

Taxonomía y sistemática

Los mamíferos no voladores de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México

Non-flying mammals of Los Tuxtlas region, Veracruz, Mexico

Alvar González-Christen ^{a,*} y Rosamond Coates ^b

^a Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana, Av. Luis Castelazo s/n, Industrial Las Ánimas, 91190 Xalapa, Veracruz, México

^b Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Km. 32 Carretera Catemaco-Montepío, 95701 Municipio San Andrés Tuxtla, Veracruz, México

*Autor para correspondencia: agonzalez@uv.mx (A. González-Christen)

Recibido: 2 enero 2018; aceptado: 29 octubre 2018

Resumen

Se presenta una lista actualizada de los mamíferos nativos no voladores de Los Tuxtlas, región ambientalmente compleja y notable por su biodiversidad. Las selvas de Los Tuxtlas han perdido gran parte de su vegetación original y enfrentan presiones negativas que afectan a las especies y sus comunidades, modificando los patrones de diversidad alfa, beta y gamma. Para los programas de conservación y manejo ambiental, entre otros estudios, es básica la información taxonómica y de distribución actualizada, por lo que presentamos este listado basado en la revisión de ejemplares depositados en las colecciones científicas del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y del Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana, y ampliado con la revisión documental en bases de datos online nacionales e internacionales. De esta manera, se confirma la presencia de 52 especies de mamíferos no voladores y se descartan 9 especies reportadas en diferentes fuentes bibliográficas, pero aún no confirmadas en esta región.

Palabras clave: Biodiversidad; Conservación; Diversidad alfa; Reserva de la Biosfera

Abstract

Here we present an updated species list of native non-flying mammals in Los Tuxtlas region, Veracruz, a complex and environmentally relevant region for its biodiversity which has lost most of its original forest and is now under negative pressures which affect its natural communities and species, and thus modify the alfa, beta and gamma diversity patterns. Updated distribution and taxonomic information are basic for programs concerning environmental management and conservation among other studies. The list we present is based upon the revision of specimens deposited in scientific collections of Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, and Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana, in national and international online databases. In this manner,

we confirm therefore the presence of 52 species of non-flying mammals and discard 9 species still not confirmed yet in this region, but mentioned in various previous bibliographic sources.

Keywords: Biodiversity; Conservation; Alfa diversity; Biosphere Reserve

Introducción

En la región de Los Tuxtlas, ubicada en el estado de Veracruz al este de México, se ha desarrollado una rica y compleja biodiversidad, donde confluyen elementos de origen neártico, neotropical y de la zona de transición mexicana (García-Orduña, 1995; Leal-Rojas, 2005; Miguez-Gutiérrez et al., 2013; Morrone, 2010). Este espacio natural ha llamado la atención de numerosos científicos que han resaltado su importancia biológica, razón por lo que desde 1998, la región fue declarada como Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (en adelante RBLT) y se le considera un Área Prioritaria para la Conservación en Veracruz (Conabio, 2013; Semarnap, 1998).

Se ha documentado la presencia humana en la región desde 2000 a.C. (Laborde, 2004), a partir de ese momento sus recursos naturales han sido objeto de explotación debido a que sus pobladores seguramente practicaban la caza, la recolección y posteriormente la agricultura (Guevara y Laborde, 2012; Naranjo y Dirzo, 2009; Naranjo et al., 2010), actividades que continuaron hasta nuestros días y han provocado severos cambios negativos en el entorno natural, depauperando gradualmente al ambiente (Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Flores et al., 2014). Este proceso se aceleró en las últimas 4 décadas del siglo XX, convirtiendo literalmente en cenizas y pastizales a las selvas y bosques originarios, por lo que actualmente la vegetación original de la RBLT se reduce a fragmentos de vegetación, saqueados y defaunados (Dirzo y García, 1992; Dirzo et al., 1997; Estrada et al., 1994; Galindo-González, 2007; González-Christen, 2010; Guevara et al., 2004; Mendoza et al., 2005; Paré y Lazos, 2008; Ramírez-Ramírez, 2011). La destrucción y fragmentación del hábitat son uno de los factores de mayor importancia para la desaparición de los mamíferos en un área determinada (Martínez-Meyer et al., 2014); afortunadamente, en la RBLT aún se observan remanentes de vegetación en buen estado de conservación y de tamaño adecuado para algunas especies, principalmente en las zonas núcleo, así como otros fragmentos de tamaño variable en proceso de recuperación. Estos espacios permiten la sobrevivencia de algunos mamíferos en la región. Sin embargo, dentro del polígono de la RBLT se incluyen asentamientos humanos y obras de infraestructura de diversos tamaños, generalmente pequeños, pero que son una fuente de presión constante; además en la periferia de la RBLT existen 6 ciudades con poblaciones desde 15,000 a más de 200,000 habitantes (Barcelata, 2011; INEGI, 2015),

algunas orientadas al sector petroquímico industrial. En la RBLT los gobiernos han emprendido acciones legales de protección y existe un creciente interés regional por conocer, entender y proteger la biodiversidad de la región, a pesar de ello aún se presentan zonas críticas para la conservación.

Los Tuxtlas es una de las regiones biológicamente mejor estudiadas en el estado de Veracruz, su diversidad de mamíferos ha sido objeto de numerosos estudios (Coates et al., 2017; Coates-Estrada y Estrada, 1986; Flores et al., 2014; González-Christen, 2008, 2010, 2011; González-Christen y Delfin-Alfonso 2016; Hall y Dalquest, 1963; Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997; Navarro-López, 1982; Ramírez-Lucho et al., 2017). El conocimiento de la diversidad de mamíferos presentes en RBLT es parcial, disperso y son numerosas las especies que se conocen solo por reportes de avistamientos, sin ejemplares o evidencia, depositados en colecciones científicas, ejemplares que permitan la verificación de la correcta identificación taxonómica del organismo.

En diferentes publicaciones para los Tuxtlas se han reportado hasta 139 especies de mamíferos, de las que 29 se consideran en algún estado de riesgo (Ceballos y Arroyo-Cabrales, 2012; Coates-Estrada y Estrada, 1986; Conanp, 2006; González-Christen, 2010; Leal-Rojas, 2005; Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997); sin embargo, existen discrepancias con esta información, que ha perdido vigencia y requiere de actualización y validación, por lo que se presenta esta lista actualizada de los mamíferos terrestres no voladores. En esta contribución se excluyen los Chiroptera de Los Tuxtlas pues recientemente, Coates et al. (2017) presentaron una lista actualizada de los murciélagos de la región producto de un trabajo similar. La investigación está basada en la revisión de material depositado en colecciones científicas y acompañada de una investigación documental, verificando cuáles son las especies reportadas en la literatura científica, cuáles especies cuentan con ejemplares depositados en alguna colección científica y descartando aquellas que se han considerado como mastofauna de los Tuxtlas, pero que no cuentan con ejemplares de referencia.

Materiales y métodos

Biogeográficamente, la RBLT es parte de la región Neotropical, subregión Caribeña y provincia del Golfo de México (Morrone, 2001); está insertada en el extremo sureste de la unidad orogénica Cordillera Neovolcánica.

Esta región se ubica entre las coordenadas geográficas 18°10'y 18°45'N, 94°42'y 95°27'O (fig. 1); comprende una extensión de 155,122 ha. En la RBLT se presentan más de 300 conos volcánicos, siendo las alturas máximas la del volcán San Martín Tuxtla, 1,720 m snm, sierra Santa Marta, 1,650 m snm y volcán San Martín Pajapan 1,145 m snm (González, 1991; Ramírez-Ramírez, 1999). De acuerdo con Laborde (2004), la RBLT cuenta con 3 zonas núcleo con la vegetación original relativamente conservada: 1) volcán San Martín Tuxtla con 9,805 ha, 2) Sierra Santa Marta con 18,031 ha y 3) volcán San Martín Pajapan con 1,883 ha.

El clima predominante de la RBLT es tropical cálido-húmedo, semi-cálido en las partes bajas de las sierras y templado-muy húmedo en las partes altas con temperatura media de 18 a 22 °C y máxima de 36 °C (Soto, 2004). La precipitación es de naturaleza estacional, con un promedio de 4,700 mm por año en su porción noroeste (Soto, 2004), lluvia de tipo orográfico provocada por vientos alisios provenientes del golfo de México y con una época relativamente seca entre marzo y mayo con alrededor de 100 mm / mes (Conanp, 2006). La vegetación comprende selva alta perennifolia, selva mediana subcaducifolia, bosque caducifolio de encino, bosque de pino, bosque mesófilo de montaña, selva baja perennifolia inundada, sabana, selva baja inundable, manglar, humedales (popal y tular) y dunas costeras (Arriaga et al., 2000; Castillo-Campos y Laborde, 2004; León-Estrada, 2016).

Se elaboró un listado general de los mamíferos de la RBLT a partir de la búsqueda y revisión bibliográfica (Arriaga, 2000; Ceballos y Arroyo-Cabrales, 2012; Coates-Estrada y Estrada, 1986; Conanp, 2006; Estrada et al., 1994; González-Christen, 2008, 2010, 2011; Hall y Dalquest, 1963; Leal-Rojas, 2005; Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997; Navarro-López, 1982), y se depuró siguiendo el criterio para la inclusión de especies que contaran con al menos 1 ejemplar o evidencia proveniente de la región de Los Tuxtlas, depositada en alguna colección científica institucional. En la tabla 1 se señalan las coordenadas de los principales sitios de recolecta de la RBLT. Se utilizó como punto de partida el material depositado en los acervos: Colección de Mamíferos del Instituto de Investigaciones Biológicas (IIB-UV) de la Universidad Veracruzana (UV) y en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA) y Colección Nacional de Mamíferos-Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (CNMA-TUX) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Más adelante, se utilizó la información documental proveniente de la revisión de las bases de datos electrónicas de la Unidad de Informática para la Biodiversidad (UNIBIO, 2017) y de Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2018). Asimismo, se consultó el Catálogo de los Mamíferos de México del Museo de Historia Natural de Londres (Arroyo-Cabrales y León-Paniagua, 2010). En el caso de la Global Biodiversity Information Facility, la búsqueda inició con

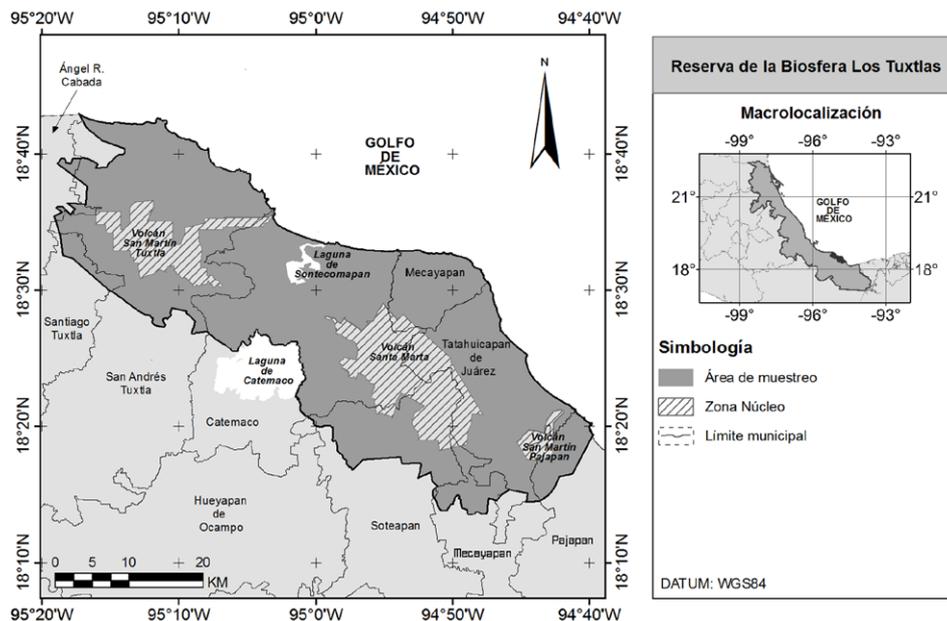


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio en el estado de Veracruz y municipios colindantes. Se muestran las localidades de recolecta de mamíferos en la RBLT, cada una aglutina diversos sitios de recolecta en un perímetro de hasta 5 km a la redonda. Los nombres de las localidades y sus coordenadas geográficas están disponibles en la tabla 1.

Tabla 1

Relación de las principales localidades de muestreo dentro la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Su ubicación física se indica dentro de la zona de muestreo en la figura 1. EBTLT= Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

| ID Sitio | Localidad | Municipio | Zona núcleo | Latitud | Longitud |
|----------|---------------------|-----------------------------|-------------|--------------|--------------|
| 1 | Montepío | San Andrés Tuxtla | 1 | 18°38'32.23" | 95°05'22.37" |
| 2 | Balzapote | San Andrés Tuxtla | 1 | 18°37'12.63" | 95°04'59.72" |
| 3 | Ruiz Cortines | San Andrés Tuxtla | 1 | 18°36'53.32" | 95°05'58.59" |
| 4 | Playa Escondida | Catemaco | 1 | 18°35'33.16" | 95°03'09.88" |
| 5 | EBTLT | San Andrés Tuxtla | 1 | 18°35'07.68" | 95°04'59.72" |
| 6 | Lázaro Cárdenas | San Andrés Tuxtla | 1 | 18°34'23.72" | 95°05'22.37" |
| 7 | Perla de San Martín | San Andrés Tuxtla | 1 | 18°34'21.86" | 95°07'15.25" |
| 8 | La Palma | Catemaco | 1 | 18°33'44.59" | 95°04'23.23" |
| 9 | Sontecomapan | Catemaco | 1 | 18°32'33.56" | 95°01'47.53" |
| 10 | Xogapan | Santiago Tuxtla límite RBLT | 1 | 18°31'59.39" | 95°14'07.58" |
| 11 | Ruiz Cortines | San Andrés Tuxtla | 1 | 18°31'24.08" | 95°08'40.15" |
| 12 | Dos Amates | Catemaco | 1 | 18°29'43.93" | 95°03'49.68" |
| 13 | Laguna Encantada | San Andrés Tuxtla | 1 | 18°27'45.44" | 95°11'17.70" |
| 14 | Pipiapan | Catemaco | 1 | 18°27'21.93" | 95°02'03.56" |
| 15 | La Jungla | Catemaco | 1 | 18°26'55.65" | 95°03'53.47" |
| 16 | Adolfo López Mateos | Catemaco | 2 | 18°26'37.3" | 94°58'12.5" |
| 17 | Playa Azul | Catemaco | 1 | 18°25'46.90" | 95°05'19.21" |
| 18 | Catemaco | Catemaco | 1 | 18°25'07.94" | 95°05'52.78" |
| 19 | 31.16 Tebanca | Catemaco | 1 | 18°23'46.0" | 95°00'39.50" |
| 20 | La Azufrera | Catemaco | 1 | 18°23'16.89" | 94°55'02.87" |
| 21 | Benito Juárez | Catemaco | 1 | 18°21'48.62" | 95°01'31.11" |
| 22 | Margaritas | Catemaco | 1 | 18°21'48.62" | 95°02'31.16" |
| 23 | Mirador Pilapa | Tatahuicapan de Juárez | 2 | 18°22'07.47" | 94°44'40.04" |
| 24 | Magallanes | Tatahuicapan de Juárez | 2 | 18°21'56.23" | 94°46'26.69" |
| 25 | Guadalupe Victoria | Tatahuicapan de Juárez | 2 | 18°21'57.28" | 94°48'09.71" |
| 26 | Volcán Santa Marta | Tatahuicapan de Juárez | 2 | 18°20'47.95" | 94°47'33.18" |
| 27 | La Valentina | Tatahuicapan de Juárez | 3 | 18°20'47.47" | 94°44'07.66" |
| 28 | Santa Martha | Soteapan | 2 | 18°20'26.20" | 94°53'25.07" |
| 29 | Santanón Rodríguez | Tatahuicapan de Juárez | 3 | 18°20'21.40" | 94°43'17.29" |
| 30 | Emiliano Zapata | Tatahuicapan de Juárez | 2 | 18°19'30.75" | 94°51'20.48" |
| 31 | Benigno Mendoza | Tatahuicapan de Juárez | 2 | 18°19'05.34" | 94°46'42.83" |
| 32 | Encino Amarillo | Mecayapan | 2 | 18°17'13.75" | 94°47'33.18" |
| 33 | Rancho Don Isaac | Pajapan | 3 | 18°16'53.9" | 94°42'52.9" |
| 34 | Reforma Agraria | Soteapan | 2 | 18°16'32.22" | 94°48'21.15" |
| 35 | San Fernando | Soteapan | 2 | 18°16'00.16" | 94°53'00.31" |
| 36 | Ocotál Chico | Soteapan | 2 | 18°15'35.33" | 94°51'22.52" |
| 37 | Arroyo Cristal | Mecayapan | 2 | 18°13'41.90" | 94°50'37.75" |

la descarga de la información de Veracruz delimitada en el polígono (-94.633483 18.226742, -94.968566 18.049255, -95.256958 18.156291, -95.289916 18.531700, -95.130615 18.656654, -95.026245 18.547324, -94.866943 18.531700, -94.751586 18.432713, -94.795532 18.510865, -94.608764 18.271086, -94.633483 18.226742), después, se aplicaron diferentes filtros de búsqueda y finalmente se verificó que las coordenadas de la localidad de recolecta estuvieran dentro de los límites de la RBLT. Solo se tomaron en cuenta las especies que contaban con ejemplares preservados o fotografías y la localidad con coordenadas geográficas. Se utilizó también el buscador VertNet (vertnet.org) mediante una serie de palabras clave (localidad, municipio o a nivel especie, entre otros) para corroborar alguna especie.

No se buscó otra información, como por ejemplo, esfuerzo de muestreo o número de ejemplares recolectados, pues no se conoce la forma en la que se recolectó a las especies reportadas en esas bases, o si son producto de proyectos de investigación, sus objetivos, metas, ni las diversas técnicas específicas para cada uno. Solo se consideraron aquellos ejemplares de especies nativas referidos dentro de la RBLT y en el caso de las colecciones nacionales en el período de 1967 hasta 2017.

En la figura 1 y tabla 1 se señalan y enlistan los 37 centros de recolecta detectados; cada centro puede contener diversas localidades de recolecta en un diámetro de 5 km a la redonda. Para asignar la categoría o estatus de protección de cada especie, se utilizó la NOM-059-Semarnat-2010 (Semarnat, 2010). También se señala que especies están protegidas por la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres, en los apéndices I = Especies en peligro de extinción, II = Especies cuyo comercio debe

controlarse, III = Especies protegidas al menos en un país. Asimismo, se marcan las especies protegidas en Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2015). La distribución conocida de la especie está basada en la IUCN Red List of Threatened Species, versión 2017-2, y se consideran 6 patrones posibles: AM = distribución desde América del Norte hasta América del Sur; MA = distribución desde el norte de México hasta Colombia y Panamá; MX = endémica de México; NA = distribución desde México hasta Norteamérica; NA/MA = distribución desde América del Norte hasta Colombia y Panamá; SA = distribución desde México hasta América del Sur. En este trabajo seguimos la nomenclatura taxonómica y clasificación propuestas por Ramírez-Pulido et al. (2014) y de acuerdo con Guevara et al. (2007); Burgin et al. (2018) y MDB (2018) se actualizaron: orden Eulipotyphla, descartando el uso de Insectivora; *Cryptotis parva* por *Cryptotis parvus*; *Handleyomys rostratus* por *Oryzomys rostratus* y *Pecari tajacu*, por *Dicotyles crassus*.

Resultados

Se confirma la presencia de 52 especies de mamíferos terrestres no voladores en la región de RBLT, agrupados taxonómicamente en 9 órdenes, 20 familias y 44 géneros (tabla 2); 51 especies cuentan con ejemplares voucher y 1 (*Urocyon cinereoargenteus*) se conoce solo por fotografía y avistamiento por uno de los autores. Son 51 las especies depositadas entre las colecciones de la UNAM y la UV, la especie restante (*Puma concolor*) cuenta con 1 ejemplar depositado en una colección del extranjero.

Tabla 2

Nomenclatura y clasificación de los mamíferos terrestres no voladores de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. UV = Colección Universidad Veracruzana. UNAM = Colecciones Universidad Nacional Autónoma de México. WWW = bases documentales electrónicas. NOM = norma 059, Pr = sujeta a protección especial, P = en peligro de extinción, A = amenazada. CIT = CITES, apéndices I, II y III. RED = Lista Roja de especies amenazadas: Cr = críticamente amenazada, DD = datos insuficientes, E = en peligro, LC = preocupación menor, NT = casi amenazado, V = vulnerable. DIST = Distribución: AM = América del Norte hasta América del Sur; MA = norte de México hasta Colombia; MX = endémica de México, * = endémica de la RBLT; NA = México hasta Norteamérica; NA/MA = América del Norte hasta Colombia y Panamá; SA = México hasta América del Sur.

| Mamíferos de Veracruz | UV | UNAM | WWW | NOM | CIT | RED | DIST |
|---|----|------|-----|-----|-----|-----|------|
| Orden Didelphimorphia | | | | | | | |
| Familia Didelphidae | | | | | | | |
| Subfamilia Caluromyinae | | | | | | | |
| <i>Caluromys derbianus</i> (Waterhouse, 1841) | 1 | 1 | 1 | A | | LC | SA |
| <i>Caluromys derbianus aztecus</i> (Thomas, 1913) | | | | | | | |
| Subfamilia Didelphinae | | | | | | | |
| <i>Didelphis marsupialis</i> Linnaeus, 1758 | 1 | 1 | 1 | | | LC | SA |

Tabla 2
 Continuación

| Mamíferos de Veracruz | UV | UNAM | WWW | NOM | CIT | RED | DIST |
|--|----|------|-----|-----|-----|-----|------|
| <i>Didelphis marsupialis cauae</i> J.A. Allen, 1900 | | | | | | | |
| <i>Didelphis virginiana</i> Kerr, 1792 | 1 | 1 | 1 | | | LC | NA |
| <i>Didelphis virginiana californica</i> Bennet, 1833 | | | | | | | |
| <i>Philander opossum</i> (Linnaeus, 1758) | 1 | 1 | 1 | | | LC | SA |
| <i>Philander opossum fuscogriseus</i> (J.A. Allen, 1900) | | | | | | | |
| <i>Marmosa mexicana</i> Merriam, 1897 | 1 | 1 | 1 | | | LC | MA |
| <i>Marmosa mexicana mexicana</i> Merriam, 1897 | | | | | | | |
| <i>Tlacuatzin canescens</i> (J.A. Allen, 1893) | | 1 | | | | LC | MX |
| Orden Cingulata | | | | | | | |
| Familia Dasypodidae | | | | | | | |
| Subfamilia Dasypodinae | | | | | | | |
| <i>Dasypus novemcinctus</i> Linnaeus, 1758 | 1 | 1 | 1 | | | LC | AM |
| <i>Dasypus novemcinctus mexicanus</i> Peters, 1864 | | | | | | | |
| Orden Pilosa | | | | | | | |
| Familia Myrmecophagidae | | | | | | | |
| <i>Tamandua mexicana</i> (de Saussure, 1860) | 1 | 1 | 1 | P | III | LC | SA |
| <i>Tamandua mexicana mexicana</i> Saussure, 1860 | | | | | | | |
| Orden Eulypotyphla | | | | | | | |
| Familia Soricidae | | | | | | | |
| Subfamilia Soricinae | | | | | | | |
| <i>Cryptotis nelsoni</i> (Merriam, 1895) | | 1 | 1 | PR | | CR | MX* |
| <i>Cryptotis parva</i> (Say, 1823) | | 1 | 1 | | | LC | NA |
| <i>Cryptotis parva pueblensis</i> Jackson, 1933 | | | | | | | |
| Orden Primates | | | | | | | |
| Familia Atelidae | | | | | | | |
| Subfamilia Atelinae | | | | | | | |
| <i>Ateles geoffroyi</i> Kuhl, 1820 | 1 | 1 | 1 | P | II | EN | MA |
| <i>Ateles geoffroyi vellerosus</i> Gray, 1866 | | | | | | | |
| Subfamilia Alouattinae | | | | | | | |
| <i>Alouatta palliata</i> (Gray, 1849) | 1 | 1 | 1 | P | I | LC | SA |
| <i>Alouatta palliata mexicana</i> Merriam, 1902 | | | | | | | |
| Orden Lagomorpha | | | | | | | |
| Familia Leporidae | | | | | | | |
| <i>Sylvilagus brasiliensis</i> (Linnaeus, 1758) | 1 | 1 | 1 | | | LC | SA |

Tabla 2
 Continuación

| Mamíferos de Veracruz | UV | UNAM | WWW | NOM | CIT | RED | DIST |
|--|----|------|-----|-----|-----|-----|------|
| <i>Sylvilagus brasiliensis truei</i> (J. A. Allen, 1890) | | | | | | | |
| <i>Sylvilagus floridanus</i> (J. A. Allen, 1890) | 1 | 1 | 1 | | | LC | AM |
| <i>Sylvilagus floridanus russatus</i> (J. A. Allen, 1904) | | | | | | | |
| Orden Rodentia | | | | | | | |
| Familia Sciuridae | | | | | | | |
| Subfamilia Sciurinae | | | | | | | |
| <i>Sciurus aureogaster</i> F. Cuvier, 1829 | 1 | 1 | 1 | | | LC | MA |
| <i>Sciurus aureogaster aureogaster</i> Cuvier, 1829 | | | | | | | |
| <i>Sciurus deppei</i> Peters, 1863 | 1 | 1 | 1 | | III | LC | MA |
| <i>Sciurus deppei deppei</i> Peters, 1863 | | | | | | | |
| Familia Geomyidae | | | | | | | |
| Subfamilia Geomyinae | | | | | | | |
| <i>Orthogeomys hispidus</i> (Le Conte, 1852) | 1 | 1 | 1 | | | LC | MA |
| <i>Orthogeomys hispidus isthmicus</i> (Nelson y Goldman, 1929) | | | | | | | |
| Familia Heteromyidae | | | | | | | |
| Subfamilia Heteromyinae | | | | | | | |
| <i>Heteromys pictus</i> Thomas, 1893 | 1 | 1 | 1 | | | LC | MA |
| <i>Heteromys pictus pictus</i> (Thomas, 1893) | | | | | | | |
| <i>Heteromys temporalis</i> Goldman, 1911 | 1 | 1 | 1 | | | LC | MX |
| Familia Erethizontidae | | | | | | | |
| Subfamilia Erethizontinae | | | | | | | |
| <i>Coendou mexicanus</i> Kerr, 1792 | 1 | 1 | 1 | A | III | LC | MA |
| <i>Coendou mexicanus mexicanus</i> (Kerr, 1792) | | | | | | | |
| Familia Agoutidae | | | | | | | |
| Subfamilia Dasyproctinae | | | | | | | |
| <i>Dasyprocta mexicana</i> Saussure, 1860 | 1 | 1 | 1 | | | CR | MX |
| Familia Cuniculidae | | | | | | | |
| <i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766) | 1 | 1 | 1 | | III | LC | SA |
| <i>Cuniculus paca nelsoni</i> (Goldman, 1913) | | | | | | | |
| Familia Cricetidae | | | | | | | |
| Subfamilia Neotominae | | | | | | | |
| <i>Peromyscus leucopus</i> (Rafinesque, 1818) | 1 | 1 | | | | LC | NA |
| <i>Peromyscus leucopus incensus</i> Goldman, 1942 | | | | | | | |
| <i>Peromyscus mexicanus</i> (de Saussure, 1860) | 1 | 1 | 1 | | | LC | MA |
| <i>Peromyscus mexicanus mexicanus</i> (de Saussure, 1860) | | | | | | | |
| <i>Reithrodontomys fulvescens</i> J.A. Allen, 1894 | 1 | 1 | 1 | | | LC | NA |
| <i>Reithrodontomys fulvescens tropicalis</i> Davis, 1944 | | | | | | | |
| <i>Oligoryzomys fulvescens</i> (de Saussure, 1860) | 1 | 1 | 1 | | | LC | SA |

Tabla 2
 Continuación

| Mamíferos de Veracruz | UV | UNAM | WWW | NOM | CIT | RED | DIST |
|---|----|------|-----|-----|-----|-----|-------|
| <i>Oligoryzomys fulvescens fulvescens</i> (de Saussure, 1860) | | | | | | | |
| <i>Oryzomys alfaroi</i> (J.A. Allen, 1891) | 1 | 1 | 1 | | | LC | SA |
| <i>Oryzomys alfaroi palatinus</i> Merriam, 1901 | | | | | | | |
| <i>Oryzomys couesi</i> (Alston, 1877) | 1 | 1 | 1 | | | LC | AM |
| <i>Oryzomys couesi couesi</i> (Alston, 1877) | | | | | | | |
| <i>Handleyomys rostratus</i> Merriam, 1901 | 1 | 1 | 1 | | | LC | MA |
| <i>Handleyomys rostratus rostratus</i> Merriam, 1901 | | | | | | | |
| <i>Sigmodon toltecus</i> (de Saussure, 1860) | 1 | 1 | 1 | | | LC | MA |
| Subfamilia Tylomyinae | | | | | | | |
| <i>Nyctomys sumichrasti</i> (de Saussure, 1860) | 1 | 1 | | | | LC | MA |
| <i>Nyctomys sumichrasti sumichrasti</i> (de Saussure, 1860) | | | | | | | |
| <i>Tylomys nudicaudus</i> (Peters, 1866) | 1 | 1 | 1 | | | LC | MA |
| <i>Tylomys nudicaudus gymnurus</i> Villa-Ramírez, 1941 | | | | | | | |
| Orden Carnivora | | | | | | | |
| Familia Felidae | | | | | | | |
| Subfamilia Felinae | | | | | | | |
| <i>Herpailurus yagouaroundi</i> (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803) | | 1 | 1 | A | I | LC | SA |
| <i>Herpailurus yagouaroundi fossata</i> (Mearns, 1901) | | | | | | | |
| <i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758) | 1 | 1 | 1 | P | I | LC | AM |
| <i>Leopardus pardalis pardalis</i> (Linnaeus, 1758) | | | | | | | |
| <i>Leopardus wiedii</i> (Schinz, 1821) | 1 | 1 | 1 | P | | NT | AM |
| <i>Leopardus wiedii oaxacensis</i> (Nelson y Goldman, 1931) | | | | | | | |
| <i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771) | | | 1 | | | LC | AM |
| <i>Puma concolor cougar</i> (Kerr, 1792) | | | | | | | |
| Subfamilia Pantherinae | | | | | | | |
| <i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758) | 1 | | 1 | P | I | NT | AM |
| <i>Panthera onca veraeacruis</i> (Nelson y Goldman, 1933) | | | | | | | |
| Familia Canidae | | | | | | | |
| Subfamilia Caninae | | | | | | | |
| <i>Canis latrans</i> Say, 1823 | 1 | 1 | | | | LC | NA/MA |
| <i>Canis latrans cagottis</i> (Hamilton-Smith, 1839) | | | | | | | |
| <i>Urocyon cinereoargenteus</i> (Schreber, 1775) | | 1 | | | | LC | AM |
| <i>Urocyon cinereoargenteus orinomus</i> Goldman, 1938 | | | | | | | |
| Familia Mephitidae | | | | | | | |
| <i>Conepatus semistriatus</i> (Boddaert, 1784) | | 1 | 1 | PR | | LC | SA |
| <i>Conepatus semistriatus amazonicus</i> (Lichtenstein, 1838)) | | | | | | | |
| Familia Mustelidae | | | | | | | |
| Subfamilia Lutrinae | | | | | | | |
| <i>Lontra longicaudis</i> (Olfers, 1818) | 1 | 1 | | A | I | NT | AM |

Tabla 2
 Continuación

| Mamíferos de Veracruz | UV | UNAM | WWW | NOM | CIT | RED | DIST |
|--|----|------|-----|-----|-----|-----|------|
| <i>Lontra longicaudis annectens</i> (Major, 1897) | | | | | | | |
| Subfamilia Mustelinae | | | | | | | |
| <i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758) | | 1 | 1 | P | III | LC | SA |
| <i>Eira barbara senex</i> (Thomas, 1900) | | | | | | | |
| <i>Galictis vittata</i> (Schreber, 1776) | 1 | 1 | | A | III | LC | SA |
| <i>Galictis vittata canaster</i> Nelson, 1901 | | | | | | | |
| <i>Mustela frenata</i> Lichtenstein, 1831 | | 1 | 1 | | | LC | AM |
| <i>Mustela frenata perda</i> (Merriam, 1902) | | | | | | | |
| Familia Procyonidae | | | | | | | |
| Subfamilia Bassariscinae | | | | | | | |
| <i>Bassariscus sumichrasti</i> (de Saussure, 1860) | 1 | | 1 | PR | III | LC | MA |
| <i>Bassariscus sumichrasti sumichrasti</i> (de Saussure, 1860) | | | | | | | |
| <i>Potos flavus</i> (Schreber, 1774) | 1 | 1 | 1 | PR | | LC | SA |
| <i>Potos flavus nocturnus</i> (Wied_Neuwied, 1826) | | | | | | | |
| Subfamilia Procyoninae | | | | | | | |
| <i>Nasua narica</i> (Linnaeus, 1766) | 1 | 1 | 1 | | III | LC | AM |
| <i>Nasua narica narica</i> (Linnaeus, 1766) | | | | | | | |
| <i>Procyon lotor</i> (Linnaeus, 1758) | 1 | 1 | 1 | | | LC | AM |
| <i>Procyon lotor hernandezii</i> Wagler, 1831 | | | | | | | |
| Orden Cetartiodactyla | | | | | | | |
| Familia Tayassuidae | | | | | | | |
| Subfamilia Tayassuinae | | | | | | | |
| <i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795) | 1 | | | P | II | VU | SA |
| <i>Tayassu pecari ringens</i> Merriam, 1901 | | | | | | | |
| <i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758) | 1 | 1 | | | II | LC | AM |
| <i>Pecari tajacu crassus</i> (Merriam, 1901) | | | | | | | |
| Familia Cervidae | | | | | | | |
| Subfamilia Odocoileinae | | | | | | | |
| <i>Mazama temama</i> (Kerr, 1792) | 1 | 1 | 1 | | | DD | MA |
| <i>Mazama temama temama</i> (Kerr, 1792) | | | | | | | |
| <i>Odocoileus virginianus</i> (Zimmermann, 1780) | 1 | 1 | 1 | | III | LC | AM |
| <i>Odocoileus virginianus thomasi</i> Merriam, 1898 | | | | | | | |
| Total | 43 | 47 | 43 | | | | |

Puesto que la presencia regional no cuenta con evidencia científica de respaldo, se excluyeron de este listado 9 especies: 1 Didelphimorphia, *Chironectes minimus*; 1 Pilosa, *Cyclopes didactylus*; 1 Eulipotyphla,

Cryptotis mexicanus; 3 Rodentia, *Glaucomys volans*, *Baiomys musculus* y *Reithrodontomys mexicanus*; 2 Carnívora, *Mephitis macroura* y *Conepatus leuconotus*, y 1 Perissodactyla *Tapirella bairdii* (tabla 3).

Tabla 3

Especies que se han reportado para la RBLT, pero que no cuentan con ejemplares de respaldo. Fuente: 1) Coates-Estrada y Estrada, 1986, 2) Estrada et al., 1994; 3) Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997; 4) Arriaga et al., 2000; 5) Conanp, 2006; 6) González-Christen, 2011.

| Orden | Especie | Fuente |
|-----------------|--|-------------------|
| Didelphimorphia | <i>Chironectes minimus</i> (Zimmermann, 1780) | 3, 4, 5, |
| Pilosa | <i>Cyclopes didactylus</i> (Linnaeus, 1758) | 1, 2, 3, 4, 5, 6, |
| Eulypotyphla | <i>Cryptotis mexicanus</i> (Coues, 1877) | 1, 2, 3, 5 |
| Rodentia | <i>Glaucomys volans</i> (Linnaeus, 1758) | 3, 5 |
| Rodentia | <i>Baiomys musculus</i> (Merriam, 1892) | 6 |
| Rodentia | <i>Reithrodontomys mexicanus</i> (de Saussure, 1860) | 5, 6 |
| Carnivora | <i>Mephitis macroura</i> Lichtenstein, 1832 | 3, 5 |
| Carnivora | <i>Conepatus leuconotus</i> (Lichtenstein, 1832) | 5, 6 |
| Perissodactyla | <i>Tapirella bairdii</i> (Gill, 1865) | 1, 2, 3, 5 |

Los 3 órdenes con mayor número de especies en la RBLT son Rodentia (18 spp.), Carnivora (15 spp.) y Didelphimorphia (6 spp.). De las familias documentadas en la región, Cricetidae es la más diversa con 10 especies, seguida por Didelphidae (6 spp) y Felidae (5 spp). Ocho familias están representadas con 2 especies y otras 7 cuentan con tan solo 1 especie. Son 5 las especies monotípicas y 47 las politípicas (tabla 2).

Por su grado de amenaza (Semarnat, 2010), 17 de las especies de mamíferos reportadas se encuentran en una categoría de riesgo; 5 bajo la categoría de amenazada, 4 como categoría sujeta a protección especial y 8 en peligro de extinción (tabla 2). De acuerdo con las especies listadas por la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES), son 17 las especies de mamíferos presentes en los Tuxtlas que deben ser protegidas, 5 en el apéndice I, 3 en el apéndice II y 9 en el apéndice III (www.cites.org). Para la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), 2 especies de mamíferos de la RBLT: *Cryptotis nelsoni* y *Dasyprocta mexicana* se encuentran enlistadas en la categoría de críticamente en peligro de extinción, *Ateles geoffroyi* como en peligro de extinción, *Tayassu pecari* como vulnerable, 3 especies como casi amenazadas, 44 como preocupación menor y 1 con datos insuficientes (UICN, 2017).

Discusión

Se encontró una gran variación o discrepancia en cuanto al número y composición de especies de los mamíferos no voladores de la RBLT que han sido reportados en diversos estudios. Por ejemplo, Coates-Estrada y Estrada (1986) reportan 49 especies, Estrada

et al. (1994) reportan 39 especies, Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero (1997) reportan 54 especies, Estrada (2007) reporta 39 especies y González-Christen (2011) reporta 57 especies. De acuerdo con la búsqueda realizada en esta investigación, se detectó la ausencia de 9 especies que habían sido previamente reportadas en la literatura científica (tabla 3), pero de las que no se encontró evidencia en las colecciones científicas consultadas. *Chironectes minimus* no cuenta con evidencia científica que confirme su presencia en Veracruz. *Cyclopes didactylus* se ha reportado de las cercanías de la RBLT, pero no existen ejemplares que documenten su presencia en esta reserva. *Cryptotis mexicanus* no tiene distribución en la RBLT de acuerdo con Carraway (2007) y *C. nelsoni* fue considerada una subespecie de *C. mexicanus* (*C. m. nelsoni*) hasta 1999, por lo que *C. mexicanus* reportada para la RBLT, hace referencia a la especie *C. nelsoni* (Cervantes y Guevara, 2010). El área de distribución conocida de *Baiomys musculus*, *Glaucomys volans* y *Reithrodontomys mexicanus* las deja fuera de la RBLT. Los registros confirmados para *Mephitis macroura* y *Conepatus leuconotus*, se acercan a los límites de la RBLT en la base, pero quedan fuera de ella.

Se confirma la extirpación de *Tapirella* (si es que habitó la región) pues no se halló un solo registro en las colecciones consultadas, solamente se cuenta con los antiguos relatos de los pobladores locales que dicen conocer al tapir o marín, pero no ha sido posible encontrar prueba de su presencia en la RBLT. Es conveniente señalar que en algunos trabajos se incluye al manatí *Trichechus manatus* como componente de la fauna, sin embargo, se trata de un mamífero marino que no se incluyó en este análisis, pero del que existen reportes de presencia en algunos ríos de la región.

En la RBLT se confirma la presencia de 52 especies de mamíferos no voladores, lo que representa 49% de las especies de mamíferos de Veracruz (González-Christen y Delfín-Alfonso, 2016) y el 14.6% de las de México (Ramírez-Pulido et al., 2014). Por lo tanto, al agregar las 65 especies de quirópteros reportados por Coates et al. (2017) a la fecha, la mastofauna de la RBLT es de 117 especies de mamíferos terrestres.

En el sur-sureste mexicano se cuenta con varias reservas de la biosfera: RBLT, Calakmul, Complejo Sian Ka'an, El Triunfo y Montes Azules, reservas que han sido consideradas como las de mayor biodiversidad terrestre en el país y que guardan entre sí un grado de similitud mastofaunística superior al 60% (Espinoza-Medinilla et al., 1998).

La RBLT es la de distribución más norteña y la segunda más pequeña del conjunto analizado, al hacer un ejercicio simple de comparación de su riqueza mastofaunística, se observa que la RBLT alberga la mayor riqueza con 117 especies, 52 no voladores y 65 quirópteros; en segundo sitio se ubica El Triunfo con 112, 60 y 52 especies, respectivamente (Espinoza-Medinilla et al 1998), es la reserva de la biosfera con mayor riqueza de mamíferos no voladores; el tercer sitio lo ocupa el Complejo Sian Ka'an con 93, 51 y 42 especies (Sian Ka'an, 2014), seguida por Montes Azules con 112, 48 y 64 especies (REBIMA, 2000) y finalmente, Calakmul con 94, 48 y 46 especies (RBC, 2000). Es importante recalcar que esta comparación se refiere únicamente al número de las especies reportadas y que de ninguna manera refleja la indiscutible importancia de cada una de ellas.

A pesar de que en México el conocimiento de los mamíferos tiene una larga tradición (Ceballos y Oliva, 2005; Ceballos et al., 2014; Hall, 1981; Hall y Dalquest, 1963; Villa y Cervantes, 2003; Ramírez-Pulido et al., 2016) y sus listados son relativamente completos, aún existen vacíos de información en diversas localidades del país y de Veracruz. Particularmente, dentro de la RBLT, el volcán de San Martín Pajapan ha recibido poca atención de parte de los recolectores científicos, pues de 37 centros de recolecta reportados para la RBLT, únicamente 2 caen en el área de influencia de dicho volcán (fig. 1); Sánchez-Cordero y Ramos-Rivera (2017) solamente reportan una localidad en esta porción de la RBLT. Con relación al resguardo de los ejemplares, entre las colecciones de la UNAM y la colección de la UV, se tienen preservados ejemplares de 51 de las 52 especies de mamíferos no voladores presentes en la RBLT; solo una especie (*Puma concolor*) no cuenta con especímenes de la región en las colecciones nacionales consultadas.

Por su distribución, la mastofauna de Los Tuxtlas está constituida por una mezcla de especies neárticas y

neotropicales, con marcada predominancia de las especies neotropicales. Por su distribución actual, 4 especies son endémicas de México; de éstas, 1 solamente con distribución restringida a Los Tuxtlas; 14 especies tienen una distribución amplia en todo el continente; 19 especies se distribuyen hacia Norteamérica y 15 especies desde México hasta Sudamérica (tabla 2).

Para la mayoría de las especies presentes en la región, hacen falta investigaciones ecológicas, así como información sobre su estado de conservación y distribución local como ocurre en el resto del país (Servín, 2013). De la consulta a la NOM-059-SEMARNAT-2010 (Semarnat, 2010), encontramos que se presenta en la RBLT el 61% (17 de 28) de las especies de mamíferos terrestres no voladores de Veracruz consideradas en algún grado de amenaza; además, es evidente un descenso en las poblaciones de algunas especies como los géneros *Alouatta* y *Ateles*, que han sido estudiadas por más de 30 años (Escobedo-Morales y Mandujano, 2007; Jasso-del Toro et al., 2016; Tobón et al., 2012). El número y grado de especies amenazadas regionalmente puede ser superior, puesto que la mayoría de las especies de mamíferos de RBLT son roedores o quirópteros (1 de 18 y 11 de 65 especies protegidas, respectivamente), especies vulnerables, de las cuales poco se sabe sobre las tendencias poblacionales a nivel regional. Para la IUCN (2017), solo 4 especies de mamíferos de RBLT están consideradas en peligro y el 84% de las especies son consideradas de menor preocupación. Sin embargo, en el nivel local, la realidad de las especies es diferente y lo que se requiere son estudios adicionales como monitoreos de las poblaciones, para evaluar el estado real de conservación de las especies a nivel regional. Que para la IUCN, la situación de los mamíferos de la RBLT sea de poca importancia, se puede deber en parte a que 42 especies (81%) son de distribución amplia, ya sea hacia Norteamérica o hacia Sudamérica, lo que influye en la categorización de la especie.

Dado el rol fundamental de los mamíferos en el funcionamiento de los ecosistemas, por ejemplo, por su papel en la regeneración de la vegetación en paisajes fragmentados como ocurre en la RBLT (De la Peña-Domene et al., 2014), es importante realizar estudios de línea base y programas de monitoreo sobre el estado de conservación que guardan las especies y determinar los tamaños efectivos de las poblaciones de varios géneros (e.g., *Alouatta*, *Ateles*, *Lontra*, *Eira*, *Leopardus* o *Panthera*). Por otro lado, existen presiones a la sobrevivencia regional de especies que han sido y aún son objeto de captura por ser consideradas de importancia económica o potencialmente perjudiciales como los géneros: *Cuniculus*, *Dasyprocta*, *Dicotyles*, *Lontra*, *Mazama*, *Procyon*, entre los más capturados. Algunas especies, particularmente sensibles a

la perturbación, como el jabalí de labios blancos *Tayassu pecari* (Briceño-Méndez 2014; Naranjo et al., 2013, 2015) probablemente han desaparecido de la mastofauna de la RBLT. Otras especies, como el venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*), tienen tamaños poblacionales muy bajos y se encuentran aisladas en los diferentes fragmentos remanentes de la vegetación original.

Consideramos como escasas para esta región, especies como: *Cryptotis nelsoni*, *Nyctomys sumichrasti*, *Puma concolor*, *Tlacuatzin canescens*, por la baja representación de ejemplares en las colecciones estudiadas y que puede reflejar su distribución restringida al interior de la RBLT. También estas especies deben recibir atención especial para establecer programas de conservación a partir del monitoreo, que ayuden a determinar si la falta de representación en las capturas se debe a restricciones biogeográficas, demográficas, de conservación o de metodología específica para su registro. Se considera que en la región, las amenazas más importantes para los mamíferos son la pérdida y fragmentación del hábitat (Estrada y Coates-Estrada, 2002; Galindo-González, 2007), la destrucción de refugios (Arita, 1993) y la cacería (ParksWatch, 2006).

Por siglos, la RBLT y su periferia han sido objeto de explotación humana, lo que le ha dejado profundas huellas que evidencian esta presencia (Estrada et al., 1997; Laborde, 2004; Paré y Lazos, 2008; ParksWatch, 2006; Rodríguez-Luna y Solórzano-García, 2008). Una de ellas, es la existencia de numerosas especies vegetales y animales introducidas en la región, destacando ganado bovino, equino, porcino, perros, gatos y roedores como la rata gris, la rata negra o el ratón doméstico.

Consideramos que es urgente la creación de programas de sensibilización dirigidos a la población local y que estén enfocados en destacar la importancia de la conservación de los mamíferos, de esta manera, muchas especies podrían asegurar su supervivencia en un escenario antropogénico.

En conclusión, se cumplió con el objetivo de contribuir al conocimiento de los mamíferos terrestres no voladores de la RBLT. Esta región se caracteriza por un conjunto de 117 especies documentadas por registros curatoriales en colecciones biológicas, entre las que destacan diversos taxones de valor por sus niveles de endemismo, de pertenecer a alguna categoría de riesgo de extinción y por el escaso conocimiento de su presencia. Su riqueza específica se equipara a la registrada para otras reservas de la biosfera mexicanas de mayor tamaño como: Calakmul, Complejo Sian Ka'an, El Triunfo y Montes Azules de la región Sureste de México. Este componente mastozoológico de la biodiversidad es de afinidad neotropical y se encuentra expuesto a condiciones desfavorables para su conservación biológica.

Agradecimientos

Al Instituto de Biología, UNAM y al Instituto de Investigaciones Biológicas, UV, por el apoyo brindado para llevar a cabo los estudios durante muchos años. Igualmente, a los numerosos colegas, alumnos y personal administrativo de las 2 instituciones quienes nos ayudaron invaluablemente en el trabajo de campo. Agradecemos a Edgar Ahmed Bello-Sánchez por la elaboración del mapa. A Fernando A. Cervantes, así como a los pares revisores anónimos por sus comentarios, observaciones y recomendaciones que indudablemente ayudaron a mejorar este trabajo. Los especímenes fueron recolectados bajo los permisos FAUT-065 y SGPA/DGVS/03020/08 de la DGVS/SEMARNAT.

Referencias

- Arita, H. T. (1993). Conservation biology of the cave bats of México. *Journal of Mammalogy*, 74, 693–517.
- Arriaga, L., Espinoza, J. M., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L. y Loa, E. (2000). *Sierra de Los Tuxtlas-Laguna del Ostión RTP 131*. Regiones terrestres prioritarias de México. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/rtp_131.pdf
- Arroyo-Cabral, J. y León-Paniagua, L. (2010). *Catálogo de los mamíferos de México en resguardo de The Natural History Museum (London), Inglaterra*. México D.F.: Instituto Nacional de Antropología e Historia/ Universidad Nacional Autónoma de México. Informe final SNIB-Conabio, proyecto Núm. DE020.
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F. y Benítez-Malvido, J. (2009). Conservation value of small patches to plant species diversity in highly fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 23, 729–739.
- Barcelata, C. H. (2011). Coatzacoalcos, economía local y problemática social. Colección: Los municipios del estado de Veracruz, Volumen IV. Eumed. Net Universidad de Málaga. Recuperado el 1 de marzo de 2019, de: <http://www.eumed.net/libros-gratis/2011f/1145/index.htm>
- Briceño-Méndez M., Reyna-Hurtado, R., Calmé, S. y García-Gil, G. (2014). Preferencias de hábitat y abundancia relativa de *Tayassu pecari* en un área con cacería en la región de Calakmul, Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 242–250.
- Burgin, C., Colella, J., Kahn, P. y Upham, N. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*, 99, 1–14.
- Carraway, L. N. (2007). Shrews (Eulypotyphla: Soricidae) Of Mexico. *Monographs of the Western North American Naturalist*, 3, 1–91.
- Castillo-Campos, G. y Laborde, J. (2004). La vegetación. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas:*

- el paisaje de la sierra* (pp. 232–265). Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología, A.C./ Unión Europea.
- Ceballos, G. y Arroyo-Cabrales, J. (2012). Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología, Nueva Época*, 2, 27–80.
- Ceballos, G., Arroyo-Cabrales, J., Medellín, R., Medrano-González, L. y Oliva, G. (2014). Diversity and conservation. En G. Ceballos (Ed.), *Mammals of Mexico* (pp. 1–44). Baltimore, Maryland: John Hopkins University Press.
- Ceballos, G. y Oliva, G. (2005). *Los mamíferos silvestres de México*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica.
- Cervantes, F. A. y Guevara, L. (2010). Rediscovery of the critically endangered Nelson's small-eared shrew (*Cryptotis nelsoni*), endemic to Volcán San Martín, Eastern México. *Mammalian Biology*, 75, 451–454.
- Coates, R., Ramírez-Lucho, I. y González-Christen, A. (2017). Una lista actualizada de los murciélagos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 349–357.
- Coates-Estrada, R. y Estrada, A. (1986). *Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas"*. México D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) (2013). *Estrategia para la conservación y uso sustentable de la biodiversidad del Estado de Veracruz*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F.: Editorial impresora Apolo.
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) (2006). *Programa de conservación y manejo. Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, México*. México D.F.: Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Dirección General de Manejo para la Conservación y la Dirección Regional Centro y Golfo, Conanp.
- De la Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Palmas-Pérez, S., Rivas-Alonso, E. y Howe, H. F. (2014). Roles of birds and bats in early Tropical-Forest restoration. *Plos One*, 9, e104656.
- Dirzo, R. y García, M. C. (1992). Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeastern Mexico. *Conservation Biology*, 6, 84–90.
- Dirzo, R., González-Soriano, E. y Vogt, R. C. (1997). Introducción general. En E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas* (pp. 3–6). México D.F.: UNAM/ Conabio.
- Escobedo-Morales, L. A. y Mandujano, S. (2007). Conservación del mono aullador en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz: un enfoque metapoblacional. En G. Halffter, S. Guevara y A. Melic (Eds.), *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica* (pp.131–140). SEA, Conabio, Conanp, Conacyt, INECOL, UNESCO-MaB & Ministerio Medio Ambiente-Gobierno de España. m3m - Monografías Tercer Milenio, Vol. 6, S.E.A., Zaragoza.
- Espinoza-Medinilla, E., Anzures, A. y Cruz-Aldan, E. (1998). Mamíferos de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas. *Revista Mexicana de Mastozoología, Nueva Época*, 3, 79–94.
- Estrada, A. (2007). Fragmentación de la selva y agrosistemas como reservorios de conservación de la fauna silvestre en Los Tuxtlas, México. En C. A. Harvey y J. Saenz (Eds.), *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados* (pp. 327–348). Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. (2002). Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat–island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*, 2, 237–245.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Merrit, D. Jr. (1994). Non-flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 17, 229–241.
- Estrada, A., Coates-Estrada, R. y Merrit, D. A. (1997). Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, México. *Biodiversity and Conservation*, 6, 19–43.
- Flores, J., Coates, R., Sánchez-Cordero, V. y Mendieta, V. (2014). Mamíferos terrestres de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas. <http://www.revista.unam.mx/vol.15/num4/art29/#>
- Galindo-González, J. (2007). Efectos de la fragmentación del paisaje sobre las poblaciones de mamíferos: el caso de los murciélagos de Los Tuxtlas, Veracruz. En G. Sánchez-Rojas y A. Rojas-Martínez (Eds.), *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos* (pp. 97–114). Pachuca: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- García-Orduña, O. F. (1995). Fragmentación del hábitat y demografía de primates en la región de "Los Tuxtlas", Veracruz. En E. Rodríguez-Luna, L. Cortés-Ortiz y J. Martínez (Eds.), *Estudios primatológicos en México* (pp. 61–80). Vol. II. Xalapa, Veracruz: Universidad Veracruzana. GBIF.org. Recuperada el 18 agosto 2018, de: <https://doi.org/10.15468/dl.5ry4vc>
- González, C. (1991). *Regionalización climática de la sierra de Santa Marta y el volcán San Martín Pajapan, Veracruz (Tesis de maestría)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- González-Christen, A. (2008). La diversidad alfa, beta y gamma de la mastofauna de la sierra de Santa Martha, Veracruz, México. En C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega (Eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México II. Publicaciones especiales, Vol. II* (pp. 103–123). México D.F.: Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C./ CIBNOR/ ECOSUR/ INP/ UAM/ UNICACH/ Universidad Veracruzana.
- González-Christen, A. (2010). *Los mamíferos de Veracruz*. México D.F.: Secretaría de Educación/ Universidad Veracruzana/ Consejo Veracruzano de Investigación Científica y Desarrollo Tecnológico.
- González-Christen, A. (2011). Mamíferos: distribución, endemismo y estado de conservación. En A. Cruz-Angón.

- (Coord.), *La biodiversidad en Veracruz: estudio de estado. Diversidad de especies, conocimiento actual* (pp. 579–592). México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Gobierno del Estado de Veracruz/ Universidad Veracruzana/ Instituto de Ecología, A.C.
- González-Christen, A. y Delfin-Alfonso, C. A. (2016). Los mamíferos terrestres de Veracruz, México y su protección. En M. Briones-Salas, Y. Hortelano-Moncada, G. Magaña-Cota, G. Sánchez-Rojas y J. E. Sosa-Escalante (Eds.), *Riqueza y conservación de los mamíferos en México a nivel estatal* (pp. 499–534). México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México/ Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C./ Universidad de Guanajuato.
- Guevara, L., Cervantes, F. A. y Sánchez-Cordero, V. (2007). Riqueza, distribución y conservación de los topos y las musarañas (Mammalia, Eulipotyphla) de México. *Therya*, 6, 43–68
- Guevara, S. S. y Laborde, J. (2012). The mesoamerican rain forest environmental history, livestock and landscape biodiversity at Los Tuxtlas, México. *Pastos*, 42, 219–248.
- Guevara S., S., Sánchez-Ríos, G. y Landgrave, R. (2004). La deforestación. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra* (pp. 89–108). Xalapa, Ver.: Instituto de Ecología, A.C./ Unión Europea.
- Hall, E. R. (1981). *The mammals of North America, 2nd Ed.*, Vols. I y II. New York: John Wiley and Sons.
- Hall, E. R. y Dalquest, W. W. (1963). The mammals of Veracruz. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History, Lawrence, Kansas*, 14, 165–362.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2015). Recuperado 12 de septiembre de 2017: <http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/ver/poblacion/>
- Jasso-del Toro, C., Márquez-Valdelamar, L. y Mondragón-Ceballos, R. (2016). Diversidad genética en grupos de monos aulladores de manto (*Alouatta palliata mexicana*) en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Veracruz, México). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, 1069–1079.
- Laborde, J. D. (2004). Los habitantes. En S. Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (Eds.), *Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra* (pp. 61–78). Xalapa, Ver.: Instituto de Ecología, A.C./ Unión Europea.
- Leal-Rojas, C. L. (2005). *Valoración económica del medio ambiente: caso de la Reserva de la Biosfera de los Tuxtlas (Tesis, Economía)*. Departamento de Economía, Escuela de Ciencias Sociales, Universidad de las Américas, Puebla, México.
- León-Estrada, X. A. (2016). *Paisaje cultural de Los Tuxtlas, una visión desde el oeste de la sierra (Tesis doctoral)*. Posgrado en Estudios Mesoamericanos, Facultad de Filosofía y Letras, Instituto de Investigaciones Filológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Martínez-Gallardo, R. y Sánchez-Cordero, V. (1997). Lista de los mamíferos terrestres. En E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.), *Historia natural de Los Tuxtlas* (pp. 625–628). México D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Martínez-Meyer, E., Sosa-Escalante, J. E. y Álvarez, F. (2014). El estudio de la biodiversidad en México: ¿una ruta con dirección? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 1–9.
- MDB (Mammal Diversity Database). (2018). American Society of Mammalogists. Recuperado el 14 de octubre de 2018 de: www.mammaldiversity.org
- Mendoza, E., Fay, J. y Dirzo, R. (2005). A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78, 451–467.
- Míguez-Gutiérrez, A., Castillo, J., Márquez, J. y Goyenechea, I. (2013). Biogeografía de la Zona de Transición Mexicana con base en un análisis de árboles reconciliados. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84, 215–224.
- Morrone, J. J. (2001). *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales & Tesis SEA, Vol. 3. Zaragoza, España.
- Morrone, J. J. (2010). Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: an evolutionary approach. *Ecography*, 33, 355–361.
- Naranjo, E. J., Amador-Alcalá, S. A., Falconi, F. A. y Reyna, R. A. (2013). Conocimiento integral del tapir (*Tapirus bairdii*) y el pecari de labios blancos (*Tayassu pecari*) en México. México D.F.: El Colegio de la Frontera Sur. Unidad San Cristóbal de las Casas. Informe final SNIB-Conabio proyecto Núm. HK014.
- Naranjo, E. J., Amador-Alcalá, S. A., Falconi-Briones, F. A. y Reyna-Hurtado, R. A. (2015). Distribución, abundancia y amenazas a las poblaciones de tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) y pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) en México. *Therya*, 6, 227–249.
- Naranjo, E. J. y Dirzo, R. (2009). Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. En J. Sarukhán, J. Carabias, P. Koleff y T. Urquiza-Haas (Eds.), *Capital natural de México: estado de conservación y tendencias de cambio, Vol. II*. (pp. 247–276). México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Naranjo, E. J., López-Acosta, J. C. y Dirzo, R. (2010). La cacería en México. *Biodiversitas*, 91, 6–10.
- Navarro-López, D. (1982). *Mamíferos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" Veracruz (Tesis)*. México D.F.: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Paré, L. y Lazos, E. (2008). Cuando el señor del monte esconde a los animales: transformación del paisaje en Los Tuxtlas. En L. Budar y S. Ladrón de Guevara (Eds.), *Arqueología, paisaje y cosmovisión en Los Tuxtlas* (pp. 35–47). Xalapa, Veracruz: Universidad Veracruzana.
- ParksWatch. (2006). México Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. https://www.parkswatch.org/parkprofiles/pdf/ltr_spa.pdf
- Ramírez-Lucho, I., Coates, R. y González-Christen, A. (2017). The understory composition of bats in a fragmented landscape

- in a lowland area of the Los Tuxtlas region of Veracruz, Mexico. *Therya*, 8, 99–107.
- Ramírez-Pulido, J., González-Ruiz, N., Amenyro, G., Castro-Campillo, A. y Salame-Méndez, A. (2016). Panorama del conocimiento de los mamíferos de México con énfasis a nivel estatal. En M. Briones-Salas, Y. Hortelano-Moncada, G. Magaña-Cota, G. Sánchez-Rojas y J. E. Sosa-Escalante (Eds.), *Riqueza y conservación de los mamíferos en México a nivel estatal* (pp. 39–62). México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México/Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. / Universidad de Guanajuato.
- Ramírez-Pulido, J., González-Ruiz, N., Gardner, L. A. y Arroyo-Cabral, J. (2014). List of recent land mammals of México. *Special Publications Museum of Texas Tech University*, 63, 1–69.
- Ramírez-Ramírez, F. (1999). *Flora y vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz (Tesis)*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Ramírez-Ramírez, F. (2011). *Actualización de la tasa de cambio de uso de suelo en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas*. Informe Final. Conanp-Dirección Regional Planicie Costera y Golfo de México/ Proyecto Sierra de Santa Marta, A.C.
- RBC (Reserva de la Biosfera Calakmul). (2000). *Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México*. México D.F.: Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca.
- REBIMA (Reserva de la Biosfera Montes Azules). (2000). *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, México*. México D.F.: Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Rodríguez-Luna, R. y Solórzano-García, B. (2008). Breve historia de la ocupación humana en Los Tuxtlas y su efecto en el paisaje natural. En L. Budar y S. Ladrón de Guevara (Eds.), *Arqueología, paisaje y cosmovisión en Los Tuxtlas* (pp. 11–22). Xalapa, Ver.: Universidad Veracruzana.
- Sánchez-Cordero, D. y Ramos-Rivera, P. (2017). Mamíferos del Estado de Veracruz. Versión 1.3. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. <https://doi.org/10.15468/98zxnj>
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca). (1998). *Decreto de Reserva de la Biosfera, la región de Los Tuxtlas*. Diario Oficial de la Federación, 23 de noviembre de 1998.
- Semarnat (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2010). NOM-059-Norma Oficial Mexicana, *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 de 2010.
- Servín, J. (2013). Perspectivas de estudio, conservación y manejo de los carnívoros en México. *Therya*, 4, 427–430.
- Sian ka'an. (2014). *Programa de Manejo Complejo Sian Ka'an: Reserva de la Biosfera Sian Ka'an, Área de Protección de Flora y Fauna Uaymil y Reserva de la Biosfera Arrecifes de Sian Ka'an*. México D.F.: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- Soto, M. (2004). El Clima. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos. (Eds.), *Los Tuxtlas, el paisaje de la sierra* (pp. 195–198). Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología, A.C./ Unión Europea.
- Tobón, W., Urquiza-Haas, T., Ramos-Fernández, G., Calixto-Pérez, E., Alarcón, J., Kolb, M. et al. (2012). *Prioridades para la conservación de los primates en México*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Asociación Mexicana de Primatología, A.C./ Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas.
- UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). (2015). IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2015.4. Recuperado el 25 mayo, 2015 de: <http://www.iucnredlist.org>
- UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza). (2017). IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-2. Recuperado el 3 y 31 de octubre de 2017, de: <http://www.iucnredlist.org>
- UNIBIO (Unidad de Informática para la Biodiversidad). (2017). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Recuperada el 11 de septiembre de 2017 de: <http://unibio.unam.mx/>
- Villa, B. y Cervantes, F. A. (2003). *Los mamíferos de México*. México D.F.: Grupo Editorial Iberoamericana, S.A. de C.V.