El futuro de las poblaciones de loina en Castilla-La Mancha

Fernando Alonso Gutiérrez

68 @RevForesta

Dr. Ingeniero de Montes Servicio Provincial de Medio Natural y Biodiversidad en Cuenca. Consejería de Desarrollo Sostenible. JCCM La loina del Júcar es uno de los endemismos ibéricos en mayor riesgo de extinción. Si bien la introducción y dispersión de la boga del Tajo por la cuenca del Júcar explica su desaparición de amplias áreas de su distribución original, habiéndose encontrado una marcada segregación entre ambas especies, otros factores como la regulación de caudales, la fragmentación, la introducción de otras especies exóticas invasoras y la destrucción de los hábitats fluviales, especialmente los lóticos, han contribuido a agravar la situación de la especie, que se encuentra en peligro crítico.

Se analiza su distribución actual y se identifican los principales problemas y puntos débiles en cuanto a información a los que se enfrenta su gestión en Castilla-La Mancha. Con todo ello se propone un conjunto concreto de actuaciones necesarias para frenar este declive.

para frenar este declive.

Palabras clave: loina, EEI, planes de recuperación, ictiofauna

Loina (Parachondrostoma arrigonis)

Telegraphic de la companya de

INTRODUCCIÓN

a loina, Parachondrostoma arrigonis (Steindächner, 1866), es un ciprínido reófilo de tamaño mediano y cuerpo alargado, endémico de la cuenca del Júcar. De aspecto similar a las más conocidas bogas, con las que comparte una boca ínfera provista de una lámina córnea en el labio inferior (una adaptación al consumo de algas litófilas), se diferencia de aquellas por tener escamas algo mayores y la citada lámina córnea curva, en lugar de recta.

La loina se incluía dentro del antiquo taxón Chondrostoma toxostoma (Vallot, 1836) que englobaba, entre otras, a todas las poblaciones peninsulares del género provistas de labio inferior arqueado. En su revisión del género Chondrostoma, Elvira (1987) definió tres subespecies endémicas de la Península: arrigonis, exclusiva de la cuenca del Júcar; miegii, del Ebro, Cenia y Llobregat, así como de todas las cuencas cantábricas orientales desde de la del Pas, y finalmente turiense, endémica del Turia y Mijares. Posteriormente el mismo autor las elevó a categoría específica para finalmente quedar incluidas en un nuevo género, Parachondrostoma, formado por las tres especies ibéricas, y por P. toxostoma, del sur y centroeste de Francia (Robalo et al., 2007). La especie que nos ocupa se separa de sus congéneres por presentar menor número de branquispinas en el primer arco branquial, aunque existe un pequeño solapamiento en este carácter. El nombre vernáculo elegido se emplea frecuentemente en Cuenca y Albacete, junto con variantes como "luina", "luinilla" o "luina de aleta colorá", para designar a cualquier ciprínido pequeño y plateado, lo que puede llevar a confusiones sobre su presencia, especialmente con la bermejuela, Achondrostoma arcasii (Steindächner,1866).

LA SITUACIÓN ACTUAL EN CASTILLA-LA MANCHA

as tres especies ibéricas de *Pa-rachondrostoma* coinciden únicamente en Castilla-La Mancha. Sus poblaciones son muy escasas, pero en los casos de *P. miegii* y *P. turiense* se debe a una mera cuestión geográ-



Hábitat típico de la loina en el tramo alto del río Cabriel (Cuenca)

fica, ya que sus cuencas de origen (la del río Mesa en la provincia de Guadalajara y la del Turia a su paso por la provincia de Cuenca, respectivamente) no llegan entre ambas al 1 % del territorio regional.

Un caso muy diferente es la de la loina. Esta especie se distribuía aproximadamente por el 15% del total de la superficie regional, ocupando las subcuencas del Júcar y Cabriel desde los 1.000 m hasta su salida de la Comunidad Autónoma. Por tanto era un componente esencial y singular de la ictiofauna castellano-manchega. Hoy ha desaparecido completamente de las cuencas alta, baja y probablemente también de la media del río principal, el Júcar.

Quedan aún poblaciones en la cuenca alta de su mayor afluente, el Cabriel, entre la presa del regadío de Alcalá de la Vega (su límite superior conocido) y la presa de Cristinas, en el término de Pajaroncillo, tramo que tiene como peculiaridad mantenerse libre de bogas del Tajo (Pseudochondrostoma polylepis), cuya introducción en la cuenca del Júcar, como veremos, está probablemente en el origen de la desaparición de la loina de

amplias zonas. Pese a ello el tramo no está libre de impactos, ya que la extracción de agua para el regadío tradicional de Alcalá de la Vega, donde se siguen regando a manta las choperas, sumado al carácter perdedor del río, hace que en los veranos secos se lleguen a secar varios kilómetros del Cabriel, hasta las inmediaciones de Boniches.

Otro extenso tramo del Cabriel libre de bogas y que aún mantiene poblaciones de loina va desde la presa de Contreras hasta su desembocadura en el Júcar, en el embalse de Embarcaderos. Sin embargo, las cuatro décadas transcurridas desde la entrada en servicio de la presa de Contreras (1975), que provoca una inversión total del régimen de caudales y de temperaturas del agua (Martínez-Capel, 2008), han generado un impacto acumulativo que contribuye de manera cada vez más acusada al declive de su ictiofauna y a la rarefacción de la especie.

Los caudales durante el final de la primavera y el verano se mantienen entre los 7 m³/s y los 15 m³/s, soltados para el riego de forma constante y desde el fondo del embalse, a

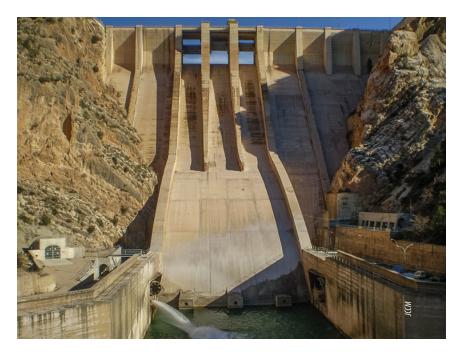
temperaturas inferiores a los 10 °C. El resto del año el caudal apenas llega a 1 m³/s. En ambas épocas la variabilidad diaria de los caudales desaparece durante meses. Aunque el impacto se minimiza algo con las surgencias que se incorporan a lo largo del tramo, provoca en el río temperaturas del orden de 4-5 °C más bajas de las naturales durante una etapa crítica para la loina como el periodo de reproducción y la primera fase de crecimiento (Martínez-Capel, 2008). Otras especies nativas y amenazadas que habitan el tramo, como el blenio (Salaria fluviatilis), están también en declive por la misma razón.

Por encima de este embalse, entre la presa de Cristinas y Las Chorreras, el Cabriel ha sido colonizado por la boga del Tajo, al igual que ha sucedido con el río Júcar entre su cabecera y el embalse de Alarcón, y muy localmente aguas abajo de este. Son dos zonas en las que es posible que se mantengan pequeñas poblaciones, difíciles de detectar entre la población dominante de bogas mediante las técnicas convencionales de muestreo al tratarse de ríos profundos, por lo que la información sobre la especie en ellos es muy escasa. También se encontraron en su día ejemplares en el tramo final del río Mira, en Cuenca.

Existen otras dos reducidas poblaciones castellano-manchegas: en el entorno de la laguna del Arquillo, en Albacete y en ciertas lagunas del complejo de Fuentes, en Cuenca. Aquí el problema proviene no de la boga sino de la presencia del black-bass, un importante predador exótico liberado ilegalmente en ellas para su pesca y que, siendo además masas pequeñas y confinadas, condiciona seriamente la supervivencia de la loina.

En cuanto a la Comunidad Valenciana, las principales poblaciones están en la cuenca del río Magro y en pequeños afluentes al Júcar sobre la presa de Tous. Las poblaciones de loina del Cabriel bajo Contreras, colindante con Castilla-La Mancha, se han desplomado en las dos últimas décadas como ya se ha dicho.

Más allá de la distribución y evolución de sus poblaciones, aún desconocemos detalles esenciales de la biología y ecología de la loina que



Presa de Contreras (río Cabriel) Además de constituir un obstáculo totalmente impermeable que parte en dos la distribución de la loina, genera aguas abajo un régimen invertido de caudales con un gran impacto sobre la ictiofauna



La realización de inventarios como este en el río Cabriel (Cuenca) es fundamental para conocer mejor la distribución y problemática de la loina

quizás resulten críticos para su recuperación. Se sabe de su carácter gregario, su preferencia por las zonas de corriente para vivir (aunque soporta aguas remansadas e incluso embalses) y del hábito de remontar los ríos hacia los tramos altos para frezar en aguas someras con fondos de grava y gravilla entre marzo y mayo (Doadrio et al., 2011), pero poco más.

En lo que coinciden todos los trabajos realizados (Martínez-Capel, 2008; Doadrio et al., 2011; Alcaraz et al., 2015; Muñoz et al., 2017) es en

destacar una marcada segregación en la distribución entre la loina y la boga del Tajo. Los motivos concretos que la desencadenan no están claros aún, aunque la coincidencia de nichos tróficos y de uso de micro y mesohábitats, especialmente en alevines, solapada al comportamiento territorial de la boga (que a diferencia de la loina es muy agresiva en presencia de otros ciprínidos, incluso conespecíficos) y reforzada por su mayor capacidad de desplazamiento y tamaño, puede estar en la base de lo observado. Has-

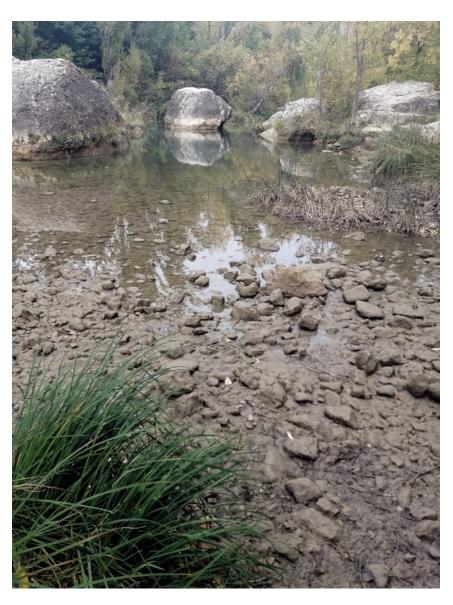
70 @RevForesta 2020. N.º 76

ta el momento no se han encontrado híbridos ni introgresión del genoma de la boga en la loina (Doadrio et al., 2011).

¿Cómo llegaron las bogas a la cuenca del Júcar? En la mayor parte de los trabajos se menciona como causa probable el Trasvase Tajo-Segura (ATS), aunque haya que matizarlo.

En la subcuenca alta del Cabriel esta vía es físicamente imposible: la gran barrera tobácea de Las Chorreras cerca de Enguídanos (Cuenca) lo impedía incluso antes que la presa de Contreras, finalizada poco antes de comenzar los trasvases. El empleo de bogas, madrillas, cachuelos y demás ciprínidos pequeños como cebo vivo de pesca (para truchas, lucios y en menor medida, black-bass), que además se adquirían o pescaban en la localidad de origen del pescador, fue habitual al menos durante las décadas de los setenta y ochenta, cuando también se generalizan los desplazamientos por ocio dentro del país; este es el mecanismo más probable para explicar la entrada de la boga del Tajo en el Cabriel.

En el caso del Júcar aguas arriba de Alarcón la hipótesis del ATS tropieza también con algunas dificultades: la primera es que algunos peces o sus huevos tendrían que superar vivos el paso por las bombas que elevan el agua del Tajo 244 metros de desnivel y 14 kilómetros hasta el embalse de La Bujeda, y el bombeo auxiliar que eleva el agua desde este al inicio del canal de Riánsares (a partir del cual el ATS funciona por gravedad). Pero sobre todo, en caso de hacerlo, el desarrollo temporal de la co-Ionización también pone en cuestión esta vía. Los trasvases comienzan en 1979, y la boga del Tajo es citada por Elvira solo seis años más tarde en varias localidades bastante separadas en el río (desde la laguna de Uña a Villar de Olalla). En la laguna de Uña, el lugar donde Steindächner describió la loina (sin encontrar bogas), situada unos 100 km aguas arriba de la entrada del ATS y con varias presas poco o nada permeables en su camino, Buil et al. (1987) mencionan tan solo ocho años después de iniciarse los trasvases la presencia de "miles de ejemplares" de boga. Sin embar-



La modificación de caudales para la producción hidroeléctrica y el regadio constituye uno de los principales impactos sobre el hábitat de la loina. Los caudales mínimos fijados en los planes de cuenca suelen ser insuficientes, y su control real, difícil (río Júcar, Cuenca)

go no encuentran bogas (pero sí loinas) en los afluentes situados aguas abajo de Villar de Olalla, como cabría esperar si su origen fuera Alarcón. También la citan en esa fecha ya de un punto del Cabriel. Ante esta distribución tan extensa, incluso llegan a especular con su carácter nativo en el Júcar. Desechada con los datos actuales esta última opción, y dado el corto periodo transcurrido para alcanzar la distribución de mediados de los años 80, parece más razonable que el mismo mecanismo que llevó a las bogas del Tajo al Cabriel las llevara también -y en la misma época- a la subcuenca alta del Júcar, quizás aguas arriba de la ciudad de Cuenca: su empleo como cebo para la pesca de la trucha. Es posible que el mismo mecanismo de entrada al Júcar sea aplicable también al calandino.

Sí que es más que probable que una vez alcanzado el embalse de Alarcón en su colonización del alto Júcar en ambos sentidos, su paso a la cuenca del Segura se haya debido al ATS. Entre Alarcón y el embalse del Talave, receptor del trasvase, no hay bombeos ni obstáculo alguno, y ya son varias las especies presentes en Alarcón cuya primera detección en dicha cuenca ha sido en el entorno del Talave, y dentro de una coherencia temporal. Puede afirmarse que el trasvase es una vía bastante permeable para la fauna acuática desde el embalse de Alarcón hacia el Segura.

En contraposición a la falta de estudios bioecológicos, se ha realizado un trabajo apreciable en la modelización de sus preferencias a escala de microhábitat de la loina, elaborando curvas de preferencia que deberían incorporarse a la gestión de los aprovechamientos hidráulicos en la zona que habita, en particular aguas abajo de la presa de Contreras (Muñoz et al., 2017). Por cierto, no parece correcta la afirmación realizada en este trabajo acerca del carácter alóctono de la bermejuela en la cabecera del Cabriel, donde muestra la misma distribución típica que en las cuencas advacentes del alto Júcar, Mijares y Palancia (donde no se cuestiona que sea nativa) conviviendo en comunidades biespecíficas con la trucha común, pero superando a esta y quedando como única especie de pez en los tramos y afluentes con mayor temporalidad.

PROTECCIÓN Y MEDIDAS DE GESTIÓN

a loina no figuraba en ninguna categoría del primer Catálogo Nacional de Especies Amenazadas, elaborado en 1990. En 2002, a consecuencia de su vertiginoso declive, entró directamente en la categoría "en peligro de extinción". Recogida con igual categoría en el Catálogo Regional de la Comunidad Valenciana (Decreto 32/2004), no figura ni se ha incluido en ninguna modificación del equivalente castellano-manchego, aunque es de aplicación la catalogación nacional. La especie figura en la Lista Roja de la UICN como "en peligro crítico", la categoría de máximo riesgo antes de la extinción en estado salvaje, y también, con su nombre antiguo, en el anexo II de la Directiva Hábitats.

Al hilo de la problemática generada sobre la loina por la boga del Tajo

surge una primera reflexión, sobre el hecho de que el Catálogo Nacional de Especies Invasoras (EEI) solo incluya actualmente taxones alóctonos a la península Ibérica (salvo los casos que afectan a Canarias y Baleares). La historia evolutiva de nuestra ictiofauna ha dado lugar a un elevado porcentaje de endemismos locales, con especies próximas pero diferentes en cada cuenca, especialmente dentro de los ciprínidos y cobítidos. Esta proximidad ecológica, si se acompaña de una cierta capacidad de desplazamiento, puede generar impactos muy graves por competencia si ocurren traslocaciones a cuencas vecinas. El de la boga del Tajo y la loina constituye el ejemplo más claro, pero ni es el único, ni será el último: en la misma cuenca del Júcar tenemos el caso del calandino (Squalius alburnoides); en la del Duero el del lobo de río Barbatula



El tramo de las Hoces del río Cabriel, entre Cuenca y Valencia, recibe en verano un exceso de agua muy fría debido a las sueltas de fondo del embalse de Contreras para el suministro de riego y consumo a la parte baja de la demarcación del Júcar, que se mantienen de tres a cinco meses de forma continua

72 @RevForesta 2020. N.º 76

quignardi con los cobítidos nativos, y en otras cuencas se da entre barbos del género Luciobarbus. Almeida et al. (2013) indican que al menos 16 especies nativas se han traslocado dentro de la Península, lo que constituye casi el 20 % de los casos de entrada de especies exóticas. Ya que en principio nada en el texto legal se opone, y dado que los impactos sobre determinadas especies amenazadas pueden ser en algunos casos superiores a los causados por otras EEI que sí están catalogadas, se sugiere proponer la catalogación de algunas las poblaciones alóctonas de especies nativas. Al mencionado retraso en la catalogación de la loina hay que añadir la carencia de un plan de recuperación para la especie, preceptivo en un plazo máximo de tres años tras la declaración y que, según el artículo 59 de la Ley 42/2007 de Patrimonio Natural y Biodiversidad, compete elaborar a las comunidades autónomas (salvo para las especies marinas). Esta demora es menos explicable aún si se tiene en cuenta que se dispone de una monografía sobre la especie que provee la mayor parte de la información necesaria para su redacción (Doadrio et al., 2011)

La elaboración de estos planes es imprescindible para articular con eficacia las medidas necesarias para salvar la especie de la extinción. Sin embargo, su falta no debiera constituir un obstáculo administrativo para



Los pequeños azudes, como este de Los Javielos en el río Cabriel (Cuenca) contribuyen a la fragmentación del hábitat de la loina. Los regadíos tradicionales de cabecera, pese a su escasa asignación de recursos, pueden tener un impacto fuerte en las cabeceras durante el estiaje. En algunos de ellos todavía se riegan choperas a manta, y se llega a secar el río algunos veranos

iniciar o avanzar en las técnicas concretas que implican el manejo de individuos de la especie, por ejemplo las de cría en cautividad. Si llega el momento en que los planes de recuperación demanden su uso, como previsiblemente sucederá, puede haberse perdido un tiempo precioso

para ponerlas a punto en los centros ictiogénicos regionales.

En esa línea, y pese a no disponer tampoco de un plan formal, la Generalitat Valenciana desarrolla desde más de una década un programa de seguimiento y reintroducción de la loina, cuyos resúmenes anuales publica



online su Centro de Conservación de Especies Dulceacuícolas (www.agro-ambient.gva.es/web/biodiversidad). El éxito ha sido desigual lo que sugiere que, aunque posible, no será fácil frenar su fuerte regresión.

El empleo de técnicas basadas en ADN ambiental (Murriá et al., 2020), hoy bastante asequibles, se hace imprescindible de manera inmediata para conocer la distribución precisa de la especie en los tramos no vadeables y en los embalses de las cuencas castellano-manchegas. En especial en todo el tramo medio del río Júcar, desde la ciudad de Cuenca hasta la salida de la región, y en el vaso del embalse de Contreras, en el Cabriel. Esta tarea es poco menos que imposible realizando solo muestreos convencionales, aunque pueda complementarse con ellos.

Lo aprendido de otros pequeños ciprínidos endémicos ibéricos tanto en trabajos específicos para aclarar su filogenia (p. ej. Perea et al., 2010) como en proyectos como el reciente LIFE Cipríber hace esperar que la loina muestre una estructura genética diferenciada, incluso dentro de su relativamente reducida área de distribución natural original, aspecto que no puede eludirse en su gestión. Este proyecto ha generado también valiosa información sobre la cría en cautividad de ciprínidos nativos, que puede adaptarse y servir para la loina.

La mayor parte del área ocupada o potencial para la especie en la región está incluida dentro de la Red Natura 2000. Solo en alguno de estos espacios, como en las ZEC "Hoces del Cabriel, Guadazaón y Ojos de Moya" (ES4230013) y "Río Júcar sobre Alarcón" (ES4230016) se ha incluido bien a la loina, bien a la comunidad de ciprínidos nativos reófilos como elementos clave para la gestión del espacio, definiendo para ellos los correspondientes objetivos de gestión y estado actual y de conservación favorable. Este tipo de protección preventiva, con objetivos cuantificables, que además ha de ser contemplado en otras áreas de la planificación (como la hidrológica) debería ampliarse al resto de espacios de la Red que pudieran tener poblaciones de la especie, ahora o en un futuro, así como a las áreas protegidas de la región.

En resumen, la introducción de la boga del Tajo en la cuenca, que ha llevado a la loina a perder más de la mitad de su área de distribución, está en la base de su dramático declive. Pero a ello se añaden otras causas que varían en intensidad según el tramo en que nos encontremos: la fuerte modificación de caudales y temperaturas en el bajo Cabriel originada por la operación de la presa de Contreras; las extracciones de agua que llegan a secar partes del tramo alto del mismo río, por encima de la zona ocupada por la boga; las modificaciones por la explotación hidroeléctrica en el tramo del Júcar comprendido entre La Toba y Alarcón, o la práctica desaparición de los hábitats lóticos por el encadenamiento de presas con aprovecha-



Del contraembalse de Henchideros (Cuenca), bajo el embalse de Alarcón, arranca el canal final del trasvase Tajo-Segura hasta el embalse del Talave en el río Mundo. Esta infraestructura está reconocida como una vía franca para las invasiones biológicas entre las cuatro cuencas que conecta (Tajo, Guadiana, Júcar y Segura) y especialmente las dos últimas, al ser su comunicación exclusivamente por gravedad

74 @RevForesta 2020. N.º 76

miento hidroeléctrico en el Júcar en la provincia de Albacete, son algunos de ellos. Y a estos se superponen otros más extendidos, como la fragmentación del hábitat por las presas y la presencia generalizada de predadores exóticos, especialmente importante en los tramos que han perdido además sus zonas de corriente, y agudizada innecesariamente en algunos tramos pequeños, pero fundamentales para especie, como ha sucedido con los cotos intensivos de trucha arcoíris del Cabriel, ahora fuera de funcionamiento.

CONCLUSIONES

La situación de la loina es crítica, y es responsabilidad exclusiva del Estado español y de las dos comunidades autónomas que albergan sus poblaciones – Castilla-La Mancha y Comunidad Valenciana- que la especie no desaparezca definitivamente de la fauna mundial. En lo que toca a Castilla-La Mancha:

- Es imprescindible aprobar cuanto antes su plan de recuperación en la región.
- Deben iniciarse sin demora los trabajos preparatorios para el manejo en cautividad de la especie, incluyendo la adquisición de información biológica básica que aún falta.
- Debe realizarse un esfuerzo de delimitación de la distribución actual y seguimiento de las poblaciones, incluyendo el empleo de técnicas como el ADN ambiental, y cumplir así con lo dispuesto en el artículo 17 de la Directiva Hábitats con datos actuales.
- La degradación por distintos motivos de los hábitats lóticos es muy seria, tanto en todo el río Júcar como en el río Cabriel aguas abajo de Contreras (régimen de caudales y temperaturas) por lo que, además de adoptar medidas que dentro de lo posible mitiguen estos impactos, la mayor parte del trabajo de recuperación inicial habrá de llevarse a cabo en pequeños afluentes menos alterados y no en los cursos principales.
- Deberían aprovecharse al máximo las figuras de protección e instrumentos de planificación para



La presa en desuso de Cristinas (Cuenca) limita aguas arriba el tramo colonizado por la boga del Tajo en el río Cabriel

conseguir los recursos necesarios para la recuperación de la especie, así como la cooperación entre y dentro de las administraciones públicas con competencias concurrentes. En este sentido, la próxima revisión de los planes hidrológicos para el período 2021-2027 abre una ventana de oportunidades.

Sin estas premisas, el futuro más probable de la especie es su extinción a corto o medio plazo en la región, y quizás de la fauna mundial.

REFERENCIAS

Alcaraz C, Carmona G, Risueño P et al. 2015. Assessing population status of Parachondrostoma arrigonis (Steindächner, 1866), threats and conservation perspectives. *Environ. Biol. Fish* 98: 443-455.

Almeida D, Ribeiro F, Leunda PM et al. 2013. Effectiveness of FISK, an invasiveness screening tool for non-native freshwater fishes, to perform risk identification assessments in the Iberian Peninsula. *Risk Anal.* 33: 1404-1413.

Buil R, Fernández JA, Lozano J et al. 1987. Datos sobre la distribución de los peces en la provincia de Cuenca. Ecología 1: 231-245

Doadrio I, Aparicio E, Risueño P et al. 2011. *La loina Parachondrostoma arrigonis (Steindächner,1866). Situación y estado de conservación.* Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid.

Elvira B. 1987. Taxonomic revision of the genus *Chondrostoma* Agassiz, 1835 (Pisces, Cyprinidae). *Cybium* 11:111-140.

Martínez-Capel F. (coord.) 2008. Factores de degradación de las poblaciones de loina (Parachondrostoma arrigonis) y el estado de su hábitat actual en la cuenca del río Júcar (2006-2008). Informe técnico. TRAGSA.

Muñoz R, Soares RM, Alcaraz JD et al. 2017. Microhabitat competition between Iberian fish species and the endangered Júcar nase (Parachondrostoma arrigonis; Steindchner, 1866) *J. Ecohydr.* 2(1): 3-15.

Murriá C, Väisänen L, Somma S et al. 2020. Towards an Iberian DNA barcode reference library of freshwater macroinvertebrates and fishes. *Limnetica* 39(1): 73-92

Perea S, Böhme M, Zupančič P et al. 2010. Phylogenetic relationships and biogeographical patterns in Circum-Mediterranean subfamily Leuciscinae (Teleostei, Cyprinidae) inferred from both mitochondrial and nuclear data. *BMC Evol. Biol.* 10 (1): 265.

Robalo JI, Almada VC, Levy A et al. 2007. Re-examination and phylogeny of the genus *Chondrostoma* based on mitochondrial and nuclear data and the definition of 5 new genera. *Mol. Phylogenet. Evol.* 42(2): 362-372.