



## FIRST RECORD OF THE ATLANTIC TARPOON *Megalops atlanticus* (ELOPIFORMES: MEGALOPIDAE) IN THE SOUTHEAST PACIFIC, PERU

### PRIMER REGISTRO DEL TARPÓN ATLÁNTICO *Megalops atlanticus* (ELOPIFORMES: MEGALOPIDAE) EN EL PACÍFICO SURORIENTAL, PERÚ

Yuri Hooker<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Universidad Peruana Cayetano Heredia, Facultad de Ciencias e Ingeniería, Laboratorio de Biología Marina, Lima, Perú.

\*Correspondencia. E-mail: [yuhooker@gmail.com](mailto:yuhooker@gmail.com)

Recibido: 07-01-2025, Aceptado: 31-01-2025, Publicado: 10-02-2025

#### ABSTRACT

The tarpon *Megalops atlanticus* Valenciennes, 1847, a native fish of the Atlantic Ocean, is recorded for the first time in the Southeast Pacific region (Peru). It is presumed that about 80 years ago this species crossed from the Atlantic to the Pacific through the Panama Canal, adapting and expanding its distribution to the north and south in the Tropical Eastern Pacific (currently distributed from Guatemala to southern Colombia). A specimen measuring 129 cm in length and 18 kg in weight was recorded, caught by an artisanal fisherman with his net, in the locality of Bonanza, Tumbes, in northern Peru ( $3^{\circ}42'44.47''S$  -  $80^{\circ}44'35.51''W$ ). This is the first record of *Megalops atlanticus* in Peru extending >500 km to the south its distribution range in the eastern Pacific Ocean.

KEYWORDS: migration, biogeography, transoceanic, non-native species

#### RESUMEN

*Megalops atlanticus* Valenciennes, 1847, pez nativo del océano Atlántico, también conocido comúnmente como sábalo o tarpón, ha sido documentado por primera vez en la región del Pacífico Oriental Tropical, específicamente en Perú. Se estima que, hace aproximadamente 80 años, esta especie migró desde el Atlántico al Pacífico a través del Canal de Panamá, adaptándose y ampliando su distribución hacia el norte y el sur en la zona tropical del Pacífico oriental (donde actualmente se encuentra distribuido desde Guatemala hasta el sur de Colombia). En este estudio, se reporta un espécimen de 129 cm de longitud y 18 kg de peso, capturado por un pescador artesanal mediante el uso de red en la localidad de Bonanza, Tumbes, al norte de Perú ( $3^{\circ}42'44.47''S$  -  $80^{\circ}44'35.51''O$ ). Este hallazgo representa el primer registro de *Megalops atlanticus* en Perú, extendiendo su distribución conocida en el Pacífico oriental más de 500 km hacia el sur.

PALABRAS CLAVE: migración, biogeografía, transoceánica, especies alóctonas

#### 1. INTRODUCTION

The Atlantic Tarpon *Megalops atlanticus* Valenciennes, 1847 has a wide geographic distribution in the western and eastern Atlantic Ocean, supporting valuable subsistence, commercial, and recreational fisheries (ADAMS *et al.*, 2019). Mature Atlantic Tarpons undertake extensive seasonal migrations over thousands of kilometers across state and national jurisdictional boundaries, while those of others species have more local movements in estuaries and bays (LUO *et al.*, 2019; STEPHENS *et al.*, 2024).

#### 1. INTRODUCCIÓN

El tarpón atlántico, *Megalops atlanticus* Valenciennes, 1847, presenta amplia distribución geográfica en el Atlántico occidental y oriental, donde sostiene pesquerías de subsistencia, comerciales y recreativas de gran importancia (ADAMS *et al.*, 2019). Los ejemplares adultos de esta especie, realizan migraciones estacionales de gran envergadura, recorriendo miles de kilómetros a través de límites estatales y nacionales, mientras que los de otras especies presentan movimientos más restringidos, limitados a estuarios y bahías (LUO *et al.*, 2019; STEPHENS *et al.*, 2024).

Atlantic tarpon is classified as Vulnerable by the International Union for Conservation of Nature (IUCN) given significant population declines since the 1970s due to commercial and subsistence capture, water quality, and habitat degradation (ADAMS *et al.*, 2019). Throughout its distribution area, this species is also considered a highly prized sportfish and supports a multi-million-dollar recreational fishery, especially in the Caribbean and Gulf of Mexico (GRIFFIN *et al.*, 2023). Tarpons are euryhaline fish that migrate into estuaries and rivers, with documented occurrences in Lake Nicaragua, reaching it via the San Juan River, a 195 km journey through freshwater (LUO *et al.*, 2019). The opening of the Panama Canal  $\geq 100$  years ago created a migration route between the Caribbean Sea and the Pacific Ocean for euryhaline marine organisms such as *M. atlanticus*, which can cope with the freshwater conditions inside this Canal (HILDEBRAND, 1937, 1939; MCCOSKER & DAWSON, 1975; CASTELLANOS-GALINDO *et al.*, 2020).

Since SWANSON's (1946) report of an adult specimen in Panama Bay, this species has been gradually expanding its range both north and south, reaching its current distribution range from Guatemala to southern Colombia. The various small juveniles found far from the Pacific entrance of the Panama Canal indicate that the species may be reproducing in the eastern Pacific (CASTELLANOS-GALINDO *et al.*, 2019).

## 2. MATERIAL AND METHODS

The capture of a *M. atlanticus* individual was documented through photographs provided by Peruvian artisanal fisherman Victor Cisneros Peña for identification. He was interviewed to gather details on the date, location, fishing gear used, and the specimen's size and weight.

Clasificado como Vulnerable por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), *Megalops atlanticus* ha experimentado un declive poblacional significativo desde la década de 1970, atribuido principalmente a la captura comercial y de subsistencia, la degradación de la calidad del agua y la pérdida de hábitat (ADAMS *et al.*, 2019). A lo largo de su área de distribución, esta especie es altamente apreciada en la pesca deportiva, sustentando una industria creativa que genera millones de dólares anuales, especialmente en el Caribe y el Golfo de México (GRIFFIN *et al.*, 2023). Debido a su naturaleza eurihalina, *M. atlanticus* tiene la capacidad de ingresar a estuarios y ríos, con registros documentados en el Lago Nicaragua, al cual llega tras un recorrido en agua dulce de 195 km a través del río San Juan (LUO *et al.*, 2019). La apertura del Canal de Panamá hace más de un siglo, estableció una ruta migratoria entre el Mar Caribe y el Océano Pacífico para organismos marinos eurihalinos, como el tarpón atlántico, que pueden tolerar las condiciones de agua dulce presentes en el canal (HILDEBRAND 1937, 1939; MCCOSKER & DAWSON, 1975; CASTELLANOS-GALINDO *et al.*, 2020).

Desde el primer registro de un ejemplar adulto en la Bahía de Panamá reportado por SWANSON (1946), esta especie ha expandido gradualmente su distribución hacia el norte y el sur, alcanzando actualmente un rango que se extiende desde Guatemala hasta el sur de Colombia. La presencia de numerosos ejemplares juveniles a distancias considerables de la entrada pacífica del Canal de Panamá sugiere que *Megalops atlanticus* podría estar reproduciéndose en aguas del Pacífico oriental (CASTELLANOS-GALINDO *et al.*, 2019).

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS

Se documentó la captura de un ejemplar de *Megalops atlanticus* mediante fotografías proporcionadas por el pescador artesanal peruano Víctor Cisneros Peña, quien las facilitó para su identificación. Posteriormente, se llevó a cabo una entrevista con el pescador para obtener información específica sobre la fecha de captura, la localización exacta, el arte de pesca empleado, las dimensiones y peso del espécimen.

### 3. RESULTS

Phylum: Chordata  
Class: Actinopterygii  
Order: Elopiformes  
Family: Megalopidae

*Megalops atlanticus* Valenciennes, 1847

**Record:** A specimen measuring 129 cm of total length and weight 18 kg (Figs. 1, 2), was captured on July 2, 2024, near the shore on a sandy bottom in Bonanza, Tumbes ( $3^{\circ}42'44.47"S$  -  $80^{\circ}44'35.51"W$ ), approximately 10 meters from the coastline (Fig. 3). It was caught using a curtain net with a 16 cm mesh opening by Victor Cisneros Peña. The specimen was not preserved, as it was consumed by local residents. Identification was conducted based on photographs.

**Diagnostic characters:** The specimen has an elongated, laterally compressed body; a short,

### 3. RESULTADOS

Phylum: Chordata  
Clase: Actinopterygii  
Orden: Elopiformes  
Familia: Megalopidae

*Megalops atlanticus* Valenciennes, 1847

**Registro:** un ejemplar de *Megalops atlanticus* con longitud total de 129 cm y peso de 18 kg (Figs. 1, 2), fue capturado el 2 de julio del 2024 en las cercanías de la costa, sobre fondo arenoso, en la localidad de Bonanza, Tumbes ( $3^{\circ}42'44,47"S$  -  $80^{\circ}44'35,51"\text{O}$ ) a 10 metros de la orilla (Fig. 3). Para su captura, se empleó una red de cortina con una abertura de malla de 16 cm. El espécimen fue capturado por el pescador artesanal Víctor Cisneros Peña. Sin embargo, no fue posible preservar el ejemplar para su estudio, ya que fue consumido por los habitantes de la zona. La identificación de la especie se realizó mediante el análisis de fotografías proporcionadas por el mismo pescador.



Figure 1. *Megalops atlanticus* specimen captured in Bonanza, Tumbes, Peru, on July 2, 2024.  
(Photo: Victor Cisneros Peña)

Figura 1.- Ejemplar de *Megalops atlanticus*, capturado en Bonanza, Tumbes, Perú, 2 de julio del 2024.  
(Fotografía Victor Cisneros Peña)



Figure 2. *Megalops atlanticus* specimen captured in Bonanza, Tumbes, Peru, on July 2, 2024, next to its captor. (Photo: Victor Cisneros Peña)

Figura 2.- Ejemplar de *Megalops atlanticus* capturado en Bonanza, Tumbes, Perú. 2 de julio del 2024. (Fotografía Víctor Cisneros Peña)

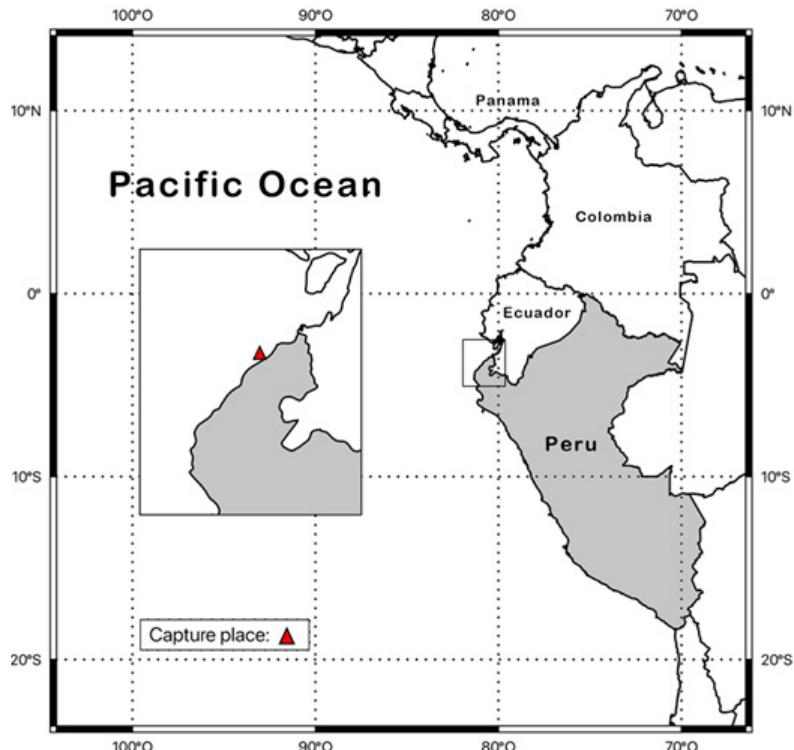


Figure 3. Location map of the capture site of *Megalops atlanticus* in Peru

Figura 3.- Mapa de localización del sitio de captura de *Megalops atlanticus* en Perú

deep head with a straight upper profile and convex lower profile; large eyes; and a large, oblique mouth with an upper opening and a projecting lower jaw. The anal fin base is much longer than the dorsal fin base, the pelvic fins are located on the abdomen, and the tail fin is large and deeply forked. According to ROBERTSON *et al.* (2024), it possesses an elongated bony plate between the lower jaws. Its teeth are small and simple, found on the jaws, the roof of the mouth, the tongue, and the lower base of the gill arches. The fins lack spines, with a single dorsal fin containing 13–21 rays, the last of which is filamentous. The lateral line is complete, with tubes branching over the surface of the lateral line scales. The scales are very large and smooth. The color of the specimen captured in Peru matches that described for the species: bright silver, dark back and gray fins, except for the anal fin which is white with a gray edge.

**Known distribution:** In the western Atlantic, this species ranges from Nova Scotia, Canada, to southern Brazil, encompassing the entire Gulf of Mexico and the Caribbean, where the largest populations are found. In the eastern Atlantic, it occurs from Mauritania to Angola, with exceptional records in Portugal, Spain, the Azores, and the Atlantic coast of France (FROESE & PAULY, 2024; BAÑÓN *et al.*, 2019; ADAMS *et al.*, 2019). In the Pacific Ocean, its distribution extends from Guatemala to the mouth of the Mira River, in Nariño, southern Colombian Pacific (CASTELLANOS-GALINDO *et al.*, 2019; NEIRA & ACERO, 2016; BARRAZA, 2018). With this new record, its range is extended > 500 km south to Bonanza, Tumbes, Peru ( $3^{\circ}42'44.47''S$  -  $80^{\circ}44'35.51''W$ ), in the southeastern Pacific Ocean.

#### 4. DISCUSSION

There is no possibility of misidentifying the captured specimen since there is no other species of this family in the eastern Pacific Ocean and no other species from other fish families that resembles it. In the Indo-Pacific, a congeneric species, *Megalops cyprinoides*, is present; however, it does not exceed 60 cm in length and is primarily

**Caracteres diagnósticos:** El espécimen exhibe un cuerpo alargado y fuertemente comprimido; cabeza corta y profunda, con un perfil superior recto e inferior convexo; ojos de gran tamaño; boca grande y oblicua, orientada hacia arriba, con la mandíbula inferior prominente; la base de la aleta anal es significativamente más larga que la de la aleta dorsal; aletas pélvicas situadas en la región abdominal; aleta caudal grande y profundamente bifurcada. De acuerdo con ROBERTSON *et al.* (2024) se distingue por la presencia de una placa ósea alargada entre las mandíbulas inferiores; dientes pequeños y simples, distribuidos en las mandíbulas, el paladar, la lengua y la base inferior de los arcos branquiales; aletas desprovistas de espinas; una única aleta dorsal con 13-21 radios, el último de ellos filamentoso; línea lateral completa, con tubos con ramificaciones que irradian sobre la superficie de las escamas de la línea lateral; escamas de gran tamaño y superficie lisa. El color del espécimen capturado en Perú concuerda con la descrita para la especie: plateado brillante, dorso oscuro y aletas grises, excepto la aleta anal que es blanca con el borde gris.

**Distribución conocida:** En el Atlántico occidental, su distribución abarca desde Nueva Escocia, Canadá, hasta el sur de Brasil, incluyendo el Golfo de México y el Caribe, donde se concentran las poblaciones más abundantes. En el Atlántico oriental, se extiende desde Mauritania hasta Angola, con registros excepcionales en Portugal, España, las Azores y la costa atlántica de Francia (FROESE & PAULY, 2024; BAÑÓN *et al.*, 2019; ADAMS *et al.*, 2019). En el Océano Pacífico, su rango de distribución se extiende desde Guatemala hasta la desembocadura del río Mira, en el departamento de Nariño, en el sur del Pacífico colombiano (CASTELLANOS-GALINDO *et al.*, 2019; NEIRA & ACERO, 2016; BARRAZA, 2018). Con este registro, su distribución se amplía más de 500 km hacia el sur, llegando hasta Bonanza, Tumbes, Perú ( $3^{\circ}42'44.47''S$  -  $80^{\circ}44'35.51''O$ ), en el Pacífico suroriental.

#### 4. DISCUSIÓN

La identificación del espécimen capturado no presenta posibilidad de error, ya que no existen otras especies de esta familia en el Pacífico oriental, ni especies de otras familias de peces que presenten características similares. En la región Indo-Pacífico se encuentra *Megalops cyprinoides*, la otra especie del género, la cual no supera los 60 cm de longitud y se diferencia principalmente por poseer ojos

distinguished by its proportionally larger eyes compared to *Megalops atlanticus*. There are no records of *M. cyprinoides* in the eastern Pacific, with its known distribution extending no further east than the Marquesas Islands (ROBERTSON *et al.*, 2024).

The introduction of aquatic species beyond their native ranges has been increasing globally due to various factors, including shipping, pet trade, and aquaculture (YU *et al.*, 2024; HIXON *et al.*, 2016; COSTELLO *et al.*, 2022). The construction of canals for commercial navigation, such as the Suez and Panama Canals, has facilitated the transoceanic dispersal of species between previously unconnected marine regions. CASTELLANOS-GALINDO *et al.* (2020) reported 11 previously unrecorded marine fish species—primarily of Caribbean origin—within the freshwater Lake Gatun inside the Panama Canal, following its recent expansion. These species have the potential to disperse into the Pacific Ocean, as *Megalops atlanticus* did more than 80 years ago.

Continuous monitoring of local fisheries catches in Peru and the surrounding region is essential to assess the relative abundance of *Megalops atlanticus* and detect the presence of other potential non-native fish species. Additional Atlantic-origin species may have gone unnoticed due to their morphological similarity to closely related taxa in the Eastern Pacific, in particular, species from the families Gerreidae, Centropomidae, Mugilidae, and Elopidae - known for their broad tolerance to brackish and freshwater environments - are potential candidates for transiting through the Panama Canal.

The presence of *M. atlanticus* in the Eastern Pacific Ocean suggests shifts in the composition of local ecosystems and highlights the Panama Canal's role as a major pathway for species dispersal in both directions. However, the ecological impact of this species remains unknown, as does its potential influence on Pacific fisheries.

proporcionalmente más grandes que *M. atlanticus*. Cabe destacar que no hay registros de *M. cyprinoides* en el Pacífico oriental, y su distribución no se extiende más al este que las islas Marquesas en el Pacífico (ROBERTSON *et al.*, 2024).

La introducción de especies acuáticas fuera de sus áreas de distribución natural ha aumentado a nivel global debido a factores como el transporte marítimo, el comercio de especies ornamentales y la acuicultura (YU *et al.*, 2024; HIXON *et al.*, 2016; COSTELLO *et al.*, 2022). La construcción de canales para establecer rutas comerciales, como el Canal de Suez y el Canal de Panamá, ha facilitado la dispersión transoceánica de especies entre masas de agua que no estaban conectadas en tiempos geológicos recientes. CASTELLANOS-GALINDO *et al.* (2020) registraron 11 especies de peces marinos no reportadas previamente, en su mayoría de origen caribeño, en el lago Gatún, un cuerpo de agua dulce dentro del Canal de Panamá, tras su reciente ampliación. Estas especies tienen el potencial de cruzar al Océano Pacífico, tal como ocurrió con *M. atlanticus* hace más de 80 años.

Es crucial mantener el monitoreo de las capturas en las pesquerías locales de Perú y la región para evaluar la abundancia relativa de *Megalops atlanticus* y detectar la posible llegada de otras especies alloctonas. Algunas especies de peces de origen atlántico podrían haber pasado desapercibidas debido a la presencia de taxones emparentados en el Pacífico oriental, en particular, aquellas de las familias Gerreidae, Centropomidae, Mugilidae y Elopidae, caracterizadas por su amplia tolerancia a aguas salobres y dulces, y que representan a candidatas potenciales de haber completado el tránsito a través del Canal de Panamá.

La presencia de *Megalops atlanticus* en el Pacífico oriental sugiere una alteración en la estructura de los ecosistemas donde se establece y evidencia el papel del Canal de Panamá como un corredor biogeográfico que facilita la dispersión de especies en ambas direcciones. Sin embargo, su impacto ecológico y su posible influencia en las pesquerías locales del Pacífico aún son inciertos, lo que resalta la necesidad de continuar con investigaciones que permitan comprender sus implicaciones a largo plazo.

## Acknowledgments

Special thanks to Victor Cisneros Peña, from the locality of Bonanza, Tumbes, Peru, for capturing the specimen that supports this record and for providing valuable biological data, capture location details, and photographs.

## Agradecimientos

Se expresa un especial agradecimiento a Víctor Cisneros Peña, de la localidad de Bonanza, Tumbes, Perú, por la captura del ejemplar que respalda este registro y por proporcionar los datos biológicos, la ubicación de la captura y el material fotográfico del espécimen.

## 5. REFERENCES

- ADAMS, A., GUINDON, K., HORODYSKY, A., MACDONALD, T., McBRIDE, R., SHENKER, J. & WARD, R. (2019). *Megalops atlanticus* (errata version published in 2020). *The IUCN Red List of Threatened Species*, e.T191823A174796143.en <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T191823A174796143.en>
- BAÑÓN, R., FARIAS, C., DE CARLOS, A., ARRONTE, J. C., VARELA, J. L., ARIAS, A., BARROS-GARCÍA, D. & GONZALEZ-ORTEGON, E. (2019). New record and revised list of *Megalops atlanticus* (Elopiformes: Megalopidae) from Atlantic European waters. *Cybium*, 43(2), 203-207. <https://doi.org/10.26028/cybium/2019-423-009>
- BARRAZA, J. E. (2018). New distribution record of *Megalops atlanticus* Valenciennes, 1847 (Elopiformes, Megalopidae) in El Salvador, Eastern Pacific Ocean. *Check list*, 14(5), 933-935. <https://doi.org/10.15560/14.5.933>
- CASTELLANOS-GALINDO, G. A., ROBERTSON, D. R., SHARPE, D. M. T. & TORCHIN, M. E. (2020). A new wave of marine fish invasions through the Panama and Suez canals. *Nature Ecology & Evolution*, 4(11), 1444-1446. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01301-2>
- CASTELLANOS-GALINDO, G. A., ROBERTSON, D. R., PACHECO-CHAVES, B., ANGULO, A. & CHONG-MONTENEGRO, C. (2019). Atlantic Tarpon in the Tropical Eastern Pacific 80 years after it first crossed the Panama Canal. *Rev Fish Biol Fisheries*, 29, 401-416. <https://doi.org/10.1007/s11160-019-09565-z>
- COSTELLO, K. E., LYNCH, S. A., McALLEN, R., O'RIORDAN, R. M. & CULLOTY, S. C. (2022). Assessing the potential for invasive species introductions and secondary spread using vessel movements in maritime ports. *Marine Pollution Bulletin*, 177, 113496. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113496>
- FROESE, R. & PAULY, D. (Eds.). (2024). *Megalops atlanticus*. FishBase. Consultado en febrero 2024. <https://www.fishbase.se/summary/1079>
- GRiffin, L. P., CASSELBERRY, G. A., MARKOWITZ, E. M., BROWNSCOMBE, J. W., ADAMS, A. J., HORN, B., COOKE, S. J. & DANYLCHUK, A. J. (2023). Angler and guide perceptions provide insights into the status and threats of the Atlantic tarpon (*Megalops atlanticus*) fishery. *Marine Policy*, 151, 105569. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2023.105569>
- HILDEBRAND, S. F. (1937). The tarpon in the Panama Canal. *The Scientific Monthly*, 44, 239-248. <https://www.jstor.org/stable/16181>
- HILDEBRAND, S. F. (1939). The Panama Canal as a passageway for fishes, with lists and remarks on the fishes and invertebrates observed. *Zoologica*, 24, 15-45.
- HIXON, M. A., GREEN S. J., ALBINS, M. A., AKINS, J. L. & MORRIS JR., J.A. (2016) Lionfish: a major marine invasion. *Mar Ecol Prog Ser.*, 558, 161-165. <https://doi.org/10.3354/meps11909>
- LUO, J., AULT, J. S., UNGAR, B. T., SMITH, S. G., LARKIN, M. F., DAVIDSON, T. N., BRYAN, D. R., FARMER, N.A., HOLT S.A., ALFORD A. S., ADAMS A. J., HUMSTON, R., MARTON A.S., MANGUM D., KLEPPINGER R., REQUEJO, A. & ROBERTSON, J. (2019). Migrations and movements of Atlantic tarpon revealed by two decades of satellite tagging. *Fish and Fisheries*, 00, 1-29. <https://doi.org/10.1111/faf.12430>
- McCOSKER, J. E. & DAWSON, C.E. (1975) Biotic passage through the Panama Canal, with particular reference to fishes. *Marine Biology*, 30, 343-351. <https://doi.org/10.1007/BF00390639>
- NEIRA, A. & ACERO P., A. (2016). *Megalops atlanticus* (Megalopidae), un nuevo pez en el Océano Pacífico; información sobre su importancia pesquera. *Revista MVZ Córdoba*, 21(3), 5525-5534. <https://doi.org/10.21897/rmvz.826>
- ROBERTSON, D., ALLEN, G., PEÑA, E. & ESTAPE, A. (2024). *Peces Costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea* (Versión 3.0). Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. <https://biogeodb.stri.si.edu/sftep/es/thefishes/taxon/2544>
- STEPHENS, S. A., DANCE, M.A., ZAPP SLUIS, M., KLINE, R. J., STREICH, M.K., STUNZ, G. W., ADAMS, A. J., DAVID WELLS, R. J. & ROOKER, J. R. (2024). Spatial distribution and movement of the Atlantic tarpon (*Megalops atlanticus*) in the northern Gulf of Mexico. *Plos One*, 19(3), e0298394. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0298394>
- SWANSON, P. L. (1946). Tarpon in the Pacific. *Copeia*, (3), 175. <https://doi.org/10.2307/1438751>
- YU, R., WU, Q., LI, F., ZHAN, A., ZHOU, J. & LI, S. (2024). Risk Assessment of Invasive Aquatic Species and a Survey of Fish Diversity Using Environmental DNA Metabarcoding Analysis in Shanghai. *Diversity*, 16, 29. <https://doi.org/10.3390/d16010029>