

Sánchez-Pérez, A., Zamora-Marín, J. M. (2021). Cacho – *Squalius pyrenaicus*.
En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. López, P., Martín, J., Torralva, M.
(Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Cacho – *Squalius pyrenaicus* (Günther, 1868)

Ana Sánchez Pérez

Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología,
Universidad de Murcia

José Manuel Zamora Marín

Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Biología,
Universidad de Murcia

Versión 2-11-2021



© Departamento de Zoología y Antropología Física. Universidad de Murcia

Identificación

Clase: Actinopterygii; Orden: Cypriniformes; Familia: Leuciscidae

Nombre vulgar: cacho (español), escalo do sul (portugués).

Sinónimos: *Leuciscus pyrenaicus*; *Leuciscus cephalus pyrenaicus*

Especie descrita en origen como subespecie de *Leuciscus cephalus* y posteriormente designada como especie diferente denominada *Leuciscus pyrenaicus*. Actualmente es uno de los ocho taxones diploides del género *Squalius* que habitan la Península Ibérica (Doadrio y Carmona, 2006; Doadrio et al., 2007a, b). Holotipo no conocido. Sintipos conservados en el British Museum of Natural History BMNH, procedentes de Sintra y del río Mondego en Portugal.

Descripción

Ciprínido bentopelágico de tamaño medio que alcanza una longitud total inferior a los 30 cm, aunque ocasionalmente se han registrado individuos de mayor tamaño (Lobón-Cerviá y Sostoa, 1987; Fernández-Delgado y Herrera, 1995). Presenta cuerpo fusiforme con entre 37-40 vértebras, cabeza grande de anchura y longitud similares, con boca en posición terminal súpera y sin barbillones.

Cuerpo con coloración plateada de brillos metálicos, más oscura en el dorso y más clara en la zona ventral. Escamas con base pigmentada de negro y pequeñas punteaduras en el borde distal. Línea lateral ininterrumpida muy marcada y compuesta de 38-44 escamas, con 3-5 filas de escamas entre la línea lateral y la zona ventral. Aletas dorsal y anal de perfil convexo con 8 radios ramificados, origen de la aleta dorsal ligeramente retrasado respecto al origen de las aletas pélvicas, pedúnculo caudal ancho y aleta caudal escotada con lóbulos redondeados. Algunos ejemplares presentan las aletas de un color distintivamente más pardo-doradas que el cuerpo, especialmente durante el período reproductor (Doadrio, 2002; Kottelat y Freyhof, 2007; Doadrio et al., 2011).

La edad máxima datada es de 8 años (Fernández-Delgado y Herrera, 1995), alcanzando la madurez sexual con un tamaño de entre 60-75 mm (edad 2+) en machos y entre 70-100 mm (edad 3+) en hembras (Fernández-Delgado y Herrera, 1995; Pires et al., 2000; Soriguer et al., 2000). Los machos pueden presentar pequeños tubérculos nupciales en la cabeza y escamas durante el periodo reproductor (Doadrio et al., 2011).

Variación geográfica

Las poblaciones de *S. pyrenaicus* conforman un grupo monofilético junto con otras especies del género *Squalius* de la Península Ibérica (*S. aradensis*, *S. carolitertii*, *S. castellanus*, *S. malacitanus*, *S. pyrenaicus*, *S. torgalensis*, y *S. valentinus*) así como con especies del área circummediterránea (*S. ghigii*, *S. illyricus*, *S. keadicus*, *S. lucumonis*, *S. microlepis*, *S. svallize*, *S. tenellus* o *S. zrmanjae*) (Perea et al., 2010; 2021a, b). *S. pyrenaicus* cuenta con tres linajes evolutivos mitocondriales divergentes, uno constituido por las poblaciones de la cuenca del Tajo y pequeños ríos portugueses próximos a su desembocadura y de la cuenca del Ebro, un segundo linaje formado por las poblaciones de las cuencas de los ríos Guadiana, Guadalquivir, Guadalete, Guadalhorce, Guadalfeo, Segura y Vélez, y finalmente un tercer linaje en la cuenca del Sado (Perea et al., 2021a, b). Estos linajes evolutivos diferenciados se mantienen a nivel nuclear; sin embargo, *S. pyrenaicus* muestra un estado parafilético a nivel nuclear a consecuencia de una relación más próxima de las poblaciones de *S. pyrenaicus* de la cuenca del Tajo (Waap et al., 2011; Sousa-Santos et al., 2019; Perea et al., 2021a, b) Se ha sugerido la presencia de introgresión genética con *S. carolitertii* en la cuenca del Tajo (Perea et al., 2020a, b; Mendes et al., 2021).

Squalius pyrenaicus es endémica de la Península Ibérica y se distribuye ampliamente por la toda la mitad sur. La diferenciación entre poblaciones separadas geográficamente es marcada mostrando un amplio espectro genético (Waap et al., 2011; Perea et al., 2016), lo cual podría dar lugar a diferenciación entre especies como ya ha ocurrido anteriormente con la separación de *S. aradensis* y *S. torgalensis* (Coelho et al., 1998) y más tarde *S. malacitanus* y *S. valentinus* (Doadrio y

Carmona, 2006). Este proceso de especiación podría darse en las poblaciones que habitan las cuencas del Tajo, Sado, Guadiana-Guadalquivir y sur de España (Doadrio et al., 2011).

Hábitat

Especie generalista de carácter bentopelágico que muestra una amplia distribución ecológica adaptada a la explotación de recursos en ambientes Mediterráneos fluctuantes (Magalhaes, 1993; Pires et al., 1999; Blanco-Garrido et al., 2003). Habita cauces de carácter mediterráneo de la Península Ibérica, desde ríos intermitentes donde puede quedar confinado en pequeñas pozas durante el verano, hasta cauces permanentes de pequeño y mediano tamaño sometidos a fuertes variaciones del régimen hidrológico (Filipe et al., 2004; Clavero et al., 2005; Doadrio et al., 2011). En general muestra preferencia por tramos con pozas y rápidos de aguas claras y bien oxigenadas, con vegetación acuáticas y zonas sombreadas (Cabral et al., 2005; Ferreira et al., 2007). Los ejemplares de mayor tamaño se suelen localizar en zonas con mayor profundidad y que mantienen caudal de forma permanente, mientras que las tallas más pequeñas tienen preferencia por zonas más superficiales. La distribución de la especie en los sistemas que ocupa responde principalmente a factores locales a pequeña escala relacionados con determinadas características ambientales (Ferreira et al., 2007). La disponibilidad de alimento, así como las interacciones con diversos factores bióticos (p. ej. presencia de predadores) y abióticos (temperatura, oxígeno, etc.) van a condicionar su distribución en los hábitats que ocupa (Magalhaes, 1993; Pires et al., 1999; Martínez-Capel et al., 2009). La distribución de la especie a pequeña escala muestra una asociación negativa con la presencia de especies exóticas. La granulometría del sustrato es una de las principales variables ambientales que explica la distribución de la especie a pequeña escala. Sin embargo, la información disponible apunta a que la especie no responde de manera similar a esta variable en toda su área de distribución, dado que en poblaciones del este peninsular el cacho selecciona principalmente sustratos finos (Veza et al., 2015), mientras que en ríos del norte de Portugal hay una selección hacia sustratos gruesos (Ferreira et al., 2007).

Abundancia

Según datos del seguimiento poblacional realizado en el periodo 2009-2010 en 134 localidades de muestreo repartidas en toda su área de distribución, la población muestra densidades muy bajas en la zona de Extremadura en ambos años con una tendencia marcadamente regresiva. La máxima densidad se encontró en el río Cala, Huelva, en el año 2010 (Doadrio et al., 2011).

En Portugal se han observado fluctuaciones poblacionales en las cuencas del sur como consecuencia de las características hidrológicas de dichas cuencas. Como tendencia general, en Portugal se observa una reducción poblacional en las últimas dos décadas como resultado de la degradación y reducción de su hábitat (Cabral et al., 2005).

Estatus de conservación

Categoría UICN global: no evaluada.

Categoría UICN España: no evaluada, propuesto como VU (Vulnerable). Ver apartado *Medidas de conservación*. La evaluación con criterios UICN realizada en el libro rojo de España (Doadrio, 2002) ha quedado obsoleta, pues numerosas poblaciones antes incluidas en este taxón se han descrito recientemente como especies diferenciadas.

Convenio de Berna 82/72, relativo a la Conservación de la Vida Silvestre y el Medio Natural en Europa: NA.

Directiva 92/43/CEE, relativa a la conservación de los hábitats naturales y de la fauna y flora silvestres: NA.

RD 1095/89, por el que se declaran las especies objeto de caza y pesca y se establecen normas para su protección: ANEXO I “considera todos los cachos (*Leuciscus* spp.) objeto de caza y pesca

en España, que puede ser reducida por las Comunidades Autónomas, en función de sus situaciones específicas, de acuerdo con lo que se establece en el artículo 1.3 del presente Real Decreto”.

RD 139/2011, para el desarrollo del Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial y del Catálogo Español de Especies Amenazadas: NA.

Libros rojos:

- España: VU A2ce (Doadrio, 2002).
- Portugal: EN (B1b(ii,iii,iv)c(iv)+2b(ii,iii,iv)c(iv)) (Cabral et al., 2005).
- Andalucía: VU A1ce (Franco Ruiz y Rodríguez de los Santos, 2001).
- Murcia: VU A4ce; B2ab(ii, iii, iv) (Robledano et al., 2004).
- Castilla-La Mancha: NA (López de Carrión et al., 2006).
- Extremadura (Catálogo de especies amenazadas): NA (Palacios et al., 2010).

Factores de amenaza

Los principales factores de amenaza para esta especie están relacionados con la pérdida y degradación de hábitat, la contaminación y la introducción de otras especies exóticas en su hábitat (Froese y Pauly, 2020).

Su hábitat se ha visto fuertemente alterado en las últimas décadas como consecuencia de la explotación intensiva de los recursos hídricos, y la especie ha desaparecido de algunas zonas donde era abundante. La extracción de agua para uso agrícola y mantenimiento de urbanizaciones, la construcción de presas y canalizaciones, y la extracción de áridos del lecho del río, han reducido drásticamente la disponibilidad de hábitat para esta especie en los últimos años. Además, otros problemas asociados al crecimiento de la población como los vertidos agrícolas, urbanos e industriales generan severos problemas de contaminación en el medio, reduciendo la calidad del hábitat de la especie. Por otro lado, la introducción de especies exóticas en su hábitat genera diversos problemas tanto de depredación como de competencia por los recursos y el espacio, así como el incremento del riesgo de transmisión de patógenos (Doadrio, 2002; Cabral et al., 2005; Doadrio et al., 2011).

Medidas de conservación

Especie incluida en legislación conservacionista y diversos catálogos, pero se encuentra pendiente de evaluación para establecer su categoría de amenaza según los criterios de la UICN a nivel global y nacional, así como su introducción en el Anexo III del Convenio de Berna 82/72 y su entrada como "Vulnerable" en el Catálogo Nacional de Especies Amenazadas RD 139/2011.

Medidas de recuperación del hábitat enfocadas a la conservación de otras especies de ciprínidos amenazados (p. ej., *Anaecypris hispanica*) han beneficiado puntualmente a algunas poblaciones de cacho (Collares-Pereira y Cowx, 2000; Jiménez et al. 2002). Las medidas de conservación deben ir dirigidas a eliminar o mitigar los impactos a los que la especie se ve sometida y que generan una amenaza real o potencial sobre la especie. Por un lado, las medidas de gestión deben focalizarse en el control de la extracción de agua y el mantenimiento de los caudales mínimos necesarios (caudal ecológico) para garantizar la viabilidad de las poblaciones. Se debe determinar el impacto de las infraestructuras hidráulicas y recuperar la conectividad fluvial, reducir los vertidos en el medio acuático y vigilar la correcta depuración de los mismos. También debe regularse la extracción de áridos en el lecho del río, reduciendo su efecto sobre zonas de frezadero de *S. pyrenaicus*. Por otro lado, como ocurre con muchos otros ciprínidos ibéricos amenazados, se debe controlar y/o erradicar en la medida de lo posible la proliferación de especies exóticas invasoras, así como impedir la entrada de nuevas especies exóticas. Proyectos de restauración de hábitat deberían ser acometidos en aquellas zonas fuertemente impactadas (Doadrio, 2002; Cabral et al., 2005; Doadrio et al., 2011).

Como consecuencia de la alta variabilidad genética entre poblaciones, éstas deberían ser consideradas como unidades independientes de conservación (Pereira de Almeida, 2016). Se debe

incrementar el esfuerzo para el desarrollo de seguimientos continuados de las poblaciones, que permitan obtener información sobre su tendencia, teniendo en cuenta la particularidad de los impactos en cada zona. De esta manera, se dispondrá de información suficiente y precisa para la correcta aplicación de los criterios UICN que permita evaluar el estado de conservación de la especie en España.

Distribución geográfica

Especie endémica de la Península Ibérica distribuida por toda la mitad sur (41°N - 36°N). Se extiende por tramos fluviales pertenecientes a las cuencas de los ríos Tajo (tramo alto, medio y suroccidental), Sado, pequeñas cuencas de la región oeste de Portugal (Lis, Samarra, Colares, Jamor, Lage y Lizandro), Guadiana (tramos alto, medio y bajo), pequeñas cuencas de la región de Algarve (Junqueira y Gilão), Guadalquivir (tramo alto, medio y bajo), Guadalfeo, Tinto-Odiel, Vélez, Guadalhorce y Segura (Cabral et al., 2005; Doadrio et al., 2011; Fernández-Delgado et al., 2014). También se encuentra en la cuenca alta del Ebro, donde su presencia ha sido confirmada en los ríos Baias, Piedras y Matarraña en 2004 (Asensio y Doadrio, 2004; Doadrio, 2011).

Ecología trófica

La alimentación de esta especie se basa principalmente en pequeños artrópodos (Doadrio, 2002; Froese y Pauly, 2020). Su dieta está dominada por especies acuáticas pero también se alimenta de presas terrestres e incluso de plantas y detritus. La dieta puede cambiar entre estaciones principalmente como consecuencia de la disponibilidad de presas. Cuando hay escasez de macroinvertebrados acuáticos aumenta el consumo de plantas y detritus en invierno, y de presas terrestres que se encuentran en superficie en verano (Magalhaes, 1993; Blanco-Garrido et al., 2003; Doadrio et al., 2011).

Biología de la reproducción

El periodo de reproducción transcurre desde abril-mayo hasta julio (Doadrio 2002). La madurez sexual se alcanza a los 60-75 mm (edad +2) en machos y a los 70-100 mm (edad +3) en hembras (Fernández-Delgado y Herrera, 1995; Pires et al., 2000; Soriguer et al., 2000). En la época de reproducción los machos presentan tubérculos nupciales, especialmente desarrollados en la región cefálica (Escala y Miranda, 2002).

Es una especie que realiza múltiples puestas en un único periodo reproductor (multiple spawner) (Fernández-Delgado y Herrera, 1995). Utiliza zonas poco profundas de agua corriente y bien oxigenada, con lecho de grava y piedras para depositar los huevos (Prenda y Granado-Lorencio, 1994; Doadrio 2002). El macho de *S. pyrenaicus* excava un pequeño cuenco en el lecho a modo de nido, el cual defiende de otros machos y muestra a las hembras como acto de cortejo. Por otro lado, y de forma furtiva, machos de menor tamaño pueden llegar a desovar sin necesidad de cortejo (Sousa-Santos et al., 2014).

Estructura y dinámica de poblaciones

Sin datos.

Interacciones con otras especies

S. pyrenaicus hibrida con *Squalius alburnoides* (Steindachner, 1866) dando lugar a un complejo híbrido interespecífico. Estudios genéticos determinan que los híbridos de *S. alburnoides* y *S. pyrenaicus* comparten el mismo genoma mitocondrial, lo cual indica que en los primeros eventos de hibridación hace más de un millón de años *S. pyrenaicus* pudo ser la especie materna y una especie actualmente extinta emparentada evolutivamente con *Anaecypris hispanica* el ancestro paterno (Cunha et al., 2004). En la actualidad, *S. pyrenaicus* participa como especie paterna en el proceso

de hibridación. Las hembras de *S. alburnoides* generan óvulos genéticamente idénticos a las madres (se elimina el genoma paterno) y se unen al espermatozoides de machos de *S. pyrenaicus* dando lugar a ejemplares híbridos (Doadrio, 2002). *S. pyrenaicus* participa como especie paterna en un segundo complejo híbrido en la Península Ibérica (*Squalius* sp), o puede que incluso sea parte del mismo complejo que *S. alburnoides*, en el que los primeros eventos de hibridación se produjeron entre *S. pyrenaicus* (especie materna con quien comparte el genoma mitocondrial) y como especie paterna además del mismo ancestro que *S. alburnoides* aparece una segunda especie actualmente extinta relacionada evolutivamente con el linaje de la especie *S. torgalensis* (Cunha y Doadrio, 2006; Doadrio et al., 2011).

Por otro lado, en la cuenca del Tajo se ha sugerido la presencia de introgresión genética desde *S. carolitertii* en *S. pyrenaicus*, siendo un alto porcentaje del genoma nuclear analizado en ambas taxa idénticos en esta cuenca hidrográfica (Mendes et al., 2021). Dos posibles hipótesis explican este hecho: o bien *S. pyrenaicus* en la cuenca del Tajo tiene su origen en un evento de hibridación entre los linajes de *S. carolitertii* y *S. pyrenaicus* de la cuenca del Guadiana, o bien *S. pyrenaicus* en la cuenca del Tajo evolucionó de forma independiente y posteriormente a través de contactos secundarios entre la cuenca del Tajo y del Duero se produjo la introgresión genética.

También se ha confirmado la hibridación de *S. pyrenaicus* con la especie exótica invasora *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), encontrándose ejemplares híbridos machos y hembras. Este proceso se ha desarrollado en un corto periodo de tiempo desde la introducción del alburno, ya que la presencia de esta especie exótica se documentó por primera vez 2004 en la cuenca del Tajo y se han detectado híbridos de cohortes de 2005, 2006 y 2009 (Almodóvar et al., 2012).

Depredadores

En cuanto a su selección como presa por parte de depredadores, ha sido descrita como la especie dominante en la dieta de la nutria (*Lutra lutra* L. 1758) en el río Francia (Salamanca), con una frecuencia de ocurrencia del 46% (Morales et al., 2004).

Parásitos y patógenos

La especie ha sido descrita como hospedadora de los gloquidios de *Unio tumidiformis*, una náyade amenazada cuyas larvas parasitan únicamente especies del género *Squalius* (Reis et al., 2014).

Actividad

Sin datos.

Dominio vital

Sin datos.

Movimientos

Especie eminentemente residente que no realiza movimientos estacionales (Branco et al., 2013).

Patrón social y comportamiento

Sin datos.

Bibliografía

Almodóvar, A., Nicola, G. G., Leal, S., Torralva, M., Elvira, B. (2012). Natural hybridization with invasive bleak *Alburnus alburnus* threatens the survival of Iberian endemic calandino *Squalius*

alburnoides complex and Southern Iberian chub *Squalius pyrenaicus*. *Biological Invasions*, 14: 2237–2242.

Asensio, R., Doadrio, I. (2004). Sobre la presencia de la zaparda, *Squalius pyrenaicus* (Günther, 1868), (Actinopterygii, Cyprinidae), en Álava (cuenca del río Ebro). *Munibe (Ciencias Naturales-Natur Zientziak)*, 55: 243-252.

Blanco-Garrido, F., Sánchez-Polaina, F. J., Prenda, J. (2003). Summer diet of the Iberian chub (*Squalius pyrenaicus*) in a Mediterranean stream in Sierra Morena (Yeguas stream, Córdoba, Spain). *Limnetica*, 22 (3-4): 99-106.

Branco, P., Santos, J. M., Katopodis, C., Pinheiro, A., Ferreira, M. T. (2013). Effect of flow regime hydraulics on passage performance of Iberian chub (*Squalius pyrenaicus*) (Günther, 1868) in an experimental pool-and-weir fishway. *Hydrobiologia*, 714, 145–154.

Cabral, M. J., Almeida, J., Almeida, P. R., Dellinger, T., Ferrand de Almeida, N., Oliveira, M. E., Palmeirim, J. M., Queiroz, A. I., Rogado, L., Santos-Reis, M. (Eds.) (2005). *Livro Vermelho dos Vertebrados de Portugal*. Instituto de Conservação da Natureza, Lisboa.

Clavero, M., Blanco-Garrido, F., Prenda, J. (2005). Fish–habitat relationships and fish conservation in small coastal streams in southern Spain. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*, 15: 415-426.

Coelho, M. M., Bogutskaya, N. G., Rodrigues, J. A., Collares-Pereira, M. J. (1998). *Leuciscus torgalensis* and *Leuciscus aradensis*, two new cyprinids for Portuguese freshwaters. *Journal of Fish Biology*, 52: 937-950.

Collares-Pereira, M. J., Cowx, I. G. (2000). Threatened fishes of the world: *Anaecypris hispanica* (Steindachner, 1866) (Cyprinidae). *Environmental Biology of Fishes*, 60: 410.

Cunha, C., Coelho, M. M., Carmona, J. A., Doadrio, I. (2004). Phylogeographical insights into the origins of the *Squalius alburnoides* complex via multiple hybridization events. *Molecular Ecology*, 13: 2807-2817.

Cunha, D., Doadrio, I. (2006). Evidencias de un nuevo complejo híbrido unisexuado del género *Squalius* (Teleostei, Cyprinidae) en el río Estena (Parque Nacional de Cabañeros): una aproximación filogenética. *Proyectos de investigación en Parques Nacionales: 2006-2009*.

Cunha, C., Doadrio, I., Abrantes, J., Coelho, M.M. (2011). The evolutionary history of the allopolyploid *Squalius alburnoides* (Cyprinidae) complex in the northern Iberian Peninsula. *Heredity*, 106: 100-112.

Doadrio, I. (2002). *Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España*. CSIC y Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

Doadrio, I., Carmona, J. A. (2006). Phylogenetic overview of the genus *Squalius* (Actinopterygii, Cyprinidae) in the Iberian Peninsula, with description of two new species. *Cybium*, 30 (3): 199-214.

Doadrio, I., Kottelat, M, de Sostoa, A. (2007). *Squalius laietanus*, a new species of cyprinid fish from north-eastern and southern France (Teleostei, Cyprinidae). *Ichthyological Exploitation of Freshwater.*, 18(3): 247-256.

Doadrio, I., Perea, S., Alonso, F. (2007). A new species of the genus *Squalius* Bonaparte, 1837 (Actinopterygii, Cyprinidae) from the Tagus River Basin (Central Spain). *Graellsia*, 63(1): 89-100.

Doadrio, I., Perea, S., Garzón-Heydt, P., González, J. L. (2011). *Ictiofauna Continental Española. Bases para su seguimiento*. Dirección General Medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino, Madrid. 610 pp.

Escala, M.C., Miranda, R. (2002). Guía de identificación de restos óseos de los ciprínidos presentes en España, Escamas, opérculos, cleitros y arcos faríngeos. *Publicaciones de biología de la Universidad de Navarra. Serie Zoológica*, 28: 1-239.

Fernández-Delgado, C., Herrera, M. (1995). Age structure, growth and reproduction of *Leuciscus pyrenaicus* in an intermittent stream in the Guadalquivir river basin, southern Spain. *Journal of Fish Biology*. 46: 371-380.

Sánchez-Pérez, A., Zamora-Marín, J. M. (2021). Cacho – *Squalius pyrenaicus*.
En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. López, P., Martín, J., Torralva, M.
(Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Fernández-Delgado, C., Rincón, P.A., Gálvez-Bravo, L., De Miguel, R.J., Oliva-Paterna, F. J., Moreno-Valcárcel, R., Pino, E., Ramiro, A., Peña, J.P. (2014). Distribución y estado de conservación de los peces dulceacuícolas del río Guadalquivir. Principales Áreas Fluviales para su conservación. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente. Confederación Hidrográfica del Guadalquivir. 277 pp.

Ferreira, M. T., Sousa, L., Santos, J. M., Reino, L., Oliveira, J., Almeida, P. R., Cortes, R. V. (2007). Regional and local environmental correlates of native Iberian fish fauna. *Ecology of Freshwater Fish*, 16 (4): 504–514.

Filipe, A. F., Marques, T. A., Seabra, S., Tiago, P., Ribeiro, F., Moreira da Costa, L., Cowx, I. G., Collares-Pereira, M. J. (2004). Selection of Priority Areas for Fish Conservation in Guadiana River Basin, Iberian Peninsula. *Conservation Biology*, 18: 189-200.

Franco Ruíz, A., Rodríguez de los Santos, M. (2001). *Libro rojo de los vertebrados amenazados de Andalucía*. Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía. Sevilla.

Froese, R., Pauly, D. (Eds.) (2020). FishBase. World Wide Web electronic publication. Available at www.fishbase.org. Version 12/2019 (Accessed January 2020).

Jiménez, J., Lacombe, I., Sancho, V., Risueño, P. (2002). *Peces continentales, anfibios y reptiles de la comunidad valenciana*. Generalitat Valenciana, Conselleria de Medi Ambient. Valencia.

Kottelat, M., Freyhof, J. (2007). *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, and Freyhof, Berlin.

Lobón-Cerviá, J., de Sostoa, A. (1987). El crecimiento del Cacho (*Leuciscus cephalus pyrenaicus* (Günther, 1862) en el río Jarama (cuenca del Tajo). *Doñana, Acta Vertebrata* 14: 51-51.

López de Carrión, M., Díaz, M., Carbonell, R., Bonal, R. (2006). *Libro rojo de los vertebrados de Castilla-La Mancha*. Consejería de Medio Ambiente y Desarrollo Rural. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. Toledo.

Magalhaes, M. F. (1993). Effects of season and body-size on the distribution and diet of the Iberian Chub *Leuciscus pyrenaicus* in a lowland catchment. *Journal of Fish Biology*, 42: 875-888.

Martínez-Capel, F., García de Jalón, D., Werenitzky, D., Baeza, D., Rodilla-Alamá, M. (2009). Microhabitat use by three endemic Iberian cyprinids in Mediterranean rivers (Tagus River Basin, Spain). *Fisheries Management and Ecology*, 16: 52-60.

Mendes, S.L., Machado, M.P., Coelho, M.M., Sousa, V.C. (2021). Genomic data and multi-species demographic modelling uncover past hybridization between currently allopatric freshwater species. *bioRxiv* 585687.

Morales, J. J., Lizana, M., Acera, F. (2004). Ecología trófica de la nutria paleártica *Lutra lutra* en el río Francia (cuenca del Tajo, Salamanca). *Galemys*, 16 (2): 57-77.

Palacios, M. J., Pérez, J., Sánchez, A., Muñoz, P. (coords.) (2010). *Catálogo Regional de Especies Amenazadas de Extremadura. Fauna I*. Consejería de Industria, Energía y medio Ambiente. Junta de Extremadura. Badajoz.

Perea, S., Böhme, M., Zupancic, P., Freyhof, J., Sanda, R., Özulug, M., Abdoli, A., Doadrio, I. (2010). Phylogenetic relationships and biogeographical patterns in Circum-Mediterranean subfamily Leuciscinae (Teleostei, Cyprinidae) inferred from both mitochondrial and nuclear data. *BMC Evolutionary Biology*, 10: 265.

Perea, S., Cobo-Simon, M., Doadrio, I. (2016). Cenozoic tectonic and climatic events in southern Iberian Peninsula: Implications for the evolutionary history of freshwater fish of the genus *Squalius* (Actinopterygii, Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 97: 155-159.

Perea, S., Sousa-Santos, C., Robalo, J., Doadrio, I. (2021). Multilocus phylogeny and systematics of Iberian endemic *Squalius* (Actinopterygii, Leuciscidae). *Zoologica Scripta*, 49(4): 440-457.

Perea, S., Sousa-Santos, C., Robalo, J., Doadrio, I. (2021). Historical biogeography of the Iberian Peninsula: multilocus phylogeny and ancestral area reconstruction for the freshwater fish genus

Sánchez-Pérez, A., Zamora-Marín, J. M. (2021). Cacho – *Squalius pyrenaicus*.
En: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. López, P., Martín, J., Torralva, M.
(Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>

Squalius (Actinopterygii, Leuciscidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(4): 858-886.

Pereira de Almeida, A. R. (2016). *Evolutionary history and genetic diversity of native cyprinids from the Portuguese West region: implications for conservation management*. Thesis Mestrado em Ecologia e Gestão Ambiental. Universidad de Lisboa.

Pires, A. M., Cowx, I. G., Coelho, M. M. (1999). Seasonal changes in fish community structure of intermittent streams in the middle reaches of the Guadiana basin, Portugal. *Journal of Fish Biology*, 54: 235-249.

Pires, A. M., Cowx, I. G., Coelho, M. M. (2000). Life history strategy of *Leuciscus Pyrenaicus* (Cyprinidae) in intermittent streams of the Guadiana Basin (Portugal). *Cybium*, 24 (3): 287-297.

Prenda, J., Granado-Lorencio, C. (1994). Estimaciones del espacio vital y calidad del hábitat a lo largo del invierno en tres especies de peces (Cyprinidae) de un río de régimen mediterráneo. *Doñana, Acta Vertebrata*, 21(1): 61-77.

Reis, J., Collares-Pereira, M. J., Araujo, R. (2014). Host specificity and metamorphosis of the glochidium of the freshwater mussel *Unio tumidiformis* (Bivalvia: Unionidae). *Folia Parasitologica*, 61 (1): 81-89.

Robledano, F., Calvo, J. F., Hernández, V., Aledo, E. (2004). *Libro rojo de los vertebrados de la Región de Murcia*. Consejería de Industria y Medio Ambiente, Murcia.

Soriguer, M. C., Bravo, R., Vallespín, C., Gómez-Cama, C., Hernando, J. A. (2000). Reproductive strategies of two species of cyprinids with Mediterranean regimen (SW Spain). *Archives für Hydrobiologie*, 148: 119-134.

Sousa-Santos, C., Jesus, T.F., Fernandes, C., Robalo, J.I., Coelho, M.M. (2019). Fish diversification at the pace of geomorphological changes: evolutionary history of western Iberian Leuciscinae (Teleostei: Leuciscidae) inferred from multilocus sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 133: 263-285.

Sousa-Santos, C., Robalo, J., Almada, V. (2014). Spawning behaviour of a threatened Iberian cyprinid and its implications for conservation. *Acta Ethologica*, 17: 99-106.

Veza, P., Muñoz-Mas, R., Martínez-Capel, F., Mouton, A. (2015). Random forests to evaluate biotic interactions in fish distribution models. *Environmental Modelling & Software*, 67: 173-183.

Waap, S., Amaral, A. R., Gomes, B., Coelho, M. M. (2011). Multi-locus species tree of the chub genus *Squalius* (Leuciscinae: Cyprinidae) from western Iberia: new insights into its evolutionary history. *Genetica*, 139: 1009-1018.