

Connaissances actuelles sur la situation de l'acoupa rouge en Guyane

Février 2023

Rapport préparé par **Morgana Tagliarolo¹** et **Yann Rousseau¹**
Relecture : **Alain Biseau²**, **Fabian Blanchard¹**

1 Ifremer, UMSR LEEISA, CNRS, Université de Guyane, Ifremer

2 Coordination des expertises halieutiques, Ifremer

RBE/BIODIVHAL/FB 2022-78



Photographie de juvénile de *Cynoscion acoupa* pêché en Guyane (@Ifremer-Yann Rousseau)

Sommaire

1	Introduction	3
2	Variabilité spatio-temporelle des larves et juvéniles	5
2.1	Période de reproduction.....	5
2.2	Variabilité spatio-temporelle des abondances des juvéniles et post-larves	5
2.3	Conclusions et perspectives sur les études des juvéniles et larves	7
3	Données issues de la pêche.....	8
3.1	Captures et effort.....	8
3.2	Structures en taille	10
4	Evaluation des stocks avec des modèles à données limitées.....	11
4.1	SPiCT.....	11
4.2	LBSPR.....	12
5	Conclusions générales.....	14
6	Références	15

1 Introduction

L'acoupa rouge (Fig. 1), *Cynoscion acoupa* (Lacepède 1801) est une espèce à haute valeur commerciale ciblée par la petite pêche côtière artisanale en Guyane Française. En 2021, *C. acoupa* représentait 29% du tonnage moyen estimé et 43% de la valeur moyenne estimée pour cette flottille (Ifremer 2022). Il faut aussi rappeler que cette espèce est également la cible principale des pêcheurs illégaux étrangers et des activités locales informelles non déclarées (Levrel 2012b).

Le dernier rapport IUCN a classé cette espèce comme vulnérable avec un déclin estimé à 30% dans les 20 dernières années (Chao et al. 2021). Cette espèce alimente aussi le marché hautement lucratif des vessies natatoires exportées principalement dans les pays asiatiques (Oliveira et al. 2020).



Fig. 1 : Photographie de *Cynoscion acoupa* pêché en Guyane (@Ifremer-Océanne Petit).

L'acoupa rouge est une espèce avec une large distribution dans l'océan Atlantique occidentale (Fig. 2) et vivant principalement dans des eaux saumâtres où il se nourrit essentiellement de poissons et crustacés au stade adulte (Ton et al. 2016). L'acoupa rouge utilise différents habitats pendant son développement, les juvéniles vivent et se nourrissent généralement dans les estuaires et mangroves, et les adultes dans les eaux côtières (Vane et al. 2018).

Concernant les habitudes alimentaires, Ferreira et al. (2016) ont conclu qu'il y avait une différence dans l'alimentation de *C. acoupa* au cours de son développement. Dans leur travail, le contenu stomacal des juvéniles montrait une prévalence de crustacés (34,3 %) et de mollusques bivalves (17,2 %), tandis que pour les sub-adultes et les adultes, la proportion d'autres poissons était plus élevée (40 % et 48,3 %, respectivement). En Guyane, un travail mené par Ifremer en 2015 (Ton et al., 2016) a montré que la grande majorité des proies ingérées par les acoupa rouge adultes sont des poissons (76 %), suivi de crevettes (20 %) et le reste de l'alimentation étant complété par des proies diverses et en petites proportions, telles que des crabes et des crustacés. Dans une autre étude, Vane et al. (2018) ont montré par des analyses isotopiques des otolithes que le phytoplancton et les algues d'eau douce constituaient la plus grande source d'alimentation pour les juvéniles d'acoupa (12-25cm), les ressources dérivées de la mangrove pouvant être considérées comme négligeables. Ces résultats nécessitent d'être vérifiés en Guyane pour tous les stades du cycle vital. Une étude focalisée sur les signatures isotopiques de plusieurs juvéniles et larves de poissons et crevettes est actuellement en cours et les résultats seront disponibles en 2024 (projet Guyalso financé par la direction scientifique de l'Ifremer).



Fig. 2 : Carte de répartition de *C. acoupa* (Chao et al. 2021).

L'*acoupa* rouge peut atteindre 110 cm de longueur et un poids de 17 kg en Guyane (Léopold 2004) avec une taille à maturité estimée entre 38 et 50 cm (Oliveira et al. 2020). *C. acoupa* est une espèce à haute fécondité avec deux périodes de ponte dans l'année, observées au Brésil pendant la saison des pluies (Almeida et al. 2016; Oliveira et al. 2020). La croissance est estimée comme modérée (Von Bertalanffy k entre 0,13 et 0,28) avec une longévité élevée (10-15 ans) (Oliveira et al. 2020).

Très peu d'études se sont focalisées sur l'évaluation du taux d'exploitation de cette espèce dans les différents pays mais les tendances générales et la perception des pêcheurs semblent suggérer un déclin des stocks (de Souza Junior et al. 2020; Oliveira et al. 2020). Des études montrent une diversité génétique limitée sur l'ensemble de son aire de répartition, ce qui laisse supposer l'existence d'un stock unique avec un brassage génétique continu entre le Brésil et le plateau des Guyanes (Farias et al. 2006; Rodrigues et al. 2008).

En Guyane le dernier diagnostic sur le stock de *C. acoupa* datait de 2012, les analyses montraient une diminution des captures par unité d'effort mais aucun changement significatif dans les tailles au débarquement. L'étude suggérait de diminuer l'effort de 40% pour atteindre le rendement maximal équilibré (Levrel 2012a).

2 Variabilité spatio-temporelle des larves et juvéniles

2.1 Période de reproduction

Le projet FEDER ECOCOT a permis d'effectuer un échantillonnage mensuel sur l'estuaire du Mahury pendant une année (2014-2015). Les résultats obtenus nous permettent d'avoir les tendances de la distribution des abondances des larves et juvéniles de *C. acoupa* sur une année, ce qui reflète la reproduction de l'espèce. Ainsi, les larves et juvéniles d'acoupa rouge étaient plus abondants pendant la saison des pluies, avec un pic vers février/mars, puis un autre moins élevé en mai (Fig. 3). Aucune information n'est encore disponible sur les temps de développement des œufs en larves et juvéniles pour cette espèce mais des études sur d'autres espèces du genre *Cynoscion* ont montré qu'il faut environ 2-3 mois pour passer du stade d'œuf au stage de juvéniles (Boza-Abarca et al. 2016; Boza Abarca et al. 2016). Le pic d'abondances des larves et juvéniles, mesuré par nos prélèvements, correspond donc aux pics de pontes d'œufs de décembre et de mars/avril mesuré dans le nord du Brésil (Almeida et al. 2016).

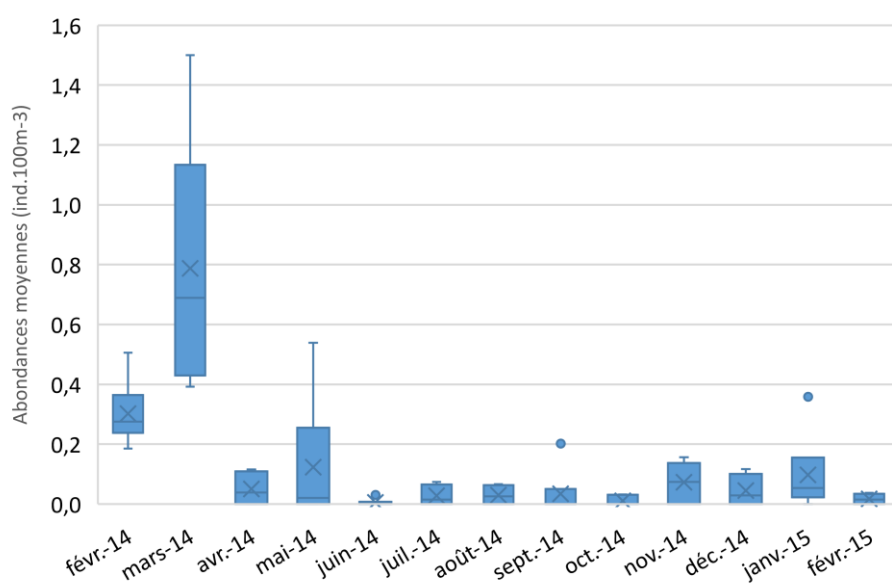
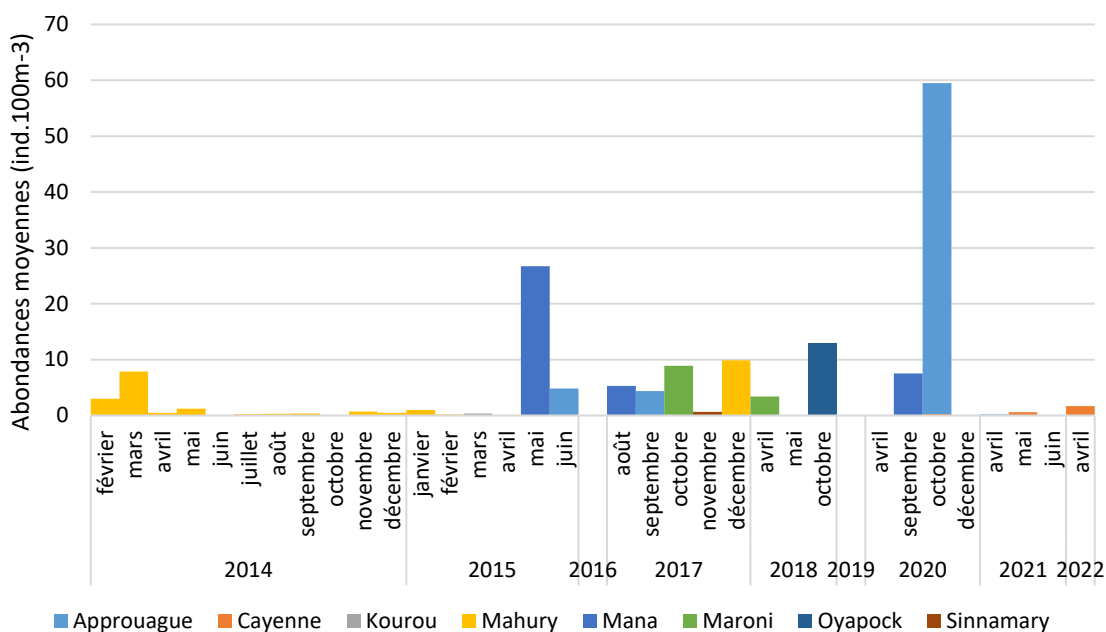


Fig. 3 : Box-plot représentant la variation mensuelle des abondances de larves et juvéniles de *C. acoupa* dans l'estuaire du Mahury.

2.2 Variabilité spatio-temporelle des abondances des juvéniles et post-larves

En synthétisant toutes les données disponibles depuis 2014 (projet FEDER Oyamar et BioCotEs, FEAMP MESH) sur les abondances des juvéniles et post-larves d'acoupa rouge en Guyane, on peut observer une forte variabilité temporelle. L'abondance dépend de la période de reproduction, en relation directe avec l'arrivée des pluies de la saison humide. Le 1er pic d'abondance peut donc varier selon les années, tout comme le 2nd pic en fonction du début et de la durée du petit été de mars (Fig. 4).



		Approuague	Cayenne	Kourou	Mahury	Mana	Maroni	Oyapock	Sinnamary
2014	février				3				
	mars				8				
	avril				0				
	mai				1				
	juin				0				
	juillet				0				
	août				0				
	septembre				0				
	octobre				0				
	novembre				1				
	décembre				0				
	2015	janvier				1			
février					0				
mars				0					
avril									0
mai						27			
juin		5							
2016	août					5			
	septembre	4							
	octobre			0			9		
	novembre								1
2017	décembre				10				
	avril						3		
2018	mai							0	
	octobre							13	
2019	avril		0						
	septembre					8			
	octobre	59	0						
	décembre		0						
2020	avril	0							
	mai		1						
	juin					0			
2021	avril		2						
	avril								

Fig. 4 : Abondance moyenne mensuelle de larves et juvéniles de *C. acoupa* selon l'estuaire étudié (ind.100m³).

Par ailleurs, une forte variabilité spatiale est également constatée (Fig. 4). Les abondances peuvent fluctuer considérablement en fonction des estuaires comme par exemple pendant la saison sèche

(octobre) 2020 où des abondances au moins 6 fois supérieures ont été observées à l'estuaire de l'Approuague par rapport aux autres estuaires.

2.3 Conclusions et perspectives sur les études des juvéniles et larves

Les données disponibles confirment que la reproduction de l'acoupa rouge en Guyane est fortement influencée par la saisonnalité avec deux pics dans la première partie de l'année pendant la saison des pluies. L'ampleur et la période du recrutement varie entre les estuaires et entre les années. Les échantillonnages ponctuels effectués actuellement grâce aux financements de courte durée ne permettent pas la mise en place d'un modèle reliant le stock au recrutement.

Il semble donc judicieux de mettre en place un suivi pérenne sur au moins un site afin de pouvoir identifier des éventuelles anomalies dans la reproduction, liées à des pressions anthropiques ou naturelles, et qui pourraient se répercuter sur le stock côtier. Ainsi, dans le cadre de la mise en place de l'observatoire sur l'estuaire de la rivière de Cayenne, nous proposons d'échantillonner un de nos 5 sites tous les 2 mois sur plusieurs années en utilisant le même protocole. On envisage aussi d'élargir ce type de suivi à d'autres estuaires dans le futur afin d'avoir une meilleure vision des mécanismes reproductifs sur les côtes de Guyane.

3 Données issues de la pêche

3.1 Captures et effort

Le Système d'Information Halieutique (SIH) dispose d'un suivi standard des activités des navires guyanais depuis 2001 grâce à un réseau d'observateurs Ifremer complété par des partenaires sous-traitants. Les données recueillies sont sauvegardées dans un système de stockage de données Ifremer et fournissent des statistiques trimestrielles des navires, effort et production (exclusivement pour les navires inscrits au fichier Flotte de Pêche Communautaire) (Ifremer 2022).

Pour les années précédentes, seules des informations partielles sont disponibles. Entre 1982 et 2001, les données d'effort et les débarquements sont disponibles pour les tapouilles et les canots mais elles ne sont pas standardisées (Bernard 2006). Entre 1975 et 1982, seules les données d'effort sont disponibles (cataloguées par Joel Rosé avec comme source le rôle de pêches des affaires maritimes). Selon Desse (2001), la pêche au filet maillant dérivant est pratiquée en Guyane de façon régulière depuis les années 1970 avec la motorisation de la flottille piroguière, et le filet de type « monofilament » est utilisé depuis les années 1980. D'autres techniques plus artisanales et irrégulières étaient pratiquées avant les années 1970. Dans le cadre de cette étude, on émet donc l'hypothèse que l'activité de pêche artisanale côtière ciblant l'acoupa rouge a débuté en 1975 avec les canots et en 1986 avec les tapouilles.

Une faible partie des acoupas de petite taille ou abimés sont généralement rejetés. Ce pourcentage estimé à 2,26% par Epelboin (2010) a été rajouté à nos estimations d'acoupas débarqués en Guyane. En plus des activités de pêche formelles et suivies, les activités informelles et illégales ciblent aussi les acoupas rouges en Guyane. En l'absence d'informations solides sur ces activités, on a émis l'hypothèse que le taux de pêche informelle guyanaise estimé à 9% par Levrel (2012a) est le même depuis le début de la pêcherie. La contribution de la pêche illégale d'origine étrangère est aussi hautement incertaine et la seule étude disponible suggère que la production locale serait en 2010 2,5 à 3 fois supérieure en considérant les navires illégaux (Levrel 2012b). Vu l'incertitude sur la contribution de la pêche illégale au cours du temps, dans le cadre de cette étude, on a donc émis trois hypothèses sur la contribution de la pêche illégale (Fig. 5) :

- Une hypothèse d'absence de pêche illégale.
- Une hypothèse modérée, avec 50% de pêche illégale avant l'année 2000 et 100% après.
- Une hypothèse forte, avec 50% de pêche illégale avant l'année 2000 et 150% après.

Les estimations des captures depuis 1975 montrent une diminution à la fin des années 90 - début des années 2000, puis une hausse en 2005. Ensuite, les captures semblent stables (Fig. 5).

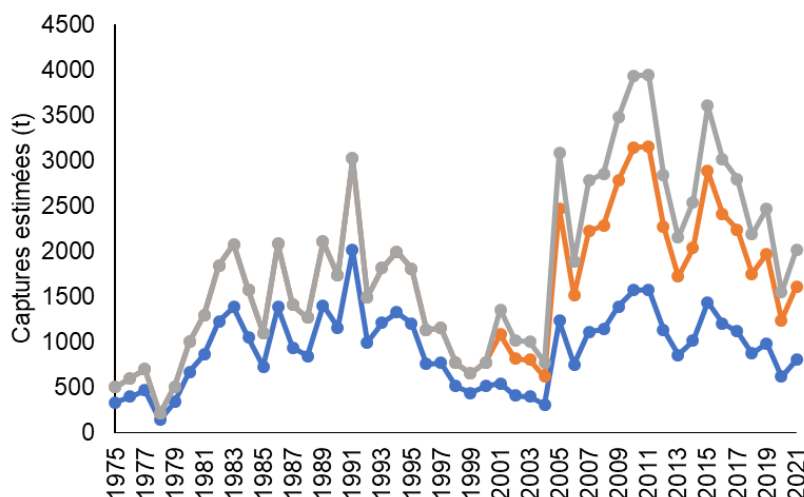


Fig. 5 : Estimations des captures d’acoupa rouge en Guyane selon 3 hypothèses sur la contribution de la pêche illégale étrangère. Bleu : pas de pêche illégale, orange : pêche illégale modérée, gris : pêche illégale forte.

Les Captures par Unité d’Effort (CPUE, tonnes/jours en mer), estimées pour les seuls navires français et en faisant l’hypothèse que la longueur des filets utilisés par jour ne varie pas sur la période, montrent une forte hausse entre 2009 et 2011 pour enfin se stabiliser depuis 2013 (Fig. 6).

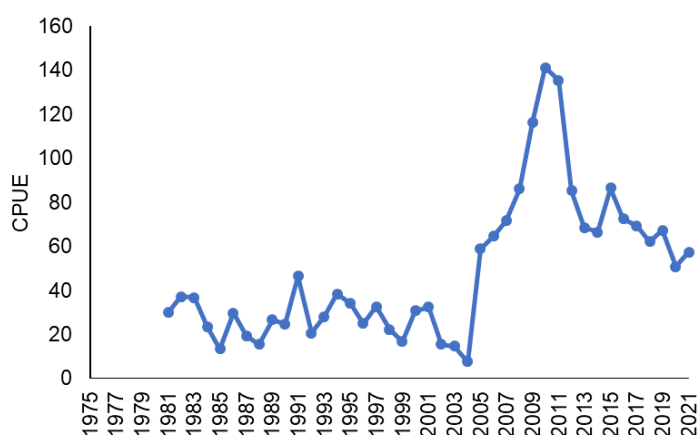


Fig. 6 : Evolution des Captures par Unité d’Effort (CPUE, tonnes/jours en mer) des acoupas rouges en Guyane.

3.2 Structures en taille

Dans le cadre de ses activités d’observatoire, le SIH effectue aussi régulièrement des mesures biologiques permettant d’étudier les structures en taille des débarquements de certaines espèces. Les données de taille au débarquement sont disponibles depuis 2006 mais le protocole d’échantillonnage a changé au cours des années. Un travail de tri et d’homogénéisation des données disponibles a été réalisé en 2021. Les données de fréquence par taille ont été élevées aux captures de tous types de navires confondus car certaines années n’avaient pas assez de mesures pour pouvoir estimer la distribution en taille par type de navire ou maillage. L’élévation à la capture totale annuelle est réalisée grâce à la relation taille/poids disponible. Afin d’améliorer la qualité de ces données, un nouveau protocole d’échantillonnage a été élaboré par le SIH et les relations taille/poids doivent être révisées (SIH 2021).

Les données de taille traitées et disponibles pour analyse vont de 2006 à 2020 (Fig. 7). Les tailles au débarquement sont généralement stables au cours du temps.

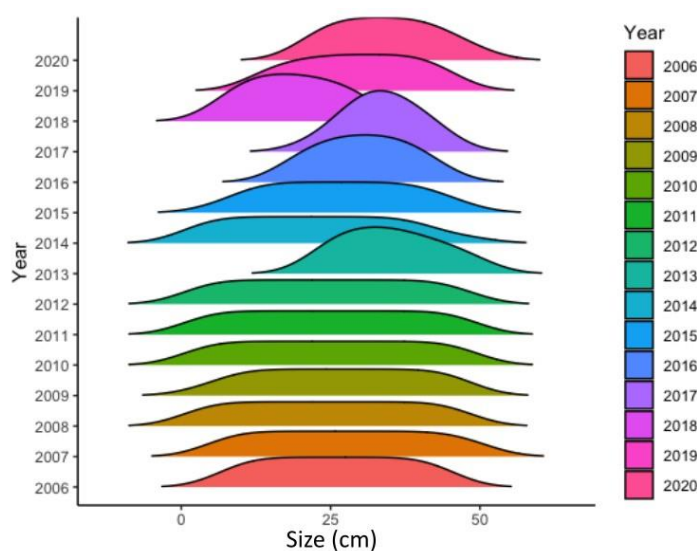


Fig. 7 : Evolution des tailles au débarquement des acoupas rouges en Guyane.

4 Evaluation des stocks avec des modèles à données limitées

Dans le cadre du groupe de travail MULTIFISH, plusieurs modèles à données limitées ont été testés sur les données d'acoupa rouge de la Guyane. Deux de ces modèles, validés par le groupe de travail, sont présentés dans ce rapport.

4.1 SPiCT

La méthode SPiCT (modèle de production excédentaire formulé pour traiter les données manquantes et limitées) ne requiert en entrée qu'une série temporelle d'un indice d'abondance (ici CPUE) et la série de captures dans la zone considérée (Pedersen and Berg 2017). Cette méthode permet d'estimer la biomasse et le taux d'exploitation mais, vu l'incertitude de ce type de modèle, il est préférable d'exprimer les résultats de façon relative (B/B_{msy} , F/F_{msy}).

Les résultats du modèle montrent que la pêche illégale a une forte influence sur le diagnostic de l'état du stock (Fig. 8 & 9). Selon les limites définies par la FAO, la biomasse d'acoupa rouge peut être considérée à un niveau durable seulement sous l'hypothèse d'absence totale d'activités illégales ($B/B_{msy} > 1,2$ pour 2021). Une activité illégale modérée montre un niveau de biomasse proche du MSY et donc à surveiller (B/B_{msy} proche de 1 pour 2021) et une activité illégale forte suggère une biomasse à risque ($B/B_{msy} < 0,8$ pour 2021).

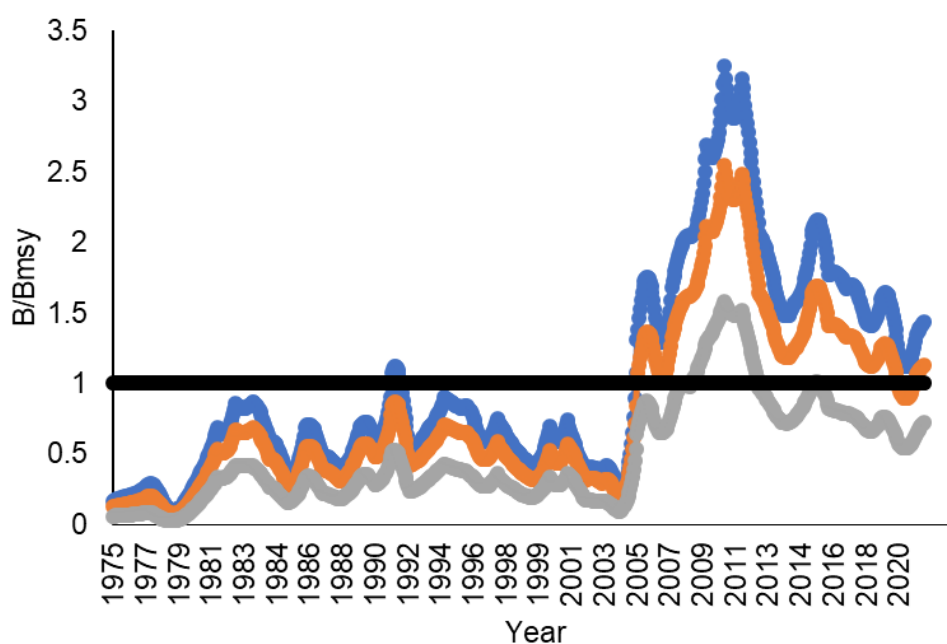


Fig. 8 : Estimations des biomasses relatives (B/B_{msy}) d'acoupa rouge selon 3 hypothèses sur la contribution de la pêche illégale. Bleu : pas de pêche illégale, orange : pêche illégale modérée, gris : pêche illégale forte.

La pression de pêche montre une tendance similaire avec une pression durable en absence d'activités illégales ou avec une activité de pêche illégale modérée ($F/F_{msy} < 0,8$ pour 2021), et un niveau d'exploitation pas durable dans le scénario d'une pêche illégale forte ($F/F_{msy} > 1,2$ pour 2021).

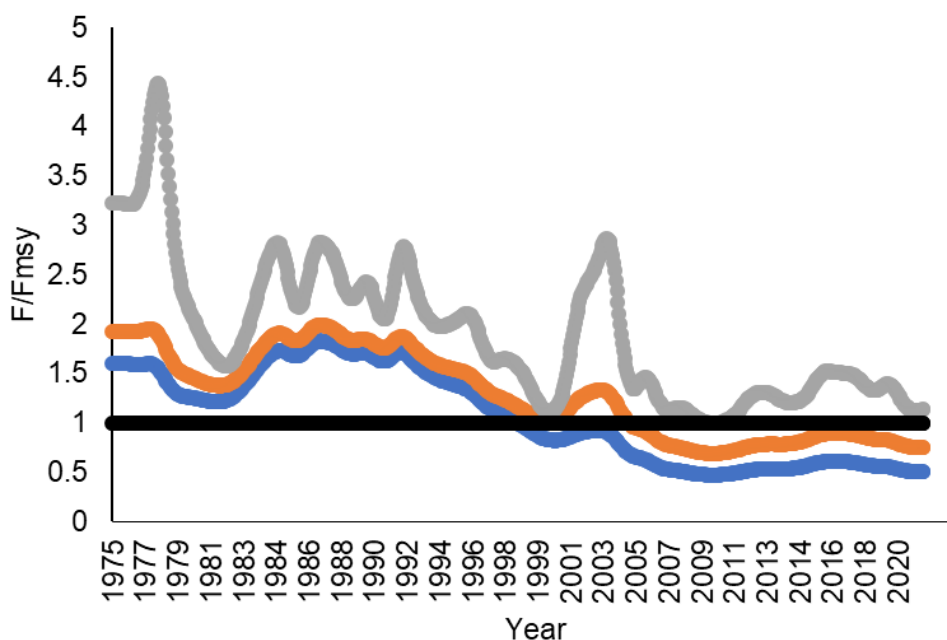


Fig. 9 : Estimations des pressions de pêche relatives (F/F_{msy}) d'acoupa rouge selon 3 hypothèses sur la contribution de la pêche illégale. Bleu : pas de pêche illégale, orange : pêche illégale modérée, gris : pêche illégale forte.

4.2 LBSPR

La méthode LBSPR (length-based spawning potential ratio) est un modèle d'analyse adapté aux stocks à données limitées (Hordyk et al. 2015). Les données nécessaires en entrée sont la distribution en tailles et certains paramètres biologiques (M/K , L_{inf} ; L_{50} et L_{95}). Comme les autres méthodes à données limitées, ces modèles sont hautement sensibles aux paramètres fournis et montrent des fortes incertitudes. Entre les différentes méthodes basées sur les données en taille, LBSPR est considérée comme une des plus précises (Chong et al. 2020). LBSPR fournit une estimation du ratio du potentiel de reproduction (SPR) et du ratio mortalité par pêche sur mortalité naturelle (F/M) et la sélectivité en assumant une courbe logistique. Un stock pêché à des niveaux MSY montre généralement des valeurs de SPR entre 0,35 et 0,4 et un stock proche de l'effondrement montre des valeurs entre 0,1 et 0,15 (Goodyear 1993).

Le modèle LBSPR présenté dans cette étude est uniquement basé sur les données en taille de la pêche légale déclarée car les données de distribution en tailles des captures des navires illégaux étrangers et informels guyanais ne sont pas disponibles pour le moment. Ces résultats peuvent donc être considérés comme représentatifs du stock d'acoupa rouge seulement sous l'hypothèse que la pêche illégale et informelle capture les mêmes structures en taille que la pêche légale.

Les résultats du modèle LBSPR sur les données d'acoupa rouge montrent que le modèle arrive à bien représenter les distributions en tailles disponibles mais ne considère pas les distributions bimodales observées sur les premières années (Fig. 10).

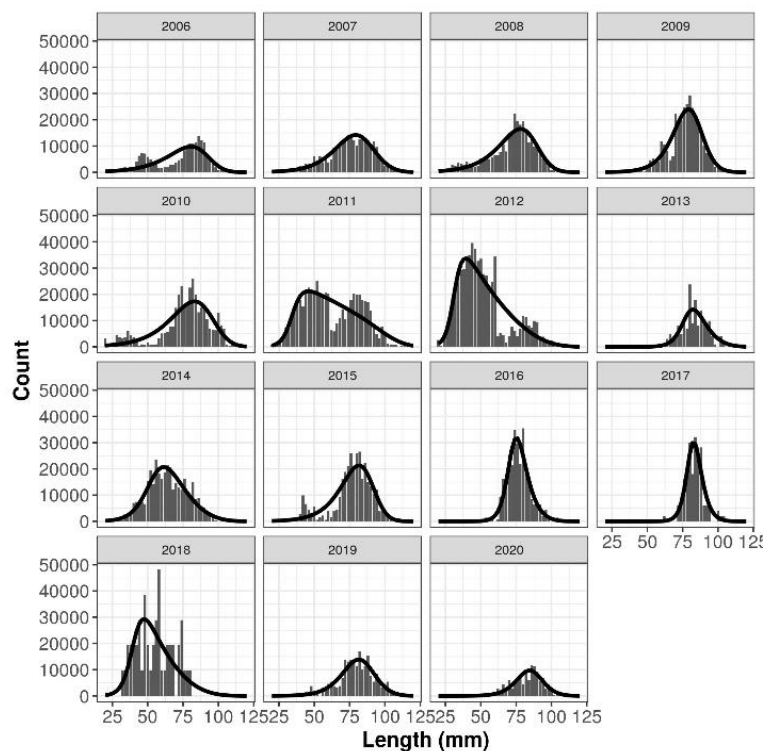


Fig. 10 : Distribution en tailles d’acoupa rouge (barres grises) et ajustement du modèle LBSPR (courbe noire)

Selon le modèle LBSPR, le stock se porte généralement bien avec des valeurs de SPR habituellement supérieures à 0,35 et un ratio F/M généralement supérieur à 1 (Fig. 11).

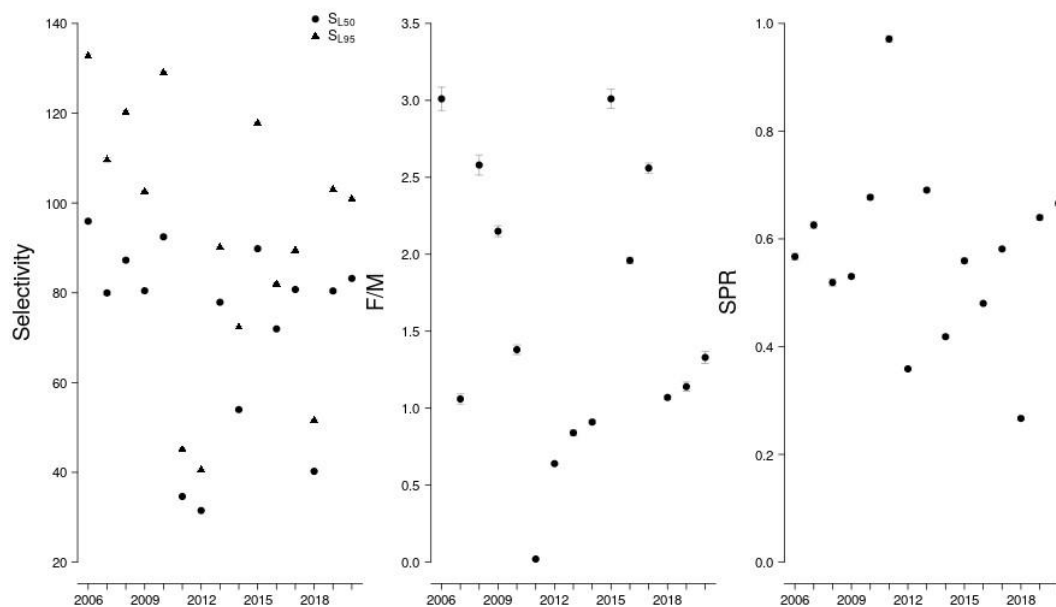


Fig. 11 : Sorties du modèle LBSPR : sélectivité en assumant une courbe logistique, ratio mortalité par pêche sur mortalité naturelle (F/M) et estimation du ratio du potentiel de reproduction (SPR).

5 Conclusions générales

Les données disponibles sur le recrutement et les activités de pêche sont difficilement interprétables et comparables dans le temps car souvent parcellaires ou non standardisées. Pour le moment, seuls des modèles à données limitées peuvent être appliqués. Néanmoins, tous les indicateurs présentés dans ce rapport semblent suggérer que le stock n'est pas en danger imminent mais si on considère l'hypothèse d'une forte activité de pêche illégale, la biomasse est déjà à risque et l'effort n'est pas durable.

En effet, il faut souligner l'effet non négligeable de la pêche illégale sur le stock d'acoupa rouge démontré par le modèle SPiCT. Une évaluation de l'ampleur de ce phénomène est actuellement en cours et ses résultats nous permettront d'améliorer nos évaluations.

Vu l'importance économique de cette espèce pour la pêche artisanale côtière, il apparaît indispensable d'améliorer la qualité et la quantité de données. La mise en place d'un protocole d'échantillonnage régulier des juvéniles dans les estuaires et des études sur la biologie et la reproduction de cette espèce sont nécessaires. Par ailleurs, il faut aussi rappeler que les navires actuellement à disposition des chercheurs ne sont pas les mieux adaptés pour effectuer des activités de pêche expérimentale dans la zone côtière.

6 Références

- Almeida Z, Santos N, Leão H, Carvalho-Neta R, Andrade T (2016) Biologia Reprodutiva da Pescada Amarela (*Cynoscion acoupa*) Capturada na Baía de São Marcos, Maranhão, Brasil. *Biota Amaz* 6:46–54. doi: 10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v6n1p46-54
- Bernard C (2006) Changement climatique, conséquences potentielles pour la biodiversité ichthyologique et pour la pêche côtière en Guyane française entre 1970 et 2005.
- Boza Abarca J, A. M, Chanto J, Artavia K, Calvo E (2016) Spontaneous spawning, ontogeny and growth in captivity of *Cynoscion squamipinnis* (Perciformes: Sciaenidae). Desove espontáneo, ontogenia y crecimiento en cautiverio de *Cynoscion squamipinnis* (Perciformes: Sciaenidae). *Rev Biol Trop* 64:991–1005. doi: 10.15517/rbt.v64i3
- Boza-Abarca J, Ramírez-Alvarado M, Barquero-Chanto J, Calvo-Vargas E, Berrocal-Artavia K (2016) Crecimiento de juveniles de la corvina aguada, *Cynoscion squamipinnis* (Perciformes: Sciaenidae) en cautiverio. *Uniciencia* 30:63–74. doi: 10.15359/ru.30-2.5
- Chao L, Nalovic M, Williams J (2021) IUCN Red List of Threatened Species: *Cynoscion acoupa*.
- Chong L, Mildenerberger TK, Rudd MB, Taylor MH, Cope JM, Branch TA, Wolff M, Stähler M (2020) Performance evaluation of data-limited, length-based stock assessment methods. *ICES J Mar Sci* 77:97–108. doi: 10.1093/icesjms/fsz212
- de Souza Junior OG, Nunes JLG, Silvano RAM (2020) Biology, ecology and behavior of the acoupa weakfish *Cynoscion acoupa* (Lacepède, 1801) according to the local knowledge of fishermen in the northern coast of Brazil. *Mar Policy* 115:103870. doi: 10.1016/j.marpol.2020.103870
- Desse M (2001) L'évolution récente des techniques de pêche en Guyane : de l'estuaire vers la mer. 297.
- Epelboin Y (2010) Observation des rejets de la pêche côtière en Guyane : premières analyses.
- Farias IP, Muniz LB, Astolfi-Filho S, Sampaio I (2006) Isolation and characterization of DNA microsatellite primers for *Cynoscion acoupa*, the most exploited sciaenid fish along the coast of Brazil. *Mol Ecol Notes* 6:660–663. doi: 10.1111/j.1471-8286.2006.01289.x
- Goodyear CP (1993) Spawning stock biomass per recruit in fisheries management: foundation and current use. *Can Spec Publ Fish Aquat Sci* 67–82.
- Hordyk A, Ono K, Sainsbury K, Loneragan N, Prince J (2015) Some explorations of the life history ratios to describe length composition, spawning-per-recruit, and the spawning potential ratio. *ICES J Mar Sci* 72:204–216. doi: 10.1093/icesjms/fst235
- Ifremer S d'Informations (2022) Quartier maritime Cayenne. 2021. Activité des navires de pêche.
- Lacepède BGE (1801) Histoire naturelle des poissons.
- Léopold M (2004) Guide des poissons de mer de Guyane. Editions Quae
- Levrel A (2012a) Diagnostic de *Cynoscion acoupa* (Acoupa rouge) en Guyane française. FRANCE

- Levrel A (2012b) Estimation de la pêche illégale étrangère en Guyane française. FRANCE
- Oliveira CD, LESSA R, Almeida Z, Santana F (2020) Biology and fishery of Acoupa Weakfish *Cynoscion acoupa* (Lacepède, 1801): a review. *Neotropical Biol Conserv* 15:333–349. doi: 10.3897/neotropical.15.e55563
- Pedersen MW, Berg CW (2017) A stochastic surplus production model in continuous time. *Fish Fish* 18:226–243. doi: 10.1111/faf.12174
- Rodrigues R, Schneider H, Santos S, Vallinoto M, Sain-Paul U, Sampaio I (2008) Low levels of genetic diversity depicted from mitochondrial DNA sequences in a heavily exploited marine fish (*Cynoscion acoupa*, Sciaenidae) from the Northern coast of Brazil. *Genet Mol Biol* 31:487–492. doi: 10.1590/S1415-47572008000300015
- SIH (2021) Manuel de l'observateur sur les lieux de débarquements en Outre-Mer Version valable à partir de juillet 2021.
- Ton C, Magraoui A, Blanchard F, Baulier L, Andre H, Grigoletto F, Mansuy E (2016) Structure et dynamique de la biodiversité halieutique dans les eaux guyanaises - Projet STUDY - Rapport Final. FRANCE
- Vane K, Larsen T, Scholz-Böttcher BM, Kopke B, Ekau W (2018) Ontogenetic resource utilization and migration reconstruction with $\delta^{13}\text{C}$ values of essential amino acids in the *Cynoscion acoupa* otolith. *Ecol Evol* 8:9859–9869. doi: 10.1002/ece3.4471