oxacae*: A) Río Valiente, Cuilapam de Guerrero; B) Río Grande, Mitla; C) Río el Sabino, Villa Sola de Vega. Todos los sitios se encuentran en Oaxaca, México. Gran parte de los ambientes son zonas relativamente secas. En el sitio B el escamudo se encuentra extinto.

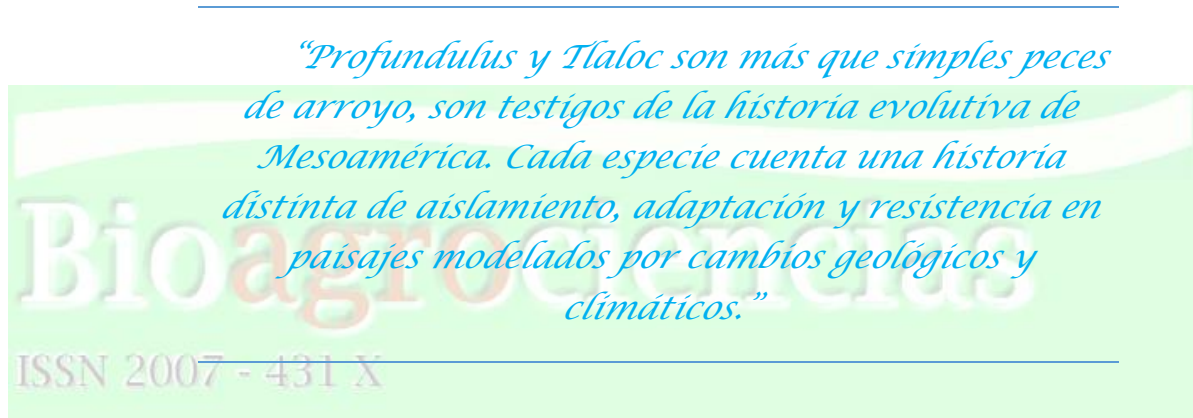
Llamado a la acción

Profundulus y *Tlaloc* son más que simples peces de arroyo, son testigos de la historia evolutiva de Mesoamérica. Cada especie cuenta una historia distinta de aislamiento, adaptación y resistencia en paisajes modelados por cambios geológicos y climáticos (Hernández-Ávila *et al.* 2024). Sin embargo, su conservación requiere algo más que estudios científicos: demanda conciencia social y un compromiso real con la protección de los ecosistemas acuáticos.

En Chiapas, *Tlaloc hildebrandi* es la más amenazada y ha sido utilizada como símbolo local en iniciativas de educación ambiental y divulgación científica para contribuir a visibilizar

la importancia de los manantiales y arroyos (Sánchez-Álvarez *et al.* 2018; López-Vila y González-Díaz 2025). En Oaxaca, México, los registros de *Profundulus oaxacae* han resaltado el valor de los manantiales rurales como reservorios de biodiversidad y fortalecido los argumentos para su conservación (Calixto-Rojas *et al.* 2021b). Aunque estos esfuerzos son aún limitados, representan pasos importantes hacia la protección de hábitats frágiles que sostienen especies con distribuciones muy restringidas.

Conservar a los escamudos implica también reconocer la importancia de los pequeños cuerpos de agua —manantiales, pozas y arroyos— que a menudo pasan desapercibidos, pero que resguardan una parte significativa del patrimonio evolutivo de la región (Morcillo *et al.* 2015; Soria-Barreto *et al.* 2023). *Profundulus* y *Tlaloc* son evidencia de que la historia natural no solo se escribe en fósiles o grandes paisajes sino también en organismos discretos que resisten silenciosamente, por lo que protegerlos es, en última instancia, proteger los sistemas acuáticos que sostienen la vida y el bienestar de las comunidades humanas.



Agradecimientos

Didier Casanova-Hernández agradece a la Secretaría de Ciencia, Humanidades y Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la beca doctoral otorgada (CVU 631064).

Referencias

- Calixto-Rojas M, Lira-Noriega A, Rubio-Godoy M, Pérez-Ponce de León G y Pinacho-Pinacho CD. 2021a. Phylogenetic relationships and ecological niche conservatism in killifish (Profundulidae) in Mesoamerica. *Journal of Fish Biology* 99(2):396-410.
- Calixto-Rojas M, Martínez-Ramírez E y Pinacho-Pinacho CD. 2021b. Evaluación del Riesgo de Extinción de *Profundulus oaxacae* (Meek, 1902) de acuerdo al numeral 5.7 de la NOM-059-SEMARNAT-2010. INECOL. Fecha de consulta 15/11/2025 en <https://www.researchgate.net/publication/354193844> Evaluacion del Riesgo de E

[xtincion de *Profundulus* *oaxacae* Meek 1902 de acuerdo al numeral 57 de la NOM-059- SEMARNAT-2010.](#)

- Casanova-Hernández D, Pinacho-Pinacho CD, Calixto-Rojas M, Rubio-Godoy M, García-Saldaña EA, Velázquez-Velázquez E y Zamora-Briseño JA. 2025. New tools to uncover old tricks: an update on the knowledge on the most successful invasive freshwater helminth, *Schyzocotyle acheilognathi*. *Parasitology Research* 124:153.
- Domínguez-Cisneros SE, Kobelkowsky A y Velázquez-Velázquez E. 2023. Trophic morphology and diet of the endangered fish *Tlaloc hildebrandi* (Cyprinodontiformes: Profundulidae). *Revista de Biología Tropical* 71(1):e54253.
- Domínguez-Cisneros SE, Velázquez-Velázquez E, Anzueto-Calvo MJ, Gómez-González AE, Liévano-Trujillo JL y Matamoros W. 2017. Ampliación de la distribución geográfica del popoyote de San Cristóbal *Tlaloc hildebrandi* (Miller 1950), (Cyprinodontiformes: Profundulidae). *Lacandonia* 11(2):13-18.
- Domínguez-Cisneros SE, Velázquez-Velázquez E, Domínguez-Domínguez O y Beltrán-López RG. 2025. A new species of *Profundulus* (Cyprinodontiformes: Profundulidae) from southeastern Mexico. *Neotropical Ichthyology* 23(2):e240096.
- Hernández-Ávila SG, Hoagstrom CW y Matamoros WA. 2024. Historical biogeography of North American killifishes (Cyprinodontiformes) recapitulates geographical history in the Gulf of México watershed. *Zoological Journal of the Linnean Society* 202(2):zlae105.
- López-Vila JM y González-Díaz AA. 2025. El popoyote de San Cristóbal, *Tlaloc hildebrandi* (Profundulidae), y los invasores con los que habita. *Boletín de la Sociedad Ictiológica Mexicana* 61:17-24.
- Mann P. 2007. Overview of the tectonic history of northern Central America. En: Mann, P. (ed.) *Geologic and Tectonic Development of the Caribbean Plate Boundary in Northern Central America*. Geological Society of America. USA. pp. 1-19.
- Mar-Silva V, Medina-Nava M, Herreras-Diego Y, Ramírez-Herrejón J y Domínguez-Domínguez O. 2021. Trophic biology of the twospot livebearer, *Pseudoxiphophorus bimaculatus*, an invasive fish in Teuchitlán River, central Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 92:e923533.
- Matias JR y Adrias AQ. 2010. The use of annual killifish in the biocontrol of the aquatic stages of mosquitoes in temporary bodies of fresh water; a potential new tool in vector control. *Parasites and Vectors* 3:46.
- Morcillo F, Ornelas-García CP, Alcaraz L, Matamoros WA y Doadrio I. 2015. Phylogenetic relationships and evolutionary history of the Mesoamerican endemic freshwater fish family Profundulidae (Cyprinodontiformes: Actinopterygii). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94(A):242-251.
- Sánchez-Álvarez M, Sánchez-Gómez MA y Vázquez-Figueroa TJ. 2018. Etnobiología de los Tsotsiles de Chiapas. En: Mariaca Méndez R, Elizondo C y Ruan Soto F (eds.). *Etnobiología y patrimonio biocultural de Chiapas*. El Colegio de la Frontera Sur. pp. 16-41. Fecha de consulta 12/03/2026 en https://patrimoniobiocultural.com/archivos/publicaciones/libros/Etnobiologia_2018.pdf.
- Santos LL, de Aquino EC, Fernandes SM, Ternes YMF y Feres VCDR. 2023. Dengue, chikungunya, and Zika virus infections in Latin America and the Caribbean: a systematic review. *Revista Panamericana de Salud Pública* 47:e34
- Schmitter-Soto JJ y Vega-Cendejas M. 2019. *Tlaloc hildebrandi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019:e.T169366A1274187. Fecha de consulta 12/03/2026 en: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T169366A1274187.en>

- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental—Especies nativas de México de flora y fauna silvestres—Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio—Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre, segunda sección:1–77.
- Soria-Barreto M, González-Díaz AA, Rodiles-Hernández R y Ornelas-García CP. 2023. Estimating the population size and habitat quality of the Endangered fish *Tlaloc hildebrandi* in Mexico. *Endangered Species Research* 50:17-30.
- Velázquez-Velázquez E y Domínguez-Cisneros SE. 2025. *Tlaloc hildebrandi* (Miller, 1950) (Profundulidae). *Cybium* 49(1):101-102.

Casanova-Hernández D, Calixto-Rojas M, Zamora-Briseño JA, Pinacho-Pinacho CD. 2026. Peces de las montañas en México: escamudos de Mesoamérica (*Profundulus* spp. y *Tlaloc* spp.) *Bioagrociencias* 19 (1): 108-117.
DOI: <http://doi.org/10.56369/BAC.6868>

