

Atlas over danske saltvandsfisk

Nordlig sølvtorsk

Gadiculus thori Schmidt, 1913

Af Henrik Carl



Sølvtsorsk på 12,0 cm fra den norske del af Nordsøen, maj 2018. © Henrik Carl.

Projektet er finansieret af Aage V. Jensen Naturfond



AAGE V. JENSENS FONDE

Alle rettigheder forbeholdes. Det er tilladt at gengive korte stykker af teksten med tydelig kildehenvisning. Teksten bedes citeret således: Carl, H. 2018. Atlas over danske saltvandsfisk – nordlig sølvtsorsk. Statens Naturhistoriske Museum. Online-udgivelse, juni 2018.



STATENS NATURHISTORISKE MUSEUM
KØBENHAVNS UNIVERSITET

Systematik og navngivning

Sølvtorsken blev oprindeligt beskrevet under navnet *Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850. En af de karakterer, som Guichenot (1850) baserede dannelsen af en ny slægt på, var mangel på tænder på plovskærbenet. Siden har det imidlertid vist sig, at nogle eksemplarer har tænder på plovskærbenet, mens andre mangler dem, og nogle forfattere har derfor ment, at slægten var et overflødig synonym af *Gadus* (Collett 1901). Man har dog valgt at beholde slægtsnavnet *Gadiculus*. Det har længe været omdiskuteret, hvorvidt slægten består af én eller to arter. Den danske forsker Johannes Schmidt opsplittede i begyndelsen af 1900-tallet efter undersøgelser i både Atlanterhavet og Middelhavet arten i en sydlig art (*Gadiculus argenteus*) og en nordlig art (*Gadiculus thori*) (Schmidt 1913). Opsplitningen blev hovedsagelig begrundet med forskelle i pigmenteringen hos den spæde yngel (*G. argentatus* er mere pigmenteret end *G. thori*) samt et lidt højere antal af ryghvirvler hos *G. argentatus* end hos *G. thori* (normalt 40 vs. 42). Grænsen mellem de to arters udbredelse fandt Schmidt omkring Biscayen, og det er således *G. thori*, der træffes i vore farvande. En lang række senere forfattere (fx Svetovidov 1986; Cohen et al. 1990) har opfattet dem som underarter (*G. a. argentatus* og *G. a. thori*), men nu hvor man i stigende grad er gået bort fra at operere med underartsbegrebet, regner nogle forfattere dem som særskilte arter (Kullander & Dellling 2012; Froese & Pauly 2017), mens andre regner dem som en enkelt art (Mercader & Vinyoles 2008; Hislop et al. 2015; Eschmeyer et al. 2017). Her har vi valgt at følge opsplitningen, som også bekræftes af et nyt molekylært og morfologisk studium (Gaemers & Poulsen 2017). Oplysningerne om de to arter er desværre sammenblandet i så høj grad i litteraturen, at det kan det være svært at skelne dem fra hinanden.

Dunn (1989) og Møller et al. (2002) betragtede slægten som en basal udviklingslinje, der er søstergruppe til den resterende del af familien. Bakke & Johansen (2005) kom frem til samme resultat, mens Teletchea et al. (2006) mener, at den er nærmest beslægtet med blåhvillingslægten *Micromesistius*, og at de to igen er søstergruppe til *Trisopterus* – en gruppe som igen er søstergruppe til den resterende del af familien.

Navnet sølvtorsk har været brugt på dansk siden begyndelsen af 1900-tallet (Otterstrøm 1914), og det er et rent litterært navn, idet der ikke findes gamle lokalbetegnelser for arten, der var nærmest ukendt blandt fiskerne langt op i 1900-tallet. Selvom adskillige danske forfattere siden Schmidt (1913) har opfattet sølvtorsken som bestående af to separate arter, er der ikke på noget tidspunkt opstået særskilte danske navne for de to. Det foreslås derfor, at *Gadiculus argenteus* fremover kaldes sydlig sølvtorsk, mens *Gadiculus thori* kaldes nordlig sølvtorsk. Slægtsnavnet *Gadiculus* betyder ”lille torsk”, og artsnavnet *argentatus* kommer af dens sølvfarve (sølv hedder argentum på latin), mens *thori* kommer af forskningsskibet ”Thor”, hvor Johannes Schmidt indsamlede tusindvis af larver og postlarver af sølvtorsk, som han baserede sin opsplitning af art på.

Udseende og kendetegn

Kroppen er langstrakt og noget sammentrykt. Den er højst fortil og bliver jævnt lavere bagtil og ender i en slank halerod. Hovedet er stort og højt, og snuden er afrundet. Sidelinjens forgreninger ovenpå hovedet ender i syv meget karakteristiske slimfyldte gruber. Hos de levende fisk er de dækket af tynd hud, men den går så godt som altid i stykker i forbindelse med fangsten (Muus 1970). Der er ingen skægtråd under hagen, men underkæbspidsen har to små nedadrettede torne. Munden er stor med et tydeligt underbid og en skrå, næsten lodret mundspalte. Bagkanten af kæberne når tilbage til under øjets forkant. Tænderne er meget små. I overkæben findes adskillige (op til mindst 6-7) uregelmæssige rækker af spidse tætsiddende tænder, og i underkæben sidder også flere uregelmæssige tandrækker. Som nævnt har nogle eksemplarer tænder på plovskærbenet, mens andre mangler dem. Når de er til stede, er de ret fåtallige og meget små ligesom kæbetænderne. Der er ikke tænder på ganebenene. Der er 15-21 gællegitterstave på forreste gællebue (Svetovidov 1986). Øjnene er meget store, idet deres diameter er større end snudelængden og udgør 33,9-40,8 % af hovedlængden (Andriashev 1954). Skællene er store, tynde glatskæl, som

sidder ret løst og derfor ofte mangler efter fangsten. Sidelinjen er fuldstændig (kan være afbrudt bagtil) med ca. 60 skæl (Andriashev 1954). Den løber ret højt på kroppen, og først midt under den bageste rygfinne når den ned til sidens midte. Sidelinjen er ikke så tydelig som hos mange andre af familiens medlemmer. Gattet er placeret under mellemrummet mellem de to forreste rygfinner eller under den bageste del af forreste rygfinne. Der er en veludviklet svømmeblære.

Alle finnestråler er blødståler, og som hos alle arter i torskfamilien er der tre rygfinner og to gatfinner. Alle finner er ret korte, og ofte er de blevet mere eller mindre ødelagte under fangsten. Rygfinnerne er tydeligt adskilte, men tætsiddende, og det samme gælder gatfinnerne. Den forreste rygfinne, der er kortest og højest består af 8-13 stråler. Den anden rygfinnes basis er lidt længere, og den består af 10-16 stråler. Den tredje rygfinne består af 11-19 stråler. Basis af den forreste gatfinne er kort (mindre end halvdelen af afstanden fra snuden til gattet), og den sidder omtrent spejlvendt i forhold til anden rygfinne. Den består af 11-16 stråler (15-19 hos den sydlige sølvtorsk). Den bageste gatfinne sidder spejlvendt i forhold til den bageste rygfinne, og den består af 16-19 stråler (12-16 hos den sydlige sølvtorsk) (Otterstrøm 1914; Andriashev 1954; Svetovidov 1986). Brystfinnerne er korte og når kun højst til en lodret linje gennem gattet. Brystfinnerne sidder usædvanligt lavt på kroppen, og de består af 18-20 stråler (Otterstrøm 1914). Bugfinnerne er ligeledes korte og uden forlængede stråler. De består af 6 stråler. Halefinnens bagkant er svagt konkav, men meget ofte er finnestrålerne brækket delvis af under fangsten.

Sølvtsk er lettere gennemsigtige og som regel kun svagt sølvskinnende på gællelåg og sider, så navnet er en smule misvisende. Ifølge Otterstrøm (1914) bliver sølvglansen stærkere med alderen, men det har ikke været tilfældet hos de eksemplarer, der er undersøgt i forbindelse med Fiskeatlasset. På ryggen, hovedet og især ved basis af rygfinnerne findes et stort antal pigmentceller, som giver fiskene et brunligt eller rødligt skær (Cohen et al. 1990). Bugen er hvidlig. Finnerne er halvgennemsigtige med mørke pigmentceller på især rygfinner, halefinne og brystfinner. Svælgets bageste del er mørk (Otterstrøm 1914).

De to arter af sølvtsk er de mindste af torskfamilien medlemmer, og ifølge de fleste forfattere bliver den nordlige sølvtsk højst 15 cm – en oplysning, som stammer fra Collett (1903), der omtaler eksemplarer op til 15,4 cm ved Norge. Ifølge Jónsson & Pálsson (2006) er der imidlertid fanget sølvtsk op til 19 cm ved Island, og i ICES-regi er der registreret sølvtsk helt op til 20 cm (Hislop et al. 2015). Den længste sølvtsk, der er registreret i Atlasdatabasen, er et eksemplar på 17 cm, der blev fanget i en svensk fiskeundersøgelse på 262 meters dybde godt 50 km nord for Hirtshals den 3. september 2003. Fangsten er ikke dokumenteret, og den største dokumenterede sølvtsk fra Danmark er et eksemplar på ca. 16 cm i Zoologisk Museums samling fanget af DTU Aqua i Skagerrak den 28. oktober 1996. Den sydlige sølvtsk bliver angiveligt ikke over 15 cm.

Forvekslingsmuligheder

Sølvtsk har som de øvrige af torskfamilien medlemmer tre rygfinner og to gatfinner, og i praksis er der kun risiko for forveksling indenfor familien. Med en maksimalstørrelse på kun 20 cm er det imidlertid kun juvenile eksemplarer af de andre arter, som de to arter af sølvtsk kan forveksles med. Fra alle øvrige torskfisk kan sølvtsk kendes på en kombination af følgende karakterer: et meget stort øje med en diameter der overstiger snudelængden, underbid og en næsten lodret mundspalte, syv tydelige slimgruber ovenpå hovedet og meget lavtsiddende brystfinner. De to arter kan kendes fra hinanden på små forskelle i antallet af finnestråler og ryghvirvler samt udseendet af ørestenene og pigmentering i larvestadiet (Gaemers & Poulsen 2017). Da kun den nordlige sølvtsk findes i vore farvande, skal disse forskelle ikke omtales yderligere.

Udbredelse

Generel udbredelse

Den nordlige sølvtorsk er udbredt i Nordøstatlanten langs kanten af kontinentalsoklen fra Nordkap ved Nordnorge til Biscayen. Den findes også i området fra det sydøstlige Grønland, Island og Færøerne til Skotland (Jónsson & Pálsson 2006; Mouritsen 2007; Gaemers & Poulsen 2017). Ved Norge træffes den også i de dybe fjorde. Ved Sydkandinavien går den ind i den dybe rende i Skagerrak, og herfra strejfer enkelte fisk ind i den nordlige del af Kattegat (kun kendt fra svensk farvand) samt lidt ned i Nordsøen. Længere inde i vore farvande samt i den centrale og sydlige del af Nordsøen er arten fraværende. Tidligere angivelser af udbredelse mod syd til Marokko samt i den vestlige del af Middelhavet skyldes sammenblanding med den sydlige sølvtorsk.

Udbredelse i Danmark

Arten er kun udbredt i en lille del af vore farvande i det dybe område nord og nordvest for Skagen. Den blev første gang regnet med til den danske fauna i 1897, da Dansk Biologisk Station den 29. juli fangede et eksemplar i forbindelse med undersøgelser på dybt vand i Kattegat og Skagerrak (Petersen 1900). Den angivne position ligger imidlertid i svensk farvand, så i atlansammenhæng kan det ikke opfattes som dansk. Allerede den 9. juli 1898 lykkedes det imidlertid at fange et eksemplar på 8 cm på dansk område 10 sømil nord for Skagens Fyrskib.

I Zoologisk Museums samling findes fire sølvtorsk på 8-9 cm fanget ca. 5 sømil nord for Skagen den 12. juni 1933, men ellers er det først fra de seneste årtier, at det er lykkedes Fiskeatlasset at finde frem til fangster. En enkelt fangst blev gjort af DTU Aqua i Skagerrak i 1971, og i 1976 blev arten registreret i Skagerrak i forbindelse med en svensk undersøgelse. Fra 1990 er arten imidlertid registreret i det dybe område nord og nordvest for Skagen hvert eneste år, så den er tilsyneladende forholdsvis almindelig i dette område. Strejfer er også rapporteret et par gange lidt længere mod syd et stykke ud for den jyske vestkyst.

Kortlægning

Oplysningerne om fangster stammer næsten udelukkende fra Fiskeundersøgelser udført af DTU Aqua og lignende institutioner i vore nabolande. Det må formodes, at den indgår som bifangst i fiskeriet efter industrifisk i området, men tilsyneladende bliver den overset, da der kun findes ganske få oplysninger om fangster fra erhvervsfiskeriet. Skal artens udbredelse i vore farvande kortlægges nærmere, bør industrifangsterne fra det dybe område i Skagerrak granskes nærmere.

Biologi

Levesteder og levevis

Sølvtorsk findes på forholdsvis dybt vand og gerne pelagisk i nærheden af bunden. I ICES-regi, hvor der formentlig primært er tale om nordlig sølvtorsk, er fiskene registreret på dybder fra 35 til 1.105 m (Hislop et al. 2015). Der er tendens til, at fiskene lever dybere og dybere med alderen (Albert 1993). Flere forfattere skriver, at arten lever over mudderbund, men Cohen et al. (1990) skriver, at den træffes over mudderbund, sandbund, grusbund og stenbund. Også her kan oplysningerne om de to arter tænkes at være blandet sammen.

Sølvtorsk er stimefisk, der kan samle sig i meget store koncentrationer. Egentlige vandringer kendes ikke, men de trækker nogle steder ud på dybere vand om vinteren, og det er især her, at de samler sig. Om sommeren lever de mere spredt.

Fødevalg

Føden består af små krebsdyr som lyskrebs, tanglopper, pungrejer og vandlopper. Desuden tager den børsteorme og småfisk (Mattson 1981; Albert 1993; Hislop et al. 2015). Et studie af sydlig sølvtorsk fra Middelhavet viste en klar sammenhæng mellem de tilgængelige byttedyr og den

observerede føde i maverne på fiskene (Macpherson 1978), og sandsynligvis er den nordlige sølvtorsk også opportunist – ligesom de fleste andre fisk.

Reproduktion og livscyklus

Der er kun meget lidt viden om ynglebiologien (og biologien generelt). Det formodes, at de fleste fisk bliver kønsmodne som toårige, men muligvis kan de være kønsmodne allerede som etårige (Hislop et al. 2015). Ved Nordeuropa yngler de fra midt om vinteren til maj måned (Cohen et al. 1990; Munk & Nielsen 2005). Det er usikkert, hvor artens vigtigste gydeområder ligger, for traditionelt har man ment, at de lå på dybt vand i den vestlige del af Middelhavet samt på begge sider af Gibraltar, og det har nu vist sig at gælde sydlig sølvtorsk. Ifølge Curry-Lindahl (1985) leger den vest for De Britisk Øer. Pethon (1985) skriver, at arten ud for Norge yngler mod nord til Møre og Romsdal. Det er uvist, om fiskene yngler i den danske del af Skagerrak. Ifølge Andriashev (1954) sker gydningen ved en temperatur på 6-9 °C.

Æggene måler ca. 1 mm i diameter, men det er ikke lykkedes at finde frem til oplysninger om antal og inkubationstid. Ved Biscayen har man fundet larver ned til 2,3 mm, hvilket må være meget tæt på størrelsen ved klækning (Izeta 1985). Larverne er pelagiske ligesom æggene.

Sølvtorsk bliver ikke ret gamle. Cohen et al. (1990) skriver, at de kun sjældent bliver op til tre år gamle (og 15 cm). Maksimalalderen synes dog ikke ret godt undersøgt, så det kunne være interessant at få aldersbestemt nogle af de største eksemplarer på 19-20 cm, da de formentlig er mere end tre år.

Vækst og økologi

Der er ikke fundet detaljerede oplysninger om artens vækst. Pethon (1985) skriver, at væksten er hurtig det første år. Herefter aftager den igen, og fisk på tre år er kun ca. 15 cm. Artens rolle i økosystemet er heller ikke ret godt undersøgt. De fleste forfattere skriver blot, at den er bytte for et antal kommercielt værdifulde arter som fx kulmule og blåhvilling (Pethon 1985; Cohen et al. 1990). I en undersøgelse fra det nordlige Spanien, der muligvis har drejet som om sydlig sølvtorsk, viste, at sølvtorsk med 94 % var det vigtigste bytte for strømpebåndsfisk (*Lepidopus caudatus*). Med en andel på 58,2 % var den også et vigtigt bytte for middelhavslange (*Molva macrophthalma*), og den indgik i føden hos en lang række andre arter også (Rodriguez-Cabello et al. 2014).

Forvaltning, trusler og status

Der er ikke foretaget en international rødlistevurdering, og der er ikke tilstrækkelig viden om landinger til at vurdere, hvorvidt industrifiskeriet er en trussel mod bestandene. Arten er ikke omfattet af hverken kvoter, mindstemål eller fredningstid.

Menneskets udnyttelse

Den nordlige sølvtorsk (og den sydlige) har kun mindre kommerciel interesse. Den indgår som bifangst under industrifiskeri efter andre arter som blåhvilling, sperling og dybhavsrejer, og undertiden fanges den i større mængder. Lokalt anvendes den også som spisefisk og som agnfisk (Cohen et al. 1990). Ifølge FAO (2014) landede norske fiskere i perioden 2006-2012 årligt mellem 366 og 4.153 tons sølvtorsk. Der er ikke angivet fangster fra andre nationer, hvilket skyldes, at arten normalt ikke angives separat, men blot indgår som en del af industrifiskene. Det er derfor uvist, hvor store mængder, der landes samlet.

Arten er så vidt vides ikke fanget under lystfiskeri i Danmark, men den fanges af og til i fx Norge, hvor rekorden fra 2001 er 55 gram.

Referencer

- Albert, O.T. 1993. Distribution, population structure and diet of silvery pout (*Gadiculus argenteus thori* J. Schmidt), poor cod (*Trisopterus minutus minutus* (L.)), four-bearded rockling (*Rhinonemus cimbrius* (L.)), and Vahl's eelpout (*Lycodes vahlii gracilis* Reinhardt) in the Norwegian deep. *Sarsia* 78(2): 141-154.
- Andriashev, A.P. 1954. Fishes of the Northern Seas of the U.S.S.R. (Ryby severnykh morei SSSR). Translated from Russian, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1964.
- Bakke, I. & Johansen, S.D. 2005. Molecular Phylogenetics of Gadidae and Related Gadiformes Based on Mitochondrial DNA Sequences. *Marine Biotechnology* 7: 61-69.
- Carl, H., Nielsen, J.G. & Møller, P.R. 2004. En revideret og kommenteret oversigt over danske fisk. *Flora og Fauna* 110(2): 29-39.
- Cohen, D.M., Inada, T., Iwamoto, T. & Scialabba, N. 1990. FAO species catalogue. Vol. 10. Gadiform fishes of the world (Order Gadiformes). An annotated and illustrated catalogue of cods, hakes, grenadiers and other gadiform fishes known to date. FAO Fisheries Synopsis 125(10). Rome: FAO.
- Collett, R. 1901. Om 5 for Norges Fauna nye Fiske (1897-1900). *Archiv for Mathematik og Naturvidenskab B.* XXIII Nr. 7.
- Collett, R. 1903. Meddelelser om Norges Fiske I Aarene 1884-1901. 3die Hoved-Supplement til "Norges Fiske". *Christiania Videnskabs-Selskabs Forhandlinger for 1902.* No. 9.
- Curry-Lindahl, K. 1985. Våra fiskar. Havs- och sötvattensfiskar i Norden och övriga Europa. P.A. Norstedt & Söners Förlag.
- Dunn, J.R. 1989. A provisional phylogeny of gadid fishes based on adult and early life-history characters. In: Cohen, D.M. (ed.). *Papers on the systematics of gadiform fishes.* Natural History Museum of Los Angeles City Science Series 32: 209-235.
- Eschmeyer, W.N., Fricke, R. & van der Laan, R. (eds.) 2017. *Catalog of Fishes: Genera, species, references.* <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Froese, R. & Pauly, D. (eds.) 2017. *FishBase.* World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org.
- Gaemers, P.A.M. & Poulsen, J.Y. 2017. Recognition and Distribution of Two North Atlantic *Gadiculus* Species, *G. argenteus* and *G. thori* (Gadidae), Based on Otolith Morphology, Larval Pigmentation, Molecular Evidence, Morphometrics and Meristics. *Fishes* 2(15): 1-24.
- Guichenot, A. 1850. *Exploration Scientifique de l'Algérie pendant les Années 1840, 1841, 1842, Sciences Physiques, Zoologie V,* Paris.
- Hislop, J., Bergstad, O.A., Jakobsen, T., Sparholt, H., Blasdale, T., Wright, P., Kloppmann, M., Hillgruber, N. & Heessen, H. 2015. Cod fishes (Gadidae). P. 186-236 in: Heesen, H.J.L, Daan, N. & Ellis, J.R. (eds.). *Fish atlas of the Celtic Sea, North Sea, and Baltic Sea.* Wageningen Academic Publishers.

- Izeta, L.M. 1985. The larval development of the southern silvery pout *Gadiculus argenteus argenteus* Guichenot (1850). *Journal of Plankton Research* 7(6): 937-946.
- Jónsson, G. & Pálsson, J. 2006. Íslenskir fiskar. Vaka-Helgafell.
- Kullander, S.O. & Delling, B. 2012. Ryggsträngsdjur: Strålfeniga fiskar, Chordata: Actinopterygii. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet.
- Macpherson, E. 1978. Food and feeding of *Micromesistius poutassou* (Risso, 1810) and *Gadiculus argenteus argenteus* Guichenot, 1850 (Pisces, Gadidae) in Mediterranean Sea. *Investigacion Pesquera* 42(2): 305-316.
- Mattson, S. 1981. The food of *Galeus melastomus*, *Gadiculus argenteus thori*, *Trisopterus esmarkii*, *Rhinonemus cimbricus*, and *Glyptocephalus cynoglossus* (Pisces) caught during the day with shrimp trawl in a West-Norwegian fjord. *Sarsia* 66: 109-127.
- Mercader, L. & Vinyoles, D. 2008. A review of the taxonomic status of *Gadiculus argenteus thori* Schmidt, 1914 (Gadidae). *Cybium* 32(2): 125-130.
- Mouritsen, R. 2007. Fiskar undir Føroyum. Føroya Skúlabókagrunnur.
- Munk, P. & Nielsen, J.G. 2005. Eggs and larvae of North Sea fishes. *Biofolia*.
- Muus, B.J. 1970. Fisk I+II. I: Hvass, H. (red.). Danmarks Dyreverden Bind 4+5. Rosenkilde og Bagger.
- Møller, P.R., Jordan, A.D., Gravlund, P. & Steffensen, J.F. 2002. Phylogenetic position of the cryopelagic codfish genus *Arctogadus* Drjagin, 1932 based on partial mitochondrial cytochrome b sequences. *Polar Biology* 25: 342-349.
- Otterstrøm, C.V. 1914. Danmarks Fauna bd. 15. Fisk II, Blødfinnefisk. G.E.C. Gads Forlag, København.
- Petersen, C.G.J. 1900. Beretning til Ministerium for Landbrug og Fiskeri fra Den danske biologiske Station IX. 1899. København. Centraltrykkeriet.
- Pethon, P. 1985. Aschehougs store Fiskebok. Alle norske fisker i farger. Aschehoug.
- Rodriguez-Cabello, C., Modica, L., Velasco, F., Sanchez, F. & Olaso, I. 2014. The role of silvery pout (*Gadiculus argenteus*) as forage prey in the Galician and Cantabrian Sea ecosystem (NE Atlantic) in the last two decades. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 461: 193-200.
- Schmidt, J. 1913. *Gadiculus argenteus* and *Gadiculus thori*. Særtryk af Mindeskrift for Japetus Steenstrup. Bianco Lunos Bogtrykkeri.
- Svetovidov, A.N. 1986. Gadidae. P. 680-710 in: Whitehead, P.J.P, Bauchot, M.-L., Hureau, J.-C., Nielsen, J. & Tortonese, E. (eds.). *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*, volume II. Unesco.

Teletchea, F., Laudet, V. & Hänni, C. 2006. Phylogeny of the Gadidae (sensu Svetovidov, 1948) based on their morphology and two mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 189-199.