

La investigación reportada en esta tesis es parte de los programas de investigación del CICESE (Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California).

La investigación fue financiada por el CONAHCYT (Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías).

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México). El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo o titular de los Derechos de Autor.

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Maestría en Ciencias
en Ecología Marina**

**Influencia de la complejidad del hábitat en la composición y
estructura del ensamblaje de peces criptobentónicos en
arrecifes del Pacífico Tropical Oriental**

Tesis
para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Luis Manuel Jáquez Domínguez

Ensenada, Baja California, México
2023

Tesis defendida por
Luis Manuel Jáquez Domínguez

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. Omar Valencia Méndez
Director de tesis

Dra. Lydia Betty Ladah

Dr. Heriberto Márquez Becerra



Dr. Rafael Andrés Cabral Tena
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dra. Ana Denise Re Araujo
Directora de Estudios de Posgrado

Resumen de la tesis que presenta **Luis Manuel Jáquez Domínguez** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Influencia de la complejidad del hábitat en la composición y estructura del ensamblaje de peces criptobentónicos en arrecifes del Pacífico Tropical Oriental

Resumen aprobado por:

Dr. Omar Valencia Méndez
Director de tesis

Los peces arrecifales criptobentónicos (PACB) son un grupo muy diverso y abundante el cual se caracteriza por peces de tamaño corporal < 5 cm en su etapa adulta con fuerte asociación con el bentos. A pesar de su importancia ecológica, este grupo se ha estudiado muy poco, por lo que no se conoce a detalle la influencia de la tridimensionalidad y la complejidad del hábitat (CH) con la riqueza, abundancia y biomasa de PACB. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue estimar la CH a partir del modelado fotogramétrico de la rugosidad 3D para evaluar su influencia en el ensamblaje de PACB en tres arrecifes rocoso-coralinos del Pacífico Tropical Oriental. Los resultados evidenciaron relaciones positivas y significativas entre variables de CH con las variables biológicas, lo que demostró la importancia de la tridimensionalidad del hábitat sobre el ensamblaje de PACB; sin embargo, estas relaciones fueron débiles y variables dependiendo de la escala, región de análisis o especies. La riqueza de especies, abundancia y biomasa de PACB se relacionó significativamente con los diferentes tipos de cobertura bentónica; sin embargo, contrario a lo que se esperaba, el porcentaje de cobertura coralina se correlacionó negativamente con la riqueza y abundancia de PACB. Inversamente, el porcentaje de cobertura rocosa se correlacionó positivamente con la riqueza, abundancia y biomasa; sin embargo, estos resultados variaron dependiendo la región de estudio. Se obtuvieron diferencias significativas de las variables biológicas entre los diferentes tipos de microhábitats con valores significativamente mayores en microhábitats constituidos por roca y corales masivos, mientras que los valores más bajos se observaron en corales ramificados. Se registraron diferencias entre regiones, aunque no se observó un patrón latitudinal claro en la riqueza, abundancia y biomasa. Los resultados de este estudio contribuyen de forma importante al conocimiento de los PACB y forman una línea base para entender los retos que enfrentará este grupo ante los cambios en la complejidad del hábitat en el futuro.

Palabras clave: Peces crípticos, complejidad del hábitat, fotogrametría, arrecife, coral

Abstract of the thesis presented by **Luis Manuel Jáquez Domínguez** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Influence of habitat complexity on the composition and structure of cryptobenthic fish assemblage in reefs of the Eastern Tropical Pacific

Abstract approved by:

PhD. Omar Valencia Méndez
Thesis Director

Cryptobenthic reef fish (PACB) are a highly diverse and abundant group characterized by fish with an adult body size < 5 cm and a strong association with the benthos. Despite their ecological importance, this group has been poorly studied, and how these fish respond to the three-dimensional structure and habitat complexity (CH) of the benthic environment remains unknown. The objective of this study was to estimate CH through photogrammetric modeling of 3D rugosity and assess relationships with PACB assemblages in three rocky-coral reefs sites in the Eastern Tropical Pacific. Positive and significant relationships between CH and biological variables were found, demonstrating the importance of habitat three-dimensionality for PACB assemblages. However, these relationships were weak and variable and depended greatly on spatial scale and region. Species richness, abundance, and biomass of PACB were significantly correlated to diverse types of benthic cover, but contrary to expectations, coral cover was negatively correlated with PACB richness and abundance. Conversely, rocky substrate was positively correlated with richness, abundance, and biomass, although these results varied depending on the study region. Significant differences were found in biological variables among different microhabitats. Contrary to expectations, significantly higher values were observed in microhabitats composed of rock and massive corals, while the lowest values were observed in branched corals for all biological variables. Differences between regions were evident; however, no clear latitudinal pattern was observed in terms of richness, abundance, and biomass. The findings of this study contribute to the understanding of PACB and serve as a baseline for evaluating responses to future changes in CH.

Keywords: Cryptic fish, habitat complexity, photogrammetry, coral reef

Dedicatoria

A mi familia: su apoyo constante y creencia en mí me ha dado la valentía para perseguir mis sueños y explorar nuevos horizontes en el campo de la ciencia. Cada uno de ustedes ha sido mi ayuda y mi inspiración, recordándome que nunca estoy solo en este viaje.

A Valeria: tu apoyo incondicional y tu amor me han dado la determinación necesaria para superar desafíos y alcanzar metas cada vez más altas. Tu presencia a mi lado me llena de motivación y esperanza. Eres mi faro en momentos difíciles y mi mayor aliada en el camino. Te amo.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE) el cual ha sido mi hogar intelectual, un lugar donde he encontrado un ambiente estimulante y colaborativo para explorar nuevas fronteras del conocimiento. Los recursos, instalaciones y la experiencia de su equipo académico han sido esenciales en el desarrollo de mis investigaciones y proyectos.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT): quiero expresar mi profunda gratitud por su continua inversión y respaldo en el ámbito de la ciencia y la investigación en México. Su visión y apoyo financiero han permitido que muchos científicos y estudiantes (como yo), puedan dedicarse a su vocación y contribuir al avance de la sociedad a través del conocimiento.

A mi director Dr. Omar Valencia Méndez, no solo por su amistad y confianza, sino por su compromiso y disponibilidad a la hora de planificar y elaborar el presente trabajo. También, a la Dra. Lydia Betty Ladah y el Dr. Heriberto Márquez Becerra por aceptar ser parte de mi comité y guiarme satisfactoriamente en la elaboración de este trabajo.

A Carlos Leonardo Chacón Rodríguez, Arturo Angulo Sibaja, Eloísa Torres Hernández y Andrea Nicolás Chávez quienes colaboraron en las colectas en Costa Rica. También a Rodrigo Chiriboga, Ofir Molina, Tania González, Marina Mondragón, Alejandra González, Alejandra Vela y todas las personas que colaboraron indirectamente en las salidas a campo y procesamiento de muestras en laboratorio.

Al Dr. Rafael Andrés Cabral Tena por su ayuda en la identificación de las especies de coral que se observaron durante el presente trabajo.

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas por su invaluable atención y pronta respuesta durante las salidas a campo.

Tabla de contenido

	Página
Resumen en español.....	ii
Resumen en inglés.....	iii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos.....	v
Lista de figuras.....	viii
Lista de tablas	x
Capítulo 1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes	2
1.2 Justificación	6
1.3 Hipótesis.....	7
1.4 Objetivos	7
1.4.1 Objetivo general	7
1.4.2 Objetivos específicos.....	8
Capítulo 2. Metodología.....	9
2.1 Área de estudio	9
2.2 Trabajo de campo.....	11
2.3 Procesamiento de videos e imágenes.....	12
2.3.1 Modelo 3D.....	12
2.3.2 Rugosidad 3D.....	13
2.3.3 Altura máxima	13
2.3.4 Pendiente estructural del microhábitat	13
2.3.5 Porcentaje de cobertura bentónica	14
2.4 Análisis de datos.....	15

Capítulo 3. Resultados	16
3.1 Aspectos generales del ensamblaje de PACB.....	16
3.2 Influencia de la complejidad del hábitat en los PACB.....	18
3.2.1 Efecto de la rugosidad 3D, altura máxima y pendiente estructural sobre el ensamblaje de PACB en el Pacífico Tropical Oriental.....	18
3.2.2 Efectos las variables de complejidad a nivel de especie.....	20
3.3 Efecto del tipo de cobertura bentónica del microhábitat sobre el ensamblaje de PACB.....	22
3.3.1 Efecto del porcentaje de cobertura, coralina, rocosa y arenosa sobre el ensamblaje de PACB en el Pacífico Tropical Oriental.....	22
3.3.2 Efectos a pequeña escala: Nivel especie.....	23
3.4 Diferencias de las variables biológicas entre microhábitats rocosos y coralinos	26
3.4.1 Diferencias de la riqueza, abundancia y biomasa de PACB entre roca, corales ramificados y corales masivos.	26
3.4.2 Diferencias de la riqueza, abundancia y biomasa promedio entre regiones.....	29
Capítulo 4. Discusión.....	30
Capítulo 5. Conclusiones	35
Literatura citada	37
Anexos.....	50

Lista de figuras

Figura	Página
1. Modelo conceptual de los principales efectos de la complejidad del hábitat, que vincula individuos, interacciones interespecíficas y comunidades, así como la retroalimentación entre los diferentes componentes (modificado de Soukup et al., 2022).	4
2. Área de estudio y estaciones de muestreo en el PTO, Isla Llave en la reserva de la biósfera Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes (1), Parque Nacional Huatulco (2), y Área de Conservación de Guanacaste (3).....	10
3. Resumen metodológico de la toma de videos para la caracterización del hábitat, y recolecta de peces en campo con ayuda de buceo autónomo.	11
4. Vista lateral (A) y superior (B) de un ejemplo de medición de la altura máxima en un modelo 3D, también se observa la referencia métrica (disco blanco con negro) que se utilizó para calibrar los modelos.	13
5. Vista superior del modelo 3D original antes del procesamiento de la pendiente (A). Vista superior del modelo 3D después del procesamiento e interpolación de su inclinación estructural (B).....	14
6. Vista superior de un modelo 3D de un microhábitat coralino (A) y de uno rocoso (B), en ambos se puede ver la superposición de los 30 puntos aleatorios generados por el CPCe.....	14
7. Riqueza absoluta de especies de PACB observadas (ACG= Área de Conservación de Guanacaste, BLA= Reserva de la biosfera Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco). El solapamiento de los círculos indica el número de especies compartidas entre cada región..	16
8. Correlación de Pearson de la rugosidad 3D, altura máxima y pendiente estructural con la riqueza de especies, abundancia y biomasa de PACB (ACG= Área de Conservación de Guanacaste, BLA= Reserva de la biosfera Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco, PTO= Pacífico Tropical Oriental). La línea recta negra discontinua representa la tendencia lineal del PTO integrando las tres Áreas Naturales Protegidas ACG, BLA y PNH. Las letras “NS” indican que la correlación no fue significativa.	20
9. Correlación de las abundancias individuales de PACB y la CH en la región de BLA (A), PNH (B) y ACG (C). Dentro de cada gráfico se muestran únicamente las correlaciones que fueron significativas y sus valores del coeficiente de correlación de Pearson (r). Los acrónimos en el eje x corresponden a las especies de la tabla 2, donde la primera letra es la inicial del género y las tres restantes son las tres primeras letras del nombre de la especie.	21
10. Correlación de Pearson del tipo de cobertura bentónica con la riqueza de especies, abundancia y biomasa de PACB (ACG= Área de Conservación de Guanacaste, BLA= Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco, PTO= Pacífico Tropical Oriental). La línea recta negra discontinua representa la tendencia lineal del PTO integrando en conjunto ACG, BLA y PNH. Las letras “NS” indican que la correlación no fue significativa.	22

11. Análisis de componentes principales (ACP) de las variables de cobertura de coral masivo, roca, arena y abundancia de PACB observadas en la región de Bahía de Los Ángeles (BLA). Los acrónimos de cuatro letras corresponden a las especies de la tabla 2, donde la primera letra es la inicial del género y las tres restantes son las tres primeras letras del nombre de la especie. 24
12. Análisis de componentes principales (ACP) de las variables de cobertura de coral, roca, arena y abundancia de PACB observadas en la región del Área de Conservación de Guanacaste (ACG). Los acrónimos de cuatro letras corresponden a las especies de la tabla 2, donde la primera letra es la inicial del género y las tres restantes son las tres primeras letras del nombre de la especie..... 25
13. Comparación de la riqueza (A), abundancia (B) y biomasa (C) entre los microhábitats de roca, coral ramificado (género Pocillopora) y coral masivo (géneros Pavona y Porites). Los valores de p de la prueba no paramétrica se muestran en la parte superior de cada gráfico como * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ y “ns” cuando la diferencia no fue significativa..... 26
14. Preferencia del microhábitat de las principales especies de PACB en BLA. El color rojo representa los microhábitats de roca y en azul el coral masivo, las líneas de colores indican la abundancia. Los valores de Z y p corresponden a los resultados de la prueba Mann-Whitney. La barra negra de escala representa 1 cm. 27
15. Preferencia del microhábitat de las principales especies de PACB en ACG. El color rojo representa los microhábitats de roca, en azul el coral masivo y en verde coral ramificado. El grosor de las líneas representa la abundancia promedio en ind m^{-2} . A la izquierda del gráfico se ejemplifica la vista superior de microhábitats dominados por coral masivo, coral ramificado y roca. Los valores de H y p corresponden a los resultados de la prueba Kruskal-Wallis. La barra negra de escala representa 1 cm. 28
16. Comparación de la riqueza (A), abundancia (B) y biomasa (C) entre las tres regiones de estudio (BLA= Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco, ACG= Área de Conservación de Guanacaste, PTO= Pacífico Tropical Oriental). Los valores de p de la prueba no paramétrica se muestran en la parte superior de cada gráfico como * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, **** $p < 0.0001$ y “ns” cuando la diferencia no fue significativa. 29
17. Ejemplos de los modelos 3D de microhábitats (1 x 1 m) de roca, coral masivo y coral ramificado analizados durante el presente trabajo. Se muestran los valores de rugosidad 3D bajo diferentes escenarios de estructuración de los microhábitats. Mayores valores de rugosidad (color más rojo) denotan mayores valores de complejidad del hábitat. 50
18. Ejemplo a escala real de algunos PACB recolectados durante el presente trabajo. Los acrónimos corresponden a las especies de la Tabla 2, en donde la primera letra es la inicial del género y las tres letras restantes son el epíteto específico. 51
19. Fotografías in situ del pez endémico *Acanthemblemaria crockeri* en microhábitats de coral masivo en BLA. El disco blanco-negro de la referencia métrica mide 12 cm de diámetro..... 54

Lista de tablas

Tabla	Página
1. Procedimiento metodológico para la elaboración del modelo 3D del hábitat en el software Agisoft Metashape	12
2. Lista de especies recolectadas y su abundancia promedio en ind m ⁻² (± error estándar) en cada región de estudio (BLA= Reserva de la biosfera Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco, ACG= Área de Conservación de Guanacaste).	17
3. Valores promedios (± error estándar) de cada una de las variables de CH (rugosidad 3D, altura máxima [cm] y pendiente estructural [°]) en los microhábitats predominadas por roca (R), coral masivo (CM) y coral ramificado (CR) en la región de Reserva de la biósfera Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes (BLA), Parque Nacional Huatulco (PNH) y Área de Conservación de Guanacaste (ACG).	19
4. Valores promedios de la riqueza (número de especies), abundancia (ind m ⁻²) y biomasa (g m ⁻²) en los microhábitats de roca, coral masivo y coral ramificado en diferentes regiones de estudio (ACG= Área de Conservación de Guanacaste, BLA= Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco).	28
5. Cargas vectoriales (loadings) del análisis de componentes principales en BLA, estas muestran el peso que tiene cada variable en cada componente principal (PC). Los acrónimos corresponden a las especies en la Tabla 2, en donde la primera letra es la inicial del género y las tres letras restantes son el epíteto específico.	52
6. Cargas vectoriales (loadings) del análisis de componentes principales en ACG, se muestra el peso que tiene cada variable en cada componente principal (PC). Los acrónimos corresponden a las especies en la Tabla 2.	53

Capítulo 1. Introducción

Históricamente, la complejidad del hábitat (CH) se ha considerado como una de las variables más importantes para explicar la distribución de la biodiversidad en el planeta, y desde inicios de 1800 las investigaciones la han considerado, descrito y cuantificado tanto en ambientes terrestres como acuáticos (Kovalenko et al., 2012). En la actualidad, existe una gran preocupación por la pérdida de la cobertura arrecifal marina alrededor del mundo como consecuencia de los efectos antropogénicos y cambio climático, esto desencadenará pérdidas sustanciales en la tridimensionalidad y CH en los sistemas arrecifales (Munday et al., 2008; Spalding y Brown, 2015), lo que consecuentemente afectará globalmente las comunidades de peces (Strona et al., 2021). Se prevé que esta pérdida de complejidad podría causar una reducción de más de tres veces en la productividad pesquera (Rogers et al., 2014).

Existen innumerables componentes estructurales en los microhábitats (MH) de peces marinos que desempeñan roles importantes en sus historias de vida. Por ejemplo, la complejidad que brindan las macroalgas flotantes a la deriva (Kingsford, 1995), macroalgas bentónicas (Ángel y Ojeda, 2001), manglares (Cocheret de la Morinière et al., 2004), pastos marinos (Horinouchi et al., 2009), corales (Coker et al., 2014), rocas (Griffiths et al., 2006), invertebrados sésiles (Ferreira et al., 2001), invertebrados móviles (Giglio et al., 2017), arrecifes artificiales (Charbonnel et al., 2002), entre otros, que proveen estructuras y hábitats que son aprovechados una amplia variedad de organismos. Sin embargo, muchos de estos hábitats carecen de la caracterización de sus efectos moduladores.

Con respecto a la relación de las comunidades de peces y sus hábitats, existen varias clasificaciones y líneas de investigación, dependiendo del grupo de interés. Por ejemplo, las comunidades de peces arrecifales someros pueden clasificarse básicamente en dos grupos principales, los peces criptobentónicos y los peces conspicuos o también llamados suprabentónicos (Prochazka, 1998). Ambos grupos difieren en cuanto a las metodologías para su monitoreo y recolecta, por lo que se debe ser específico sobre cuál es el grupo objetivo de estudio. Debido a su baja detectabilidad y dificultad de monitoreo, los peces criptobentónicos solían ser poco considerados en el pasado, lo que ha derivado que muchos estudios no los consideren porque sesgan y disminuyen la precisión de los censos visuales tradicionales (McCormick, 1994).

Aunque existen diferentes definiciones y criterios para referirse a este grupo, básicamente los peces arrecifales criptobentónico (PACB) están determinados por cuatro características: tamaño corporal < 5 cm en su etapa adulta, fuerte asociación con el fondo o sustrato marino, coloración y conducta críptica

(Depczynski y Bellwood, 2003). Algunos estudios han resaltado la importancia de este grupo, principalmente por que suelen conformar más del 40% de la riqueza de peces (Ackerman y Bellwood, 2000) y constituir más del 85% de la abundancia total de peces en los arrecifes (Galland et al., 2017). Además, desempeñan un rol importante en la dinámica trófica, reciclado de nutrientes y flujos energéticos (Gillooly et al., 2001; Brandl et al., 2018), llegando a ser responsables de hasta el 56% del metabolismo de toda la comunidad íctica, particularmente por sus altas tasas metabólicas (Galland et al., 2017). En los últimos años se ha documentado y enfatizado la importancia socioecológica de este grupo (Brandl et al., 2018), lo que ha dado como resultado nuevos enfoques y líneas de investigación (Ahmadia et al., 2018; Glavičić et al., 2020; Trkov et al., 2021), incluyendo el efecto del hábitat en la estructuración de este grupo íctico.

Los gradientes ambientales locales influyen directamente en la distribución de los PACB. Prochazka (1998) analizó los ensamblajes de estos peces en Sudáfrica y encontró que la riqueza de especies y los índices de diversidad (ej. Margalef, Shannon-Wiener) responden en función de la profundidad, reportando una disminución de la abundancia total con la profundidad donde también la composición de especies y familias cambió en cada rango de profundidad. Asimismo, Depczynski y Bellwood (2003) estudiando la ecología trófica en los PACB, observaron que presentan dietas altamente diversas, siendo el tipo de alimentación detritívora la más dominante, seguido de la carnívora (principalmente de crustáceos); además, existieron diferencias morfológicas en función del tipo de alimentación, los carnívoros tenían una longitud total del cuerpo (LT) <28 mm mientras que todos los detritívoros eran >38 mm LT.

La comprensión de la complejidad del hábitat sobre los peces se ha abordado en diversos estudios alrededor del mundo (Lingo y Szedlmayer, 2006; Urbina-Barreto, 2022); sin embargo, estos enfoques se han realizado principalmente en especies conspicuas, omitiendo a las especies crípticas y los MH en donde coexisten. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue estimar la CH a partir del modelado fotogramétrico de la rugosidad 3D, altura y pendiente estructural, para evaluar su influencia en la composición y estructuración de los ensamblajes de peces arrecifales criptobentónicos en arrecifes rocosos y coralinos del Pacífico Tropical Oriental.

1.1 Antecedentes

Derivado de la inquietud por la comprensión de la complejidad del hábitat y su relación con la biodiversidad, MacArthur y MacArthur (1961) realizaron uno de los primeros análisis cuantitativos sobre

cómo la CH es determinante en la riqueza y distribución de especies en ambientes continentales. Fue tan grande el impacto del enfoque de ese trabajo que fue un gran impulsor del estudio de la complejidad en ambientes acuáticos (Cunha et al., 2011). Del mismo modo, un gran número de estudios interdisciplinarios han evaluado los efectos de la CH a diferentes escalas espaciotemporales, encontrando que la mayoría de los grupos faunísticos marinos se ven beneficiados por hábitats más complejos (Kelaheer y Castilla, 2005; Lingo y Szedlmayer, 2006; Matias et al., 2010; Komyakova et al., 2013; Bodmer et al., 2021). Sin embargo, Kovalenko et al. (2012) discutieron que la relación y explicación completa del efecto de la CH no está del todo clara. Se ha hipotetizado que la respuesta podría derivar de la teoría del nicho ecológico y el aumento en la disponibilidad de los microhábitats.

Complementariamente, la reciente revisión elaborada por Soukup et al. (2022) profundiza más en el tema, abordando los efectos de la CH en organismos acuáticos a nivel individual, poblacional y comunidad. Se enfatiza en la interacción entre organismos y la retroalimentación de las especies involucradas para mantener y aumentar dicha complejidad (Figura 1). Sin embargo, en la actualidad existe una preocupación global sobre las consecuencias de la degradación de los arrecifes y la pérdida de la complejidad. Estudios empíricos sobre la mortalidad coralina han reportado reducciones sustanciales de la diversidad y la biomasa de peces (Jones et al., 2004; Duffy et al., 2016). Además, los modelos y metaanálisis han encontrado este mismo patrón de disminución de la diversidad con la pérdida de la cobertura coralina y su complejidad bajo escenarios de cambio climático (Strona et al., 2021). Esto evidencia como la tridimensionalidad y complejidad de los arrecifes brinda muchos beneficios socio económicos y ecológicos directos e indirectos, independientemente de que los mecanismos moduladores no son del todo comprendidos (Darling et al., 2017).

Para abordar estas aproximaciones, existen muchos métodos para cuantificar la CH en ambientes marinos y se pueden clasificar dos grandes grupos. En primera instancia, existen los métodos cuantitativos derivados de la topografía marina como la elevación del fondo, inclinación, rugosidad, perfiles topográficos, detección LiDAR (light detection and ranging) y la heterogeneidad estructural (Risk, 1972; Ferreira et al., 2001; Almany, 2004; Wedding et al., 2008). En segundo lugar, tenemos los métodos cualitativos y descriptivos del hábitat, por ejemplo, el número de cuevas-grietas, tipo de sustrato, presencia de ciertas coberturas bentónicas y el número de ramificaciones en corales (Roberts y Ormond, 1987; Ferreira et al., 2001; Buhl-Mortensen y Mortensen, 2005; Gratwicke y Speight, 2005). Derivado del uso de estas herramientas, diversos estudios han mostrado que la CH tiene un efecto importante en la riqueza de especies, abundancia, reclutamiento, supervivencia, distribución, comportamiento, territorialidad, rasgos morfológicos, dominancia, así como la composición y longitud de las redes tróficas

(Beukers y Jones, 1998; Friedlander y Parrish, 1998; Angel y Ojeda, 2001; Ferreira et al., 2001; Charbonnel et al., 2002; Imre et al., 2002; Webster, 2002; Almany, 2004; Gratwicke y Speight, 2005; Johnson, 2007; Dustan et al., 2013; Jáquez-Domínguez, 2019; Jinks et al., 2019; Urbina-Barreto, 2020).

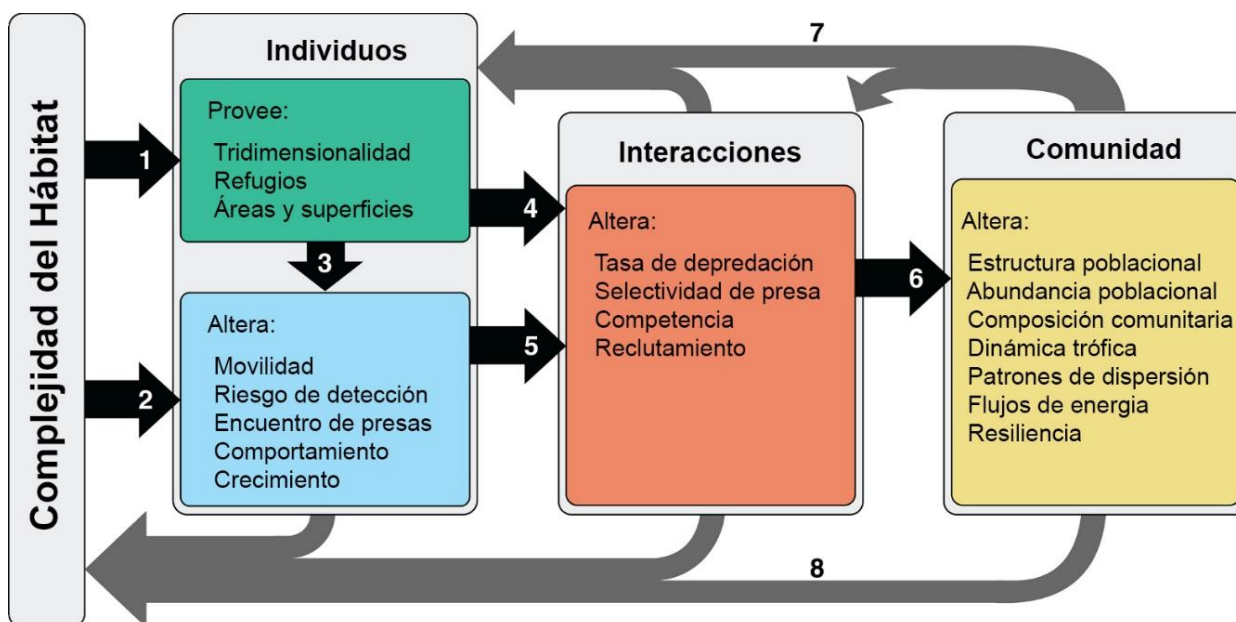


Figura 1. Modelo conceptual de los principales efectos de la complejidad del hábitat, que vincula individuos, interacciones interespecíficas y comunidades, así como la retroalimentación entre los diferentes componentes (modificado de Soukup et al., 2022).

De las metodologías antes mencionadas, la estimación de la rugosidad es el método más utilizado y fue propuesta por primera vez por Risk (1972). Inicialmente se refirió a esta variable como complejidad topográfica y la cuantificó mediante el cociente de dos mediciones de cadena, donde el dividendo es la medida total de la cadena en línea recta y el divisor es la medida de la misma cadena después de perfilar fondo. Posteriormente, se desarrollaron diferentes métodos que proveían más detalles de CH, como la dimensión fractal (Tokeshi y Arakaki, 2012) y la heterogeneidad del hábitat (Carvalho y Barros, 2017). En la actualidad, el fundamento de la rugosidad se ha integrado a los métodos digitales derivados de la fotogrametría y de los modelos digitales de elevación, convirtiéndolos en los más utilizados ya que proveen alta resolución a pequeña escala y en tres dimensiones (Friedman et al., 2012; Storlazzi et al., 2016; Chen y Dai, 2021; Urbina-Barreto et al., 2022). Estos métodos ya han sido previamente probados y comparados, demostrando su eficiencia y precisión (Figueira et al., 2015; Young et al., 2017; Marre et al., 2019).

Los hábitats de peces tridimensionalmente complejos, como los ecosistemas biogénicos coralinos y las estructuras rocosas complejas, son reconocidos mundialmente por ser *hotspots* de biodiversidad, así como

importantes en las actividades pesqueras y recreacionales (Borland et al., 2021). Esta importancia en la estructuración de los bentos y su complejidad ha sido previamente estudiada alrededor del mundo, y en cuanto a la ictiofauna, se ha observado una relación positiva de la abundancia y riqueza de especies arrecifales con la CH (Beukers y Jones, 1998), lo que responde a una mayor disponibilidad, tamaño y calidad de refugios (Friedlander y Parrish, 1998; Almany, 2004). Del mismo modo, la CH desempeña un papel importante en la supervivencia y tasa de mortalidad por depredación en arrecifes tropicales. En el caso del pez pomacéntrico *Pomacentrus moluccensis*, se ha observado que la supervivencia de los juveniles aumenta cuando habitan en especies de corales más complejas como *Pocillopora damicornis* y *Acropora nasuta* (Beukers y Jones, 1998). Paralelamente, en zonas templadas, Johnson (2007) encontró que, a niveles bajos de CH, la mortalidad era mayor, produciendo que el reclutamiento presentara una influencia relativamente pequeña en el tamaño de la población.

Adicionalmente, Almany (2004) demostró que la efectividad de la CH para reducir la depredación depende de varios factores clave como la disponibilidad de un refugio adecuado, la presencia de depredadores, las características comportamentales de los organismos involucrados y su estadio de desarrollo. Por ejemplo, la presencia de depredadores residentes asociados a arrecifes generalmente resulta en una menor abundancia de reclutas de la mayoría de las especies, ya que los peces recién asentados son más vulnerables a la depredación (Webster, 2002). Esta dependencia de los peces por la CH también se ha observado experimentalmente, Charbonnel et al. (2002) demostraron que los arrecifes artificiales con mayor complejidad tenían valores más altos de riqueza, abundancia y biomasa. También observaron que la riqueza total de especies se había duplicado mientras que la biomasa se incrementó 40 veces más en arrecifes con mayor complejidad respecto a los arrecifes artificiales poco complejos. De la misma manera, Lingo y Szedlmayer (2006) analizaron el efecto de la complejidad de los arrecifes artificiales sobre las comunidades de peces en el golfo de México, encontraron que 10 de las 12 especies más abundantes mostraron una abundancia significativamente mayor ante una complejidad más alta.

Los PACB presentan una interacción directa con la CH ya que tienen una alta fidelidad y preferencia por ciertos tipos de microhábitats (Tornabene et al., 2013), debido a una combinación de complejidad física y elementos biológicos, que en la mayoría de los casos explican la composición y variabilidad de este grupo faunístico (Santin y Willis, 2007). Conjuntamente, Depczynski y Bellwood (2004) observaron que las cuevas-grietas en los arrecifes eran las que presentaban mayor número de individuos y especies, seguidas de escombros arrecifales, coral blando y en menor medida los arrecifes expuestos. Mediante el marcado de organismos, encontraron que este grupo presenta una alta fidelidad a sus microhábitats, por lo que estos organismos presentan movimientos espaciales reducidos. Estas características, baja movilidad y

residencia permanente en los arrecifes, hace a los PACB un grupo faunístico ideal para estudiar los cambios y alteraciones a nivel local y de microescala. Willis y Anderson (2003) plantearon el uso potencial de los PACB como bioindicadores de sobreexplotación pesquera, ya que encontraron que en áreas marinas protegidas la abundancia de este grupo faunístico era menor que en la de zonas adyacentes sin estatus de protección, debido a que la presencia de depredadores impacta en las abundancias de PACB.

La interacción de la complejidad del hábitat con los peces criptobentónicos se ha investigado parcialmente en el pasado. Willis y Anderson (2003) observaron en Nueva Zelanda relaciones significativas de la riqueza de especies y el número total de peces con la rugosidad. Asimismo, Ferreira et al. (2001) observaron en dos especies crípticas de aguas tropicales (*Coryphopterus sp* y *Serranus baldwini*), un incremento de la abundancia a mayor número de cuevas-grietas. Contrariamente, González-Cabello (2003) no encontró un efecto de la rugosidad sobre la riqueza, diversidad y biomasa de peces criptobentónicos. Por lo que el estudio de los PACB ha tomado importancia en los últimos años, principalmente debido a la vulnerabilidad que presentan ante la presión antropogénica la cual ha traído consigo pérdida de hábitats, invasión de especies, cambio climático, contaminación y más recientemente la sobrepesca (Brandl et al., 2018). Esta última debido a que algunos PACB, tanto en México como en el resto del mundo, son ampliamente explotados con fines ornamentales (Piña-Espallargas, 2005; Vagelli, 2011; Gijón-Díaz et al., 2017). Por lo tanto, evaluar las poblaciones de los PACB es de vital importancia para la prevalencia de este recurso en el futuro.

1.2 Justificación

Los peces arrecifales criptobentónicos son un grupo faunístico muy poco estudiado a pesar de que desempeñan un rol ecológico importante en el flujo de materia y energía en la dinámica trófica (Gillooly et al., 2001; Brandl et al., 2018). Constituyen hasta el 85% de la abundancia total de la ictiofauna arrecifal y cerca del 40% de la riqueza de especies (Ackerman y Bellwood, 2000; Galland et al., 2017). Por otra parte, la degradación y pérdida de arrecifes debido a efectos antrópicos y cambio climático, traerá consigo una disminución de la tridimensionalidad del hábitat y de la biodiversidad (Munday et al., 2008; Spalding y Brown, 2015; Strona et al., 2021).

Por lo tanto, conocer la relación entre los peces arrecifales criptobentónicos y la complejidad del hábitat, proporcionará información de línea base que brindará un panorama de los posibles impactos a diferentes escalas que enfrentará este grupo faunístico. Finalmente, además de su importancia ecológica, los peces

arrecifales criptobentónicos son extraídos vivos y son ampliamente utilizados en el acuarismo, siendo un recurso económico potencial que ha causado preocupación en los últimos años (Gijón-Díaz et al., 2017; Biondo y Burki, 2020). Por lo tanto, entender los ensamblajes de peces arrecifales criptobentónicos y los microhábitats en donde coexisten, podría ayudar a desarrollar mejores estrategias de manejo en un futuro.

1.3 Hipótesis

La riqueza de especies, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos se relacionará positiva y significativamente con todos los estimadores de complejidad del hábitat, hipotetizando que los PACB presentan una fuerte asociación con zonas con mayor tridimensionalidad, las cuales proporcionan más refugios, alimento y nichos potenciales.

La riqueza de especies, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos se relacionará positiva y significativamente con la cobertura coralina, debido a que los corales proveen estructuras tridimensionalmente complejas que son un hábitat idóneo para este grupo de peces.

Existirán diferencias significativas en la riqueza de especies, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos entre los diferentes tipos de microhábitats, siendo mayor en los microhábitats de coral ramificado que en los de coral masivo y roca.

La riqueza de peces arrecifales criptobentónicos será menor a latitudes más altas, mientras que a latitudes bajas la abundancia y biomasa será menor, como se ha observado en diversos grupos faunísticos en la teoría ecológica, debido a los gradientes climáticos latitudinales.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Estimar la complejidad del hábitat para evaluar su influencia en la composición y estructuración de los ensamblajes de peces arrecifales criptobentónicos en arrecifes someros del Pacífico Tropical Oriental.

1.4.2 Objetivos específicos

Analizar el efecto de la complejidad del hábitat en los peces arrecifales criptobentónicos, a partir de la relación de las características físicas de los microhábitats (rugosidad, altura y pendiente estructural) con las variables biológicas de riqueza de especies, abundancia, biomasa a diferentes escalas espaciales.

Evaluar la influencia del tipo de cobertura bentónica coralina, rocosa y arenosa en la estructuración de los ensamblajes de peces arrecifales criptobentónicos a diferentes escalas espaciales.

Comparar la riqueza de especies, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos entre los diferentes microhábitats constituidos por roca, coral masivo y coral ramificado.

Comparar latitudinalmente la riqueza de especies, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos entre las diferentes regiones de estudio en el Pacífico Tropical Oriental.

Capítulo 2. Metodología

2.1 Área de estudio

El área de estudio comprende arrecifes someros rocosos y coralinos de tres Áreas Naturales Protegidas (Figura 2) del Pacífico Tropical Oriental (PTO). La primera región de estudio fue la reserva de la biósfera Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes (BLA) cuya superficie total es de 387,956.88 ha y está ubicada en el golfo de California al noroeste de México (SEMARNAT, 2007). La región es árida con variaciones climáticas estacionales muy marcadas, veranos muy cálidos e inviernos fríos con fuertes vientos (Amador-Buenrostro et al., 1991; Danemann y Ezcurra, 2008). En cuanto a sus condiciones oceanográficas, la región destaca por presentar grandes procesos de mezcla derivados del fuerte movimiento en las corrientes, lo que da como resultado una alta productividad (principalmente en invierno) y surgencias constantes (Danemann y Ezcurra, 2008). La temperatura del agua fluctúa entre los 15.7°C en febrero-abril y los 27.3°C en agosto-septiembre (Martínez-Fuentes et al., 2022). Para el presente trabajo, se definieron previamente dos sitios de muestreo ubicadas en Isla La Llave (Figura 2, puntos a-b).

La segunda región de estudio se ubicó en el Parque Nacional Huatulco (PNH), el cual dispone de una superficie total de 11,890.98 ha y está ubicado en el estado de Oaxaca al sur de México (SEMARNAT, 1998). La región presenta un clima cálido subhúmedo con una estación de lluvias extremas de mayo a junio (Tapia-García et al., 2007), el mínimo de temperatura superficial del mar ocurre en enero (>22°C) mientras que el pico máximo (>29°C) se observa en agosto (Reyes-Hernández et al., 2019), su régimen oceanográfico se caracteriza por baja intensidad de corrientes, mismas que en invierno tienen una dirección predominante hacia el sureste y en el verano se invierten hacia el noreste (CONANP, 2003). Sin embargo, esta región se caracteriza por la presencia de vientos intermitentes llamados “tehuanos”, los cuales persisten de noviembre a marzo alcanzando velocidades superiores a 20 m s⁻¹, estos son producidos por los cambios de presión entre esta región y el golfo de México (Barton et al. , 1993), lo que trae consigo cambios en la estructura de la columna de agua y una compleja circulación costera, produciendo movimientos superficiales del agua hacia mar adentro y generando surgencias (Chapa-Balcorta et al., 2015). Sumado a esto, la región presenta una alta incidencia de huracanes y tormentas tropicales (Jáuregui, 2003). Para fines de esta investigación se designaron dos sitios de muestreo una ubicada en Punta Maguey y otra en Cacaluta (Figura 2, puntos c-d).

La tercera región de estudio se ubicó dentro de la porción marina del Área de Conservación de Guanacaste (ACG), esta área natural protegida cuenta con una superficie total de 116,674 ha y se ubica en la Provincia de Guanacaste al norte de Costa Rica. La región presenta un clima tropical monzónico con dos temporadas de lluvias, una de diciembre a marzo y otra en julio (SINAC, 2017), el promedio de la temperatura superficial del mar oscila entre 27°C en invierno y 29°C en primavera-verano (Alfaro et al., 2012). En esta región ocurre algo similar a el PNH, los cambios de presión entre el Mar Caribe y el Pacífico de Centroamérica generan los denominados “papagayos” o “papagayo wind jet” los cuales son fuertes vientos de más de 10 m s^{-1} que ocurren principalmente en el invierno (Clarke, 1988; Tisseaux-Navarro et al., 2021), estos vientos generan la surgencia de aguas frías y ricas en nutrientes influyendo directamente en la productividad local (McCreary et al., 1989). Para esta región se designaron cinco sitios de muestreo en Isla Loros (Figura 2, punto e), Los Muñecos (Figura 2, punto f), Isla David (Figura 2, punto g), Isla Pitahaya (Figura 2, punto h) y Playa Sortija (Figura 2, punto i).

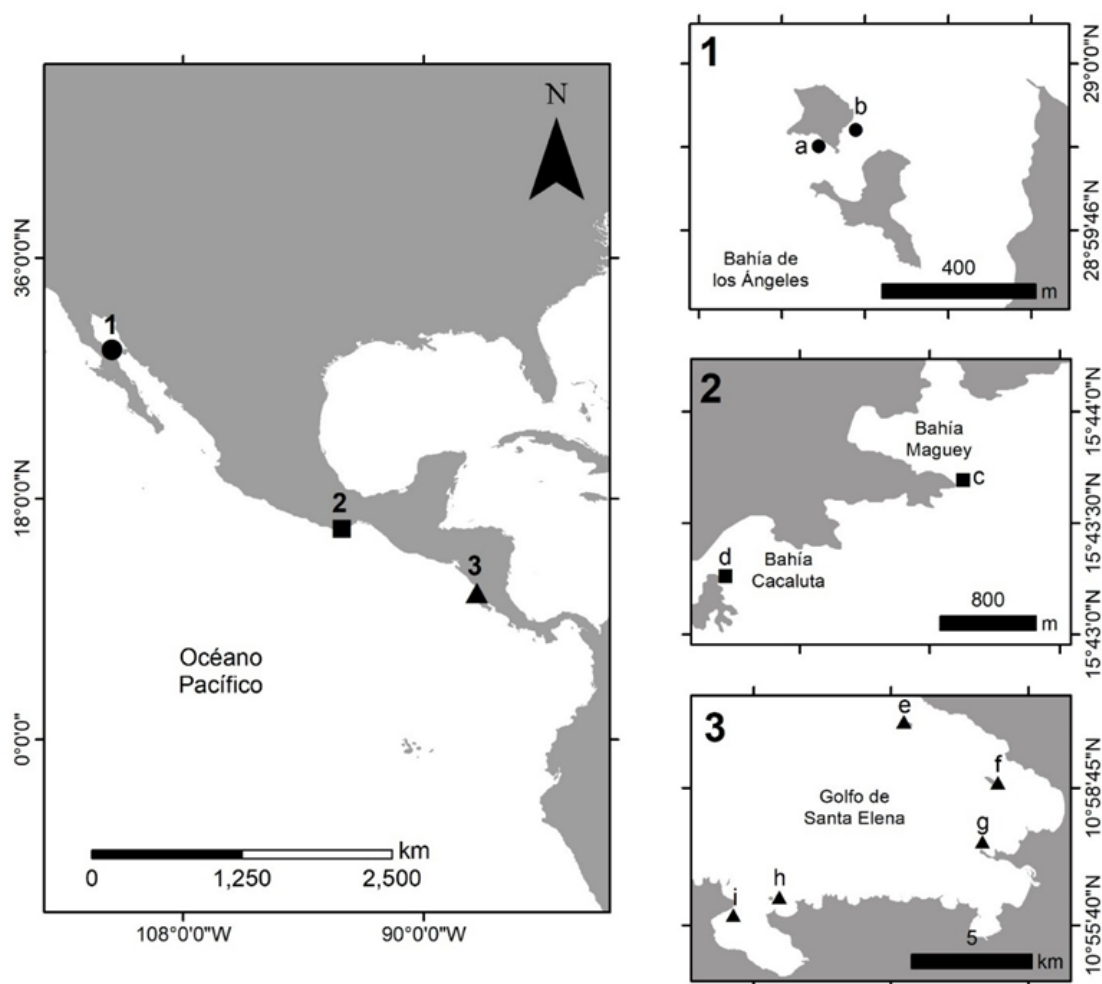


Figura 2. Área de estudio y estaciones de muestreo en el PTO, Isla Llave en la reserva de la biósfera Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes (1), Parque Nacional Huatulco (2), y Área de Conservación de Guanacaste (3).

2.2 Trabajo de campo

Se realizaron salidas de campo semestrales desde noviembre 2021 hasta enero 2023, cubriendo las temporadas cálidas y frías. En cada sitio, se seleccionaron estructuras bentónicas rocosas y coralinas a las cuales se les colocó una referencia métrica circular de 12 cm de diámetro, y empleando buceo SCUBA se realizaron recorridos de 360° alrededor de la estructura bentónica, utilizando una cámara GoPro grabando a una resolución de 2k a 60 fotogramas por segundo (Figura 3). La duración del video fue de ~1 minuto intentando abarcar la mayor parte de la cobertura y recovecos.

Posterior a la toma del video, se utilizó una red cónica con un área de abertura de 0.42 m^2 (Figura 3) y una luz de malla de 0.5 mm con las características propuestas por Depczynski y Bellwood (2004). Consecutivamente se bombeó una disolución constituida por 100 ml de aceite de clavo (eugenol) con 900 ml de etanol al 96% en el interior de la red. Se decidió utilizar esta disolución ya que se ha observado que, a pequeñas cantidades de este aceite, rara vez se causan afecciones a los corales (Robertson y Smith-Vaniz, 2010). Finalmente, se recolectaron todos los peces anestesiados en el interior de la red (permisos de pesca PPF/DGOPA-035/21 y PPF/DGOPA-085/22), posteriormente fueron extraídos e identificados a nivel de especie, fotografiados, medidos (longitud total) y pesados (peso total húmedo) usando una balanza digital con precisión de 0.001 gramos.

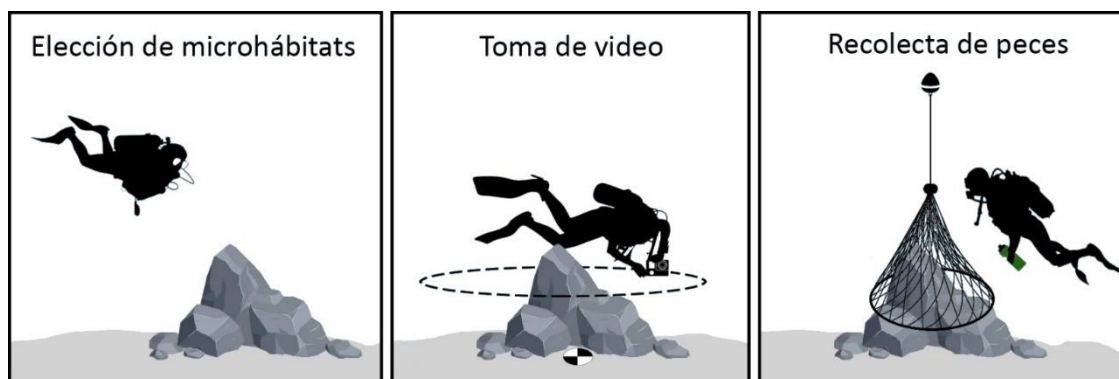


Figura 3. Resumen metodológico de la toma de videos para la caracterización del hábitat y recolecta de peces en campo con ayuda de buceo autónomo.

La biomasa se estimó sumando el peso de los peces colectados en cada unidad de muestreo dividido entre el área muestreada con la red cónica (0.42 m^2), representando los valores en gramos por unidad de área (g m^{-2}). Para motivos de este trabajo, solo se consideraron como PACB aquellos organismos cuya talla de primera madurez sexual, estimada con la herramienta Life-History de FishBase (Froese y Pauly, 2023),

fuera igual o menor a 5 cm para tener una aproximación al criterio propuesto por Depczynski y Bellwood (2003). Todos los organismos que cumplieron con el criterio anterior se identificaron a partir de los trabajos de Ginsburg (1938), Rosenblatt y Parr (1969), Rosenblatt y Taylor (1971), Bussing (1990), Møller et al. (2005), Rosenblatt et al. (2013), Robertson y Allen (2015). Las categorías taxonómicas superiores se consideraron según Nelson et al. (2016) y los nombres científicos de las especies se validaron según Fricke et al. (2023).

2.3 Procesamiento de videos e imágenes

2.3.1 Modelo 3D

Los videos de las estructuras rocosas y coralinas se procesaron en el software gratuito Video to JPG Converter® el cual permite extraer individualmente los fotogramas de los videos sin perder calidad. Se extrajeron 300-350 fotos de cada video a las cuales se les retocaron los colores para reducir el ruido visual de la turbidez. Consecuentemente, las imágenes se utilizaron para elaborar el modelo 3D en el software Agisoft Metashape®, siguiendo la metodología propuesta por Burns et al. (2015) y Fukunaga et al. (2019) la cual consta de cinco pasos (Tabla 1). Los modelos resultantes se recortaron y se estandarizaron en cuadrantes digitales de 1 x 1 m de superficie (Anexo A).

Tabla 1. Procedimiento metodológico para la elaboración del modelo 3D de los hábitat en el software Agisoft Metashape.

Pasos	Descripción y configuración de software
1. Alineación de fotos.	Precisión alta, límite de 50000 puntos clave y límite de 5000 puntos de enlace.
2. Optimizar la alineación de la cámara.	Configuración por defecto.
3. Elaboración de nube densa de puntos.	Calidad media, filtrado de profundidad leve, reutilización de mapas de profundidad deshabilitados.
4. Construcción de malla.	Tipo de superficie arbitraria, alto recuento de caras, interpolación habilitada, cálculo de colores de vértice habilitado.
5. Generación de la textura del modelo.	Modo de mapeo ortofoto adaptativo, modo de mezcla de mosaico, tamaño/número de texturas 16000, habilitar relleno de agujeros.

2.3.2 Rugosidad 3D

Los modelos 3D resultantes se calibraron métricamente y procesaron con el software gratuito MeshLab® para la medición de áreas y estimar la rugosidad 3D con la fórmula:

$$R_{3D} = \frac{SA_{3D}}{A_{2D}} \quad (1)$$

Donde SA_{3D} es el área 3D de la superficie de interés medida en el modelo, y A_{2D} es el área planar 2D que ocupa la estructura (Ventura, et al. 2020), este método utiliza el mismo principio que el método de la cadena de Risk (1972).

2.3.3 Altura máxima

La altura máxima del microhábitat se determinó como la distancia línea en centímetros entre la base y el punto vertical más lejano de la estructura del MH, para esto se utilizó la herramienta “medir” del software gratuito Blender® con el modelo y unidades previamente calibradas (Figura 4A, 4B).

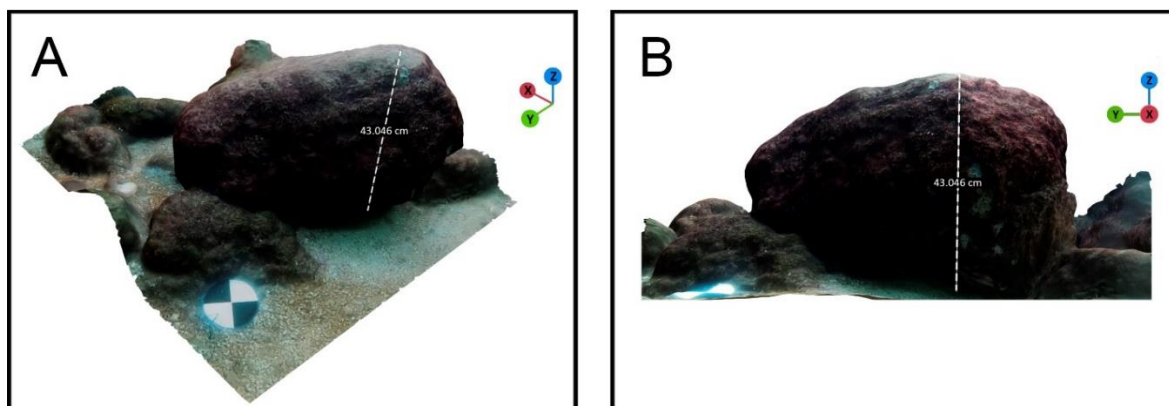


Figura 4. Vista lateral (A) y superior (B) de una medición de la altura máxima en un modelo 3D de un MH rocoso, también se observa la referencia métrica (disco blanco con negro) que se utilizó para calibrar los modelos.

2.3.4 Pendiente estructural del microhábitat

Para determinar la pendiente estructural, se exportó la nube densa de puntos de cada modelo en el software Agisoft Metashape® (en formato .LAS), para posteriormente procesarla en el software de procesamiento de información geográfica ArcMap 10.4® con la herramienta “Spatial Analysis Tool: Slope”

(Figura 5A, 5B). Esta variable se cuantificó como el promedio de todos los ángulos que conforman el MH de 1 x 1 m y sus unidades están en grados sexagesimales.

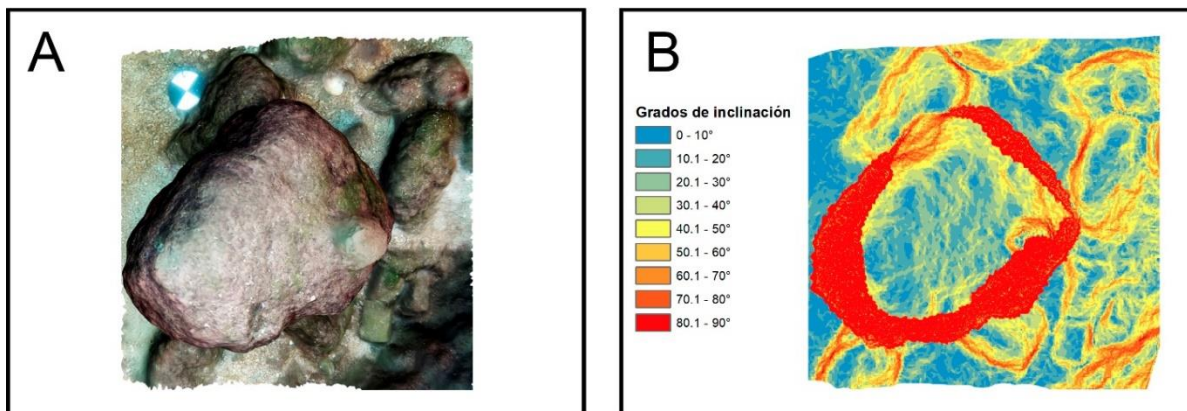


Figura 5. Vista superior del modelo 3D original antes del procesamiento de la pendiente (A). Vista superior del modelo 3D después del procesamiento e interpolación de su inclinación estructural (B).

2.3.5 Porcentaje de cobertura bentónica

La cobertura bentónica se analizó con el software gratuito Coral Point Count with Excel extensions (CPCe), el cual está diseñado para estimar efectivamente el porcentaje de cobertura a partir de imágenes y superposición de puntos aleatorios (Kohler y Gill, 2006). Se utilizó la metodología de Tabugo et al. (2016) superponiendo 30 puntos aleatorios en cada imagen, para posteriormente registrar el tipo de cobertura (coral, roca y arena) sobre cada punto y obtener el porcentaje de las coberturas para finalmente clasificar y definir los microhábitats (Figura 6A, 6B). La imagen utilizada para cada uno de estos análisis se obtuvo de la vista superior de los modelos 3D de 1 x 1 m generados previamente.

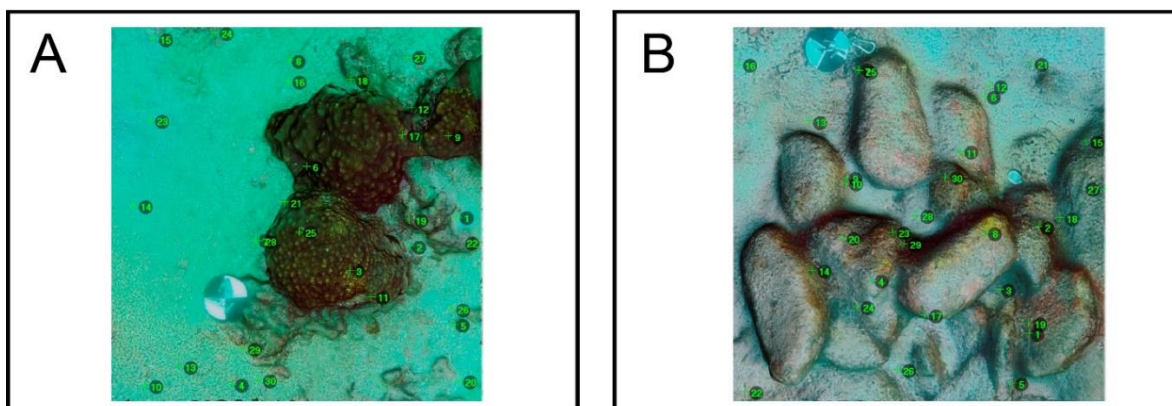


Figura 6. Vista superior de un modelo 3D de un microhábitat coralino (A) y de uno rocoso (B), en ambos se puede ver la superposición de los 30 puntos aleatorios generados por el CPCe.

2.4 Análisis de datos

Se contrastó la primera y segunda hipótesis mediante la evaluación lineal del efecto individual de las variables de complejidad del hábitat (rugosidad 3D, altura y pendiente estructural) y de cobertura bentónica (%roca, %coral y %arena) con las variables biológicas (riqueza, abundancia, biomasa). Para esto se realizaron análisis de correlación de Pearson (Zar, 2010) en el software R studio con la función “cor.test” de la paquetería “stats” (R Core Team, 2022). Asimismo, los resultados de las correlaciones a nivel de especie se graficaron de forma matricial con la paquetería “ggcorrplot” (Kassambara, 2022a). Además, debido al gran número de correlaciones entre los tipos de cobertura bentónica y la abundancia de cada especie, se realizaron análisis de componentes principales (ACP) de manera regional con los datos estandarizados y la función “PCA” de la paquetería “FactoMineR” (Lê et al., 2008). Lo anterior para poder simplificar y resumir los resultados únicamente en las dos dimensiones que representan la mayor varianza explicada. Los resultados de cada ACP se graficaron con la función “fviz_pca_var” de la paquetería “factoextra” (Kassambara y Mundt, 2020).

Para probar estadísticamente la tercera y cuarta hipótesis, se utilizaron las pruebas no paramétricas Mann-Whitney y Kruskal-Wallis utilizando la paquetería “rstatix” (Kassambara, 2022b) para determinar si las variables biológicas fueron diferentes entre los diferentes microhábitats (roca, coral masivo, coral ramificado) y las regiones de estudio. Posteriormente fueron graficados con la función “ggboxplot”. Finalmente, para interpretar las preferencias por los microhábitats, se realizaron gráficos aluviales con la paquetería “ggalluvial” (Brunson, 2020) para visualizar de forma descriptiva la abundancia promedio de las especies en cada MH. Todos los análisis se realizaron con un alfa de 0.05 y se graficaron empleando la paquetería “ggplot2” (Wickham, 2016).

Capítulo 3. Resultados

3.1 Aspectos generales del ensamblaje de PACB

Se recolectaron un total de 670 individuos de PACB pertenecientes a 46 especies y 13 familias (Tabla 2; Anexo B). De todas estas especies, únicamente tres estuvieron presentes en todas las regiones de estudio: *Apogon retrosella*, *Coryphopterus urospilus* y *Elacatinus punctulatus*. En la región de BLA se encontraron 14 especies de PACB (Figura 7), siendo las más representativas *E. punctulatus*, *C. urospilus*, *Crocodylithys gracilis*, *Lythrypnus pulchellus*, *L. dalli*, *Barbulifer pantherinus* y *Acanthemblemaria crockeri*, mismas que acumularon el 86.1% de la abundancia total en esta región. Es importante destacar que *E. punctulatus* fue la especie más abundante (Tabla 2) y estuvo presente en el 72.2% de las unidades de muestreo en dicha región.

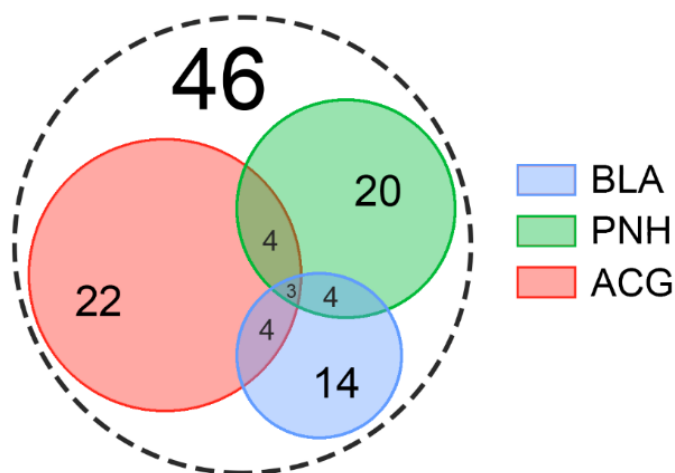


Figura 7. Riqueza absoluta de especies de peces arrecifales criptobentónicos obtenidos (ACG= Área de Conservación de Guanacaste, BLA= Reserva de la biosfera Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco). El solapamiento de los círculos indica el número de especies compartidas entre cada región.

En el PNH se recolectaron 20 especies de PACB, entre las más representativas se encuentran *Starksia spinipenis*, *Tigrigobius janssi*, *S. grammilaga*, *A. retrosella* y *Protemblemaria bicirrus*, las cuales en conjunto acumularon el 70% de la abundancia total en esta región. La especie más abundante fue *S. spinipenis* (Tabla 2) y estuvo presente en el 42.9% de las unidades muestrales en esta región. Por otro lado, el ACG fue la región más diversa con un total de 22 especies de PACB (Figura 7), en donde las especies más

representativas fueron *E. puncticulatus*, *Acanthemblemaria exilispinus*, *A. dovii*, y *C. urospilus*, las cuales en conjunto acumularon el 74% de la abundancia total en la región. También destacó la alta abundancia promedio de *E. puncticulatus* (24.3 ± 6 ind m⁻²) en comparación con las demás especies (Tabla 2).

Tabla 2. Lista de especies recolectadas y su abundancia promedio en ind m⁻² (\pm error estándar) en cada región de estudio (BLA= Reserva de la biosfera Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco, ACG= Área de Conservación de Guanacaste).

Familia	Especie	BLA	PNH	ACG
Bythitidae	<i>Ogilbia sp</i>	-	0.1 \pm 0.1	-
Apogonidae	<i>Apogon dovii</i> Günther, 1862	-	-	6.6 \pm 2.2
	<i>Apogon retrosella</i> (Gill, 1862)	1.3 \pm 0.4	0.8 \pm 0.5	0.2 \pm 0.2
Gobiidae	<i>Barbulifer pantherinus</i> (Pellegrin, 1901)	3.4 \pm 1.2	-	-
	<i>Chriolepis zebra</i> Ginsburg, 1938	0.3 \pm 0.2	-	-
	<i>Chriolepis semisquamata</i> (Rutter, 1904)	1.1 \pm 0.6	-	-
	<i>Coryphopterus urospilus</i> Ginsburg, 1938	0.9 \pm 0.4	0.5 \pm 0.3	6.5 \pm 2.6
	<i>Elacatinus puncticulatus</i> (Ginsburg, 1938)	7.8 \pm 2.6	0.3 \pm 0.2	24.3 \pm 6
	<i>Gobulus sp. 1</i>	-	-	0.2 \pm 0.2
	<i>Gymneleotris seminuda</i> (Günther, 1864)	-	0.1 \pm 0.1	-
	<i>Lythrypnus dalli</i> (Gilbert, 1890)	3.6 \pm 1.4	-	-
	<i>Lythrypnus pulchellus</i> Ginsburg, 1938	3.7 \pm 1.8	-	-
	<i>Tigrigobius digueti</i> (Pellegrin, 1901)	0.3 \pm 0.3	-	1.5 \pm 1
	<i>Tigrigobius janssi</i> (Bussing, 1981)	-	0.9 \pm 0.7	4.8 \pm 2.2
<i>Tigrigobius nesiotes</i> (Bussing, 1990)	-	-	1.2 \pm 0.8	
Tripterygiidae	<i>Crocodilichthys gracilis</i> Allen & Robertson, 1991	5.7 \pm 1.3	-	-
	<i>Enneanectes carminalis</i> (Jordan & Gilbert, 1882)	-	0.1 \pm 0.1	-
	<i>Enneanectes macrops</i> Rosenblatt et al., 2013	-	0.1 \pm 0.1	-
Dactyloscopidae	<i>Dactyloscopus fallax</i> Dawson, 1975	-	0.1 \pm 0.1	-
Blenniidae	<i>Plagiotremus azaleus</i> (Jordan & Bollman, 1890)	-	-	0.3 \pm 0.2
Labrisomidae	<i>Malacoctenus ebisui</i> Springer, 1959	-	-	0.3 \pm 0.2
	<i>Malacoctenus hubbsi</i> Springer, 1959	0.3 \pm 0.3	-	-
	<i>Malacoctenus mexicanus</i> Springer, 1959	-	0.1 \pm 0.1	-
	<i>Malacoctenus tetranemus</i> (Cope, 1877)	-	-	0.2 \pm 0.2
	<i>Paraclinus mexicanus</i> (Gilbert, 1904)	-	0.5 \pm 0.3	-
	<i>Starksia fulva</i> Rosenblatt & Taylor, 1971	-	-	1.1 \pm 0.5

	<i>Starksia grammilaga</i> Rosenblatt & Taylor, 1971	-	0.9 ± 0.4	-
	<i>Starksia spinipenis</i> (Al-Uthman, 1960)	0.1 ± 0.1	2.6 ± 0.9	-
	<i>Xenomedeia rhodopyga</i> Rosenblatt & Taylor, 1971	0.1 ± 0.1	-	-
Chaenopsidae	<i>Acanthemblemaria crockeri</i> Beebe & Tee-Van, 1938	2.9 ± 1.1	-	-
	<i>Acanthemblemaria exilispinus</i> Stephens, 1963	-	-	7.0 ± 2.2
	<i>Acanthemblemaria hancocki</i> Myers & Reid, 1936	-	-	2.9 ± 1.2
	<i>Acanthemblemaria sp.</i>	-	0.1 ± 0.1	-
	<i>Acanthemblemaria sp. 1</i>	-	-	0.3 ± 0.2
	<i>Coralliozetus boehlkei</i> Stephens, 1963	-	0.1 ± 0.1	-
	<i>Ekemblemaria myersi</i> Stephens, 1963	-	0.3 ± 0.3	-
	<i>Emblemaria piratica</i> Ginsburg, 1942	-	0.3 ± 0.2	-
	<i>Emblemaria sp.</i>	-	-	0.3 ± 0.3
	<i>Prothemblemaria bicirrus</i> (Hildebrand, 1946)	-	0.6 ± 0.3	-
	<i>Prothemblemaria sp.</i>	-	-	0.2 ± 0.2
Gobiesocidae	<i>Arcos sp.</i>	-	-	0.2 ± 0.2
	<i>Gobiesox adustus</i> Jordan & Gilbert, 1882	-	0.1 ± 0.1	-
Syngnathidae	<i>Doryrhamphus excisus</i> Kaup, 1856	-	-	0.3 ± 0.2
Serranidae	<i>Pseudogramma thaumasia</i> (Gilbert, 1900)	-	0.3 ± 0.2	1.2 ± 0.9
Antennariidae	<i>Abantennarius sanguineus</i> (Gill, 1863)	-	-	0.2 ± 0.2
Tetraodontidae	<i>Canthigaster punctatissima</i> (Günther, 1870)	-	-	0.2 ± 0.2

3.2 Influencia de la complejidad del hábitat en los PACB

3.2.1 Efecto de la rugosidad 3D, altura máxima y pendiente estructural sobre el ensamblaje de PACB en el Pacífico Tropical Oriental

Los valores promedios de las variables de complejidad del hábitat variaron en cada uno de los microhábitats en todas las regiones (Tabla 3), lo que demuestra la amplia variabilidad de formas que conforman el fondo marino. El análisis de correlación de Pearson entre las variables de CH y el ensamblaje de PACB evidenció que la rugosidad 3D no presentó correlación significativa con la riqueza de especies a gran escala (nivel de PTO). Sin embargo, a nivel regional, se encontró una relación negativa significativa en

la región del PNH (Figura 8A). Por otro lado, se observó una correlación positiva entre la abundancia y la rugosidad 3D a gran escala (PTO), mientras que a nivel regional no se encontró una correlación positiva. Al igual que con la riqueza, en la región de PNH se observó una correlación negativa (Figura 8B). En contraste, no se encontró correlación entre la biomasa y la rugosidad 3D en ninguna de las escalas analizadas (Figura 8C).

La altura máxima de los microhábitats presentó un patrón similar al de la rugosidad 3D y mostró una correlación negativa con la riqueza de especies en PNH, sin mostrar efectos significativos a nivel PTO (Figura 8D). Por otra parte, se encontró una correlación significativa entre la abundancia y la altura máxima tanto a nivel del PTO como a nivel regional (Figura 8E). Sin embargo, la altura máxima no mostró un efecto significativo en la biomasa en ninguna de las escalas analizadas (Figura 8F).

En cuanto a la pendiente estructural, se observó una correlación negativa con la riqueza de especies en la región de PNH (Figura 8G). Contrariamente, la abundancia mostró una correlación positiva tanto en el PTO como en la región de BLA, y al igual que la riqueza, se observó una tendencia negativa en la abundancia de PACB en PNH (Figura 8H). Por otro lado, a diferencia de las variables de complejidad anteriores, la pendiente estructural presentó correlación significativa con la biomasa a nivel PTO (Figura 8I). Destaca que la abundancia de PACB fue la única variable biológica que mostró una correlación positiva con las tres variables de CH.

Tabla 3. Valores promedios (\pm error estándar) de cada una de las variables de CH (rugosidad 3D, altura máxima [cm] y pendiente estructural [°]) en los microhábitats predominadas por roca (R), coral masivo (CM) y coral ramificado (CR) en la región de Reserva de la biósfera Bahía de los Ángeles, Canales de Ballenas y de Salsipuedes (BLA), Parque Nacional Huatulco (PNH) y Área de Conservación de Guanacaste (ACG).

Microhábitat	BLA		PNH		ACG		
	R	CM	R	CR	R	CM	CR
Rugosidad 3D	1.62 \pm 0.1	2.05 \pm 0.2	1.81 \pm 0.1	2.03 \pm 0.2	2.15 \pm 0.1	2.51 \pm 0.3	1.71 \pm 0.1
Altura máxima	32.91 \pm 5.4	46.57 \pm 3.4	34.79 \pm 3.3	38.67 \pm 5.2	47.66 \pm 6.2	66.67 \pm 4.4	27.50 \pm 1.5
Pendiente	38.08 \pm 1.7	43.16 \pm 1.7	32.92 \pm 2.6	38.20 \pm 3.1	39.27 \pm 2.1	43.40 \pm 5.3	30.73 \pm 5.2

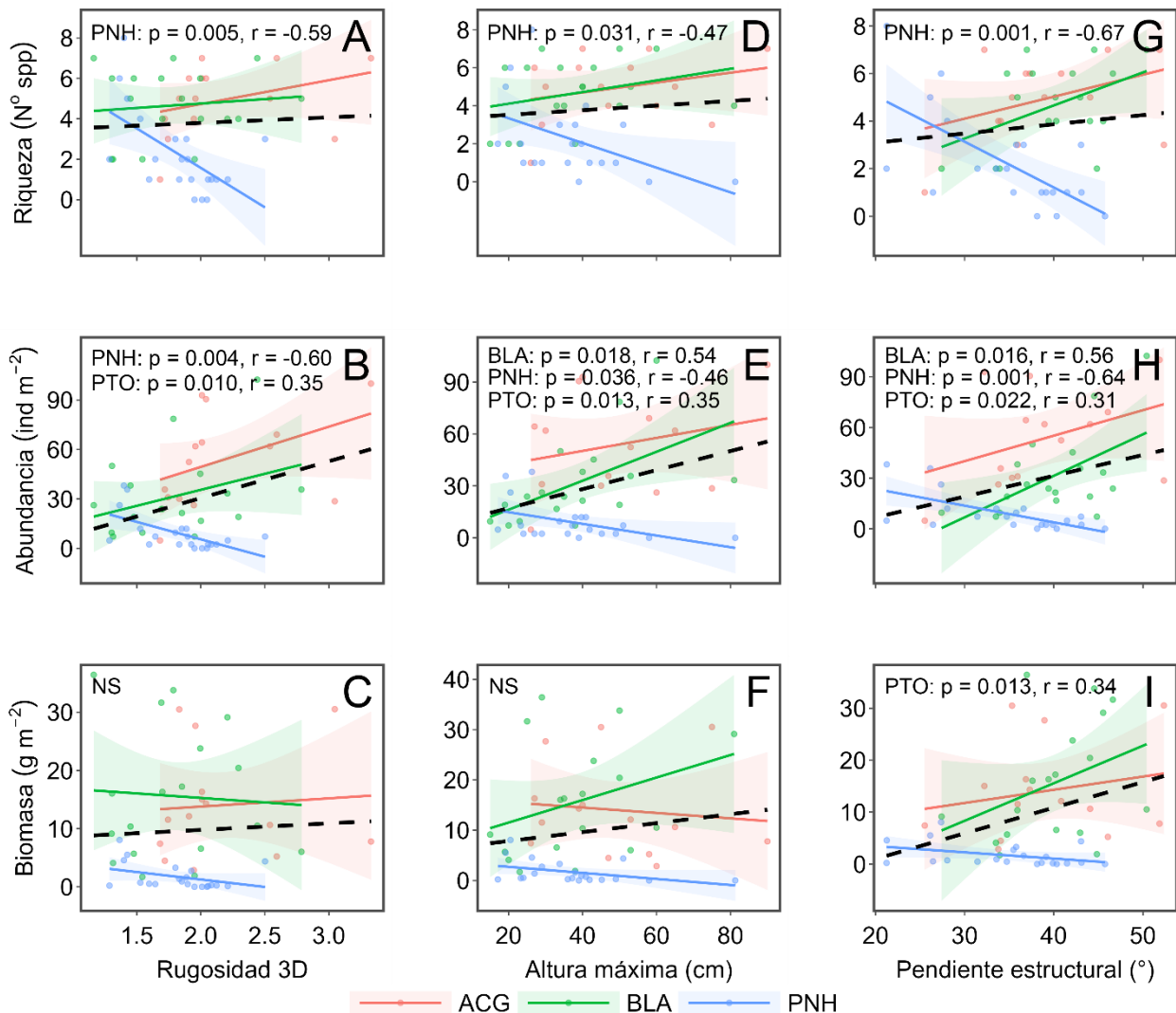


Figura 8. Correlación de Pearson de la rugosidad 3D, altura máxima y pendiente estructural con la riqueza de especies, abundancia y biomasa de PACB (ACG= Área de Conservación de Guanacaste, BLA= Reserva de la biosfera Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco, PTO= Pacífico Tropical Oriental). La línea recta negra discontinua representa la tendencia lineal del PTO integrando las tres Áreas Naturales Protegidas ACG, BLA y PNH. Las letras "NS" indican que la correlación no fue significativa.

3.2.2 Efectos las variables de complejidad a nivel de especie.

Al analizar el efecto de las variables de complejidad del hábitat sobre la abundancia de especies individualmente, se observó que en la región de BLA la abundancia de PACB mostró principalmente correlaciones positivas en algunas especies, con excepción de una especie que mostró una correlación negativa (Figura 9A). En la región en PNH, no se encontró ningún efecto significativo de las variables de la complejidad del hábitat sobre la abundancia de especies (Figura 9B). Por el contrario, en el ACG se observó un mayor número de especies correlacionadas positivamente con las variables de la CH (Figura 9C). En las

tres regiones, la mayoría de las especies no mostraron una correlación significativa con las variables de complejidad. Estos resultados sugieren que solo un grupo reducido de especies presenta una relación marcada con las variables de CH.

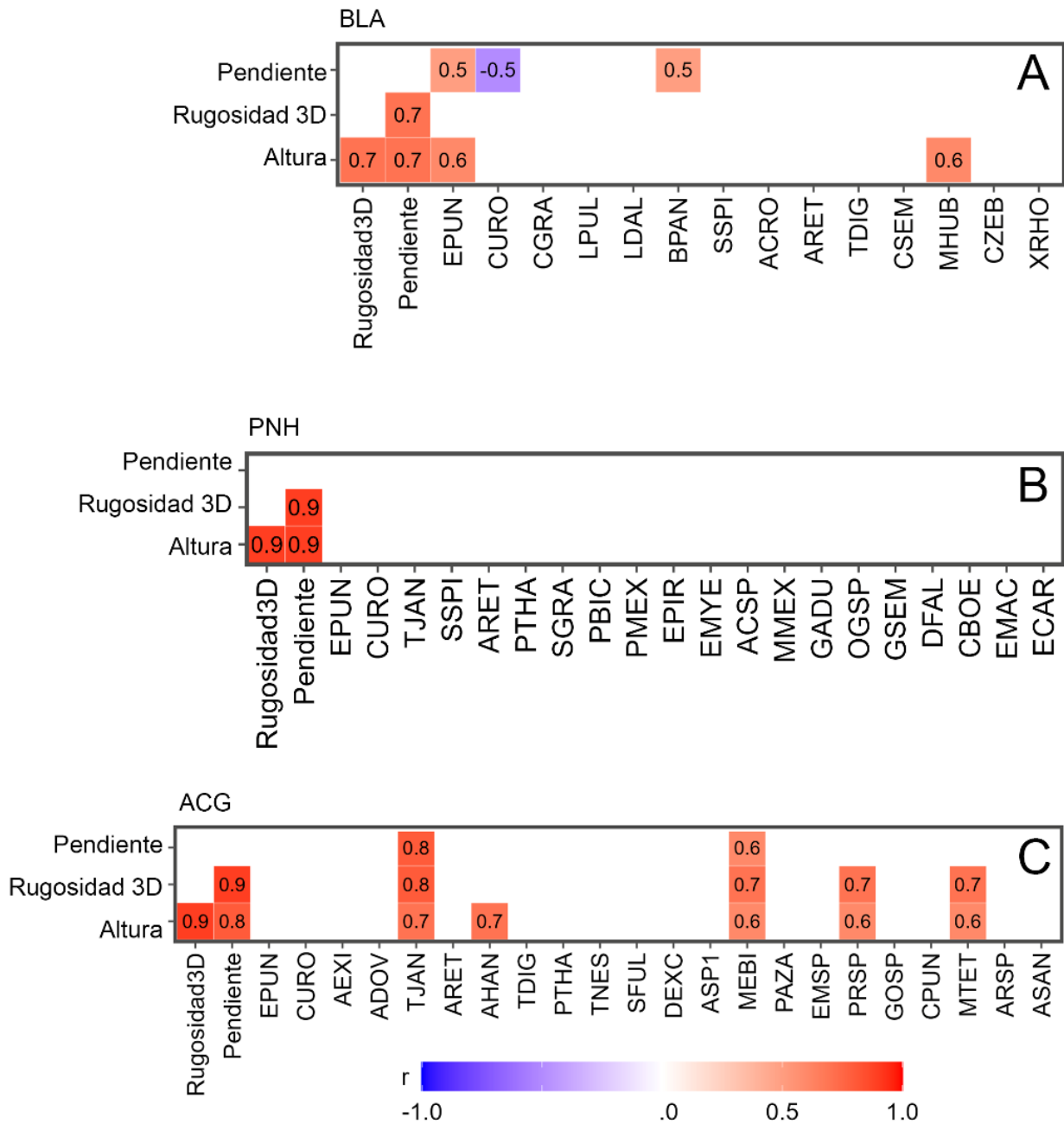


Figura 9. Correlación de las abundancias individuales de PACB y la CH en la región de BLA (A), PNH (B) y ACG (C). Dentro de cada gráfico se muestran únicamente las correlaciones que fueron significativas y sus valores del coeficiente de correlación de Pearson (r). Los acrónimos en el eje x corresponden a las especies de la Tabla 2, donde la primera letra es la inicial del género y las tres restantes son las tres primeras letras del nombre de la especie.

3.3 Efecto del tipo de cobertura bentónica del microhábitat sobre el ensamblaje de PACB

3.3.1 Efecto del porcentaje de cobertura, coralina, rocosa y arenosa sobre el ensamblaje de PACB en el Pacífico Tropical Oriental.

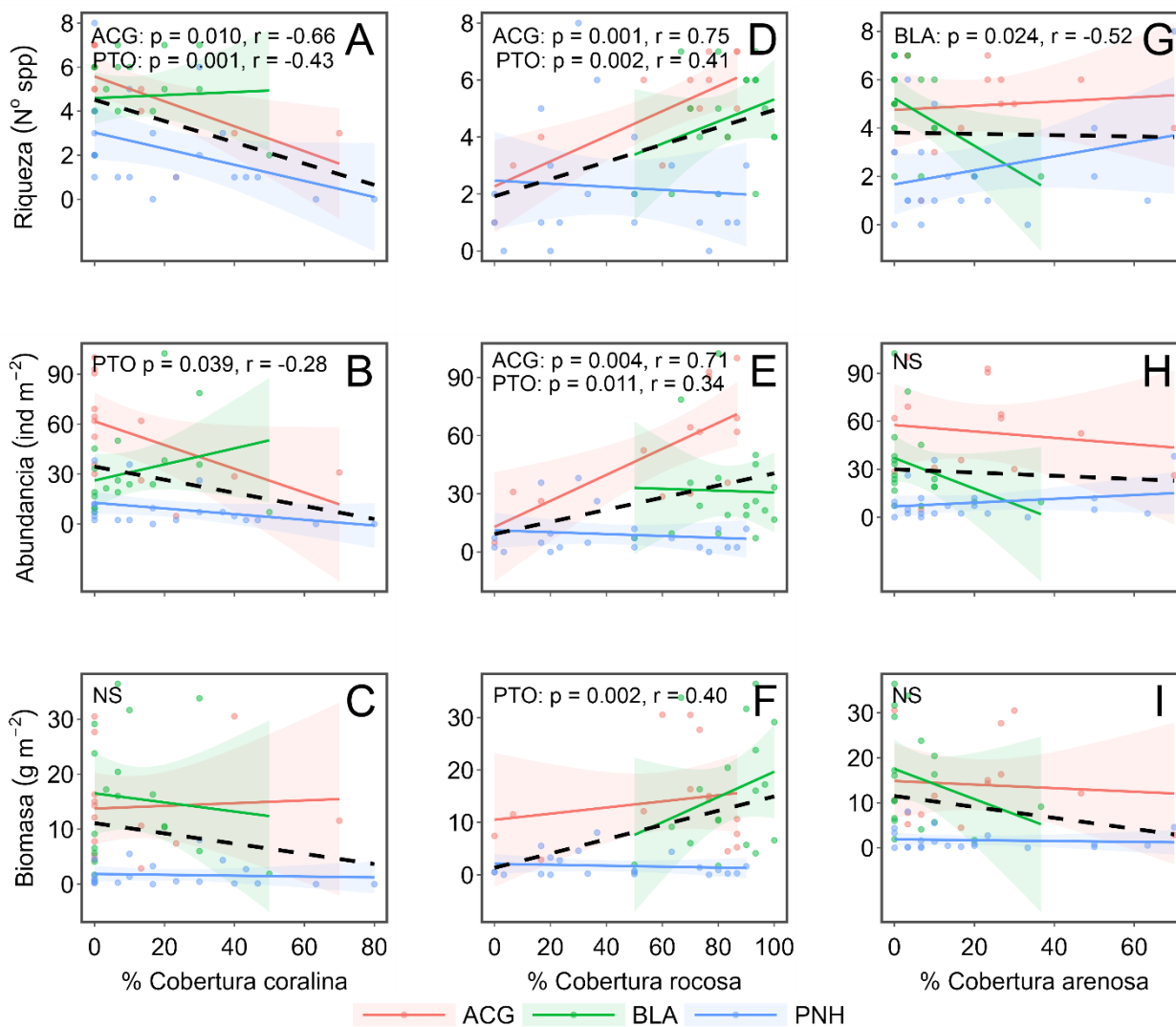


Figura 10. Correlación de Pearson del tipo de cobertura bentónica con la riqueza de especies, abundancia y biomasa de PACB (ACG= Área de Conservación de Guanacaste, BLA= Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco, PTO= Pacífico Tropical Oriental). La línea recta negra discontinua representa la tendencia lineal del PTO integrando en conjunto ACG, BLA y PNH. Las letras "NS" indican que la correlación no fue significativa.

Al analizar todos los datos del PTO, el porcentaje de cobertura coralina mostró una correlación negativa con la riqueza de especies. Del mismo modo, al realizar el análisis regionalmente se observó esta tendencia

negativa únicamente en ACG (Figura 10A). Asimismo, la abundancia también mostró una correlación negativa con la cobertura coralina en el PTO, pero sin efectos significativos a nivel regional (Figura 10B). Por otro lado, la biomasa no mostró una correlación significativa con la cobertura coralina en ninguna de las escalas analizadas (Figura 10C). Estos resultados indican que, durante el periodo de estudio, los sitios con mayor cobertura coralina presentaron menor diversidad y abundancia de PACB en el PTO.

La cobertura rocosa se correlacionó positiva y significativamente tanto con la riqueza (Figura 10D) como con la abundancia (Figura 10E) y biomasa (Figura 10F) de PACB a escala del PTO. Sin embargo, a nivel regional esta tendencia solo se observó en la región de ACG. En cuanto al porcentaje de cobertura arenosa, se encontró una correlación negativa con la riqueza de especies únicamente en la región de BLA (Figura 10G), no obstante, no se observó una correlación significativa ni con la abundancia (Figura 10H) ni con la biomasa (Figura 10I). Estos resultados indican que a medida que aumenta la disponibilidad de sustratos duros, como la cobertura rocosa, se observan mayores valores de diversidad, abundancia y biomasa de PACB. Mientras que el aumento sustancial de fondos arenosos afecta negativamente la riqueza del ensamblaje de PACB.

3.3.2 Efectos a pequeña escala: Nivel especie

Para evaluar la relación de la abundancia de las especies en cada región, se realizaron análisis de componentes principales con el fin de interpretar y agrupar los conjuntos de relaciones lineales. En la región de BLA, las especies mostraron afinidades específicas a cierto tipo de cobertura, por ejemplo, *B. pantherinus* (BPAN) mostró una mayor afinidad por la cobertura coralina, *A. retrosella* (ARET) por la cobertura rocosa y *C. urosphilus* (CURO) por la cobertura arenosa (Figura 11; Anexo C).

Sin embargo, otras especies como *T. digueti* (TDIG) o *L. dalli* (LDAL) no presentan un patrón claro de respuesta ante los diferentes tipos de cobertura bentónica (Figura 11; Anexo C). En la región de PNH, no se realizó el ACP debido al bajo número de correlaciones significativas.

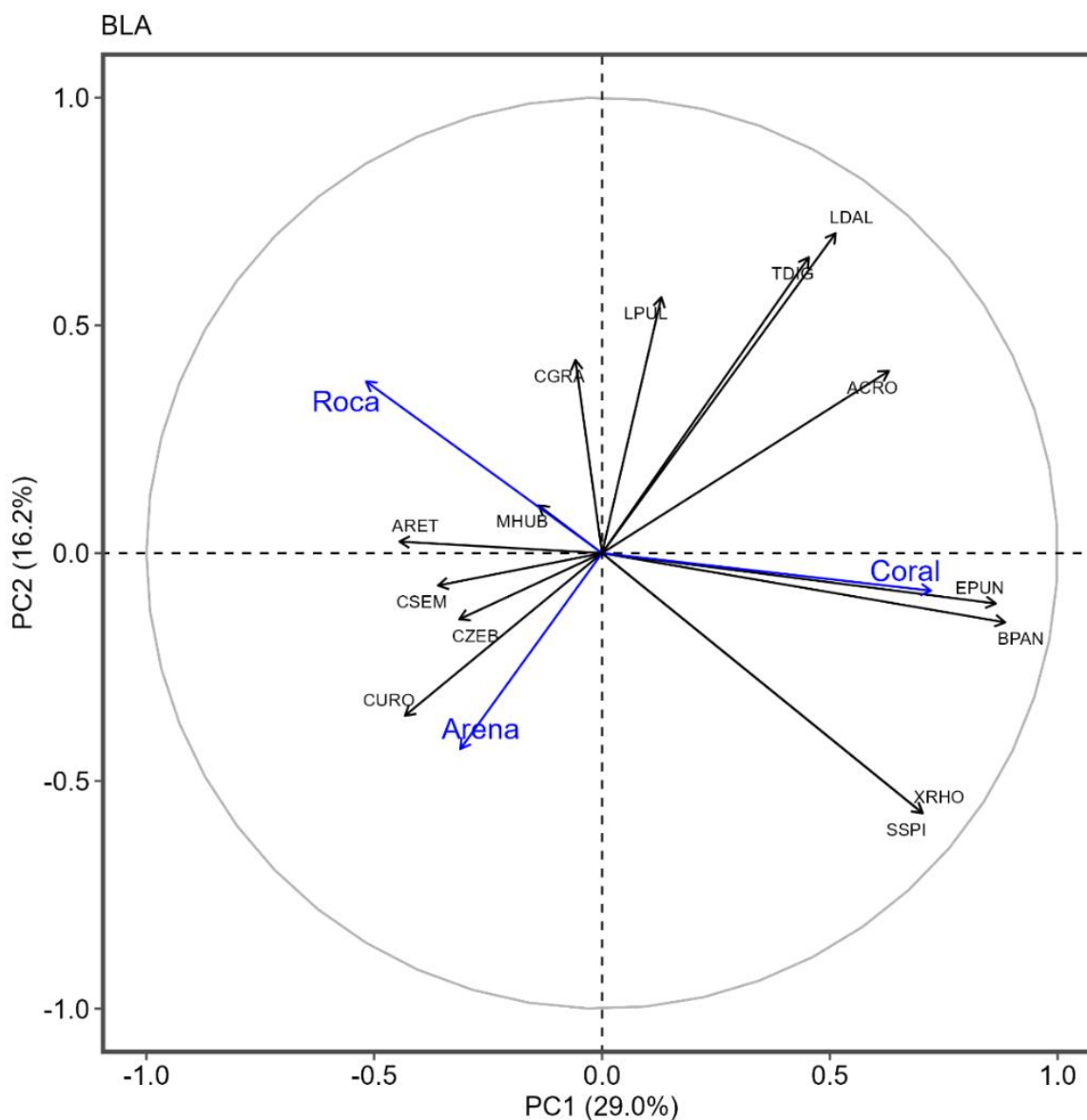


Figura 11. Análisis de componentes principales (ACP) de las variables de cobertura de coral masivo, roca, arena y abundancia de PACB observadas en la región de Bahía de Los Ángeles (BLA). Los acrónimos de cuatro letras corresponden a las especies de la tabla 2, en donde la primera letra es la inicial del género y las tres letras restantes son el epíteto específico.

En la región de ACG, al igual que en BLA, se observó una agrupación de especies en función del tipo de cobertura. Por ejemplo, especies como *P. thaumasia* (PTHA) se agruparon con el porcentaje de cobertura de coral, mientras que otras como *E. puncticulatus* (EPUN) se agruparon con la cobertura rocosa (Figura 12, Anexo D).

Algunas de las especies que se observaron en más de una región mostraron distintas preferencias por el sustrato dependiendo de la región en la que fueron recolectadas. Por ejemplo, la abundancia de *E.*

punctulatus (EPUN) fue influenciada por la cobertura coralina en la región de BLA (Figura 11), mientras que en la región de ACG su abundancia estuvo relacionada con la cobertura rocosa (Figura 12). Estos resultados indican que algunas especies no tienen una preferencia de sustrato definida, por lo que pueden explotar el microhábitat que mejor les convenga dependiendo de las características locales.

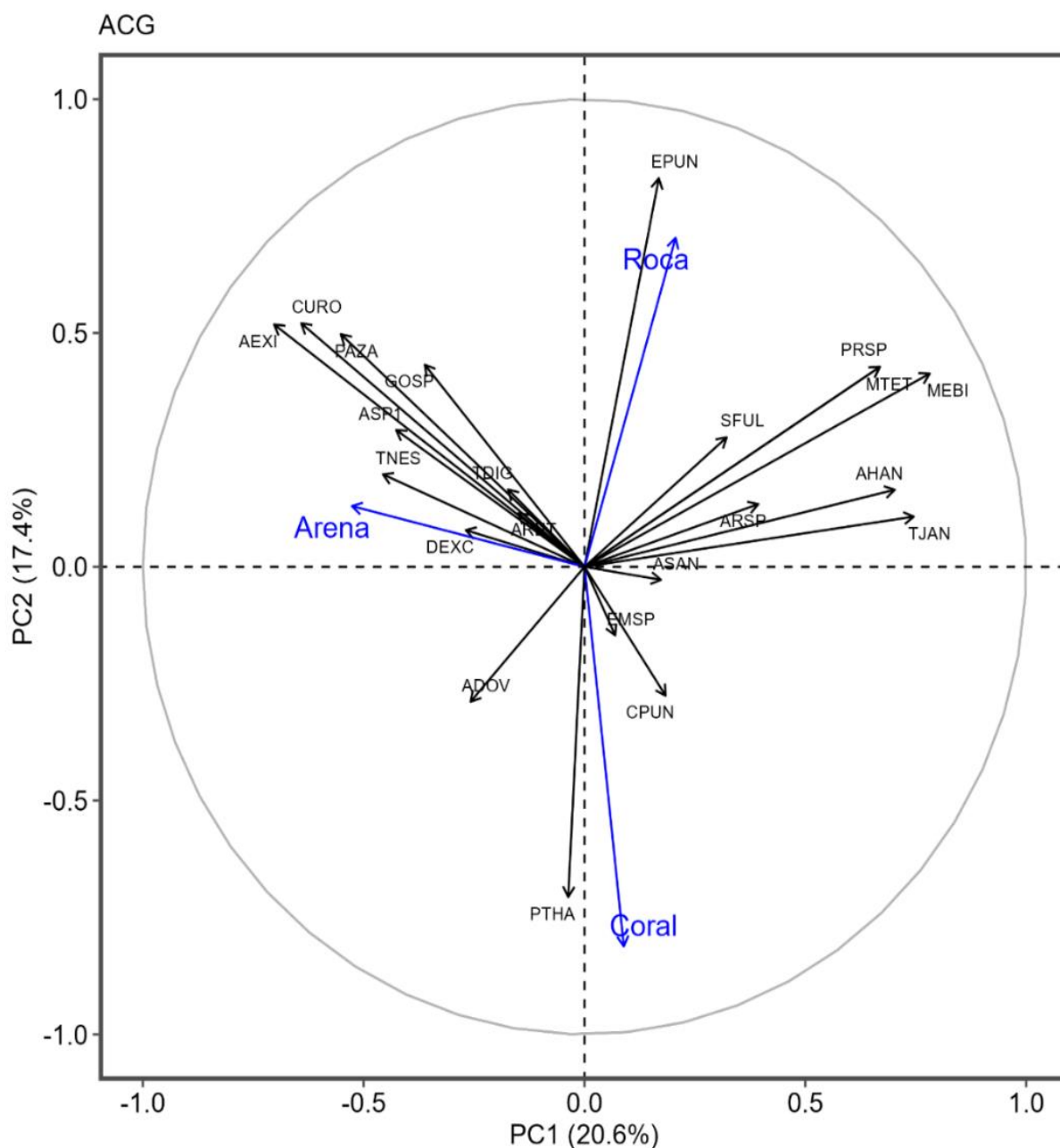


Figura 12. Análisis de componentes principales (ACP) de las variables de cobertura de coral, roca, arena y abundancia de los PACB más abundantes observadas en la región del Área de Conservación de Guanacaste (ACG). Los acrónimos de cuatro letras corresponden a las especies de la tabla 2, en donde la primera letra es la inicial del género y las tres letras restantes son el epíteto específico.

3.4 Diferencias de las variables biológicas entre microhábitats rocosos y coralinos

3.4.1 Diferencias de la riqueza, abundancia y biomasa de PACB entre roca, corales ramificados y corales masivos.

A escala del Pacífico Tropical Oriental, los microhábitats de coral ramificado presentaron los valores más bajos de riqueza de especies (Figura 13A), abundancia (Figura 13B) y biomasa (Figura 13C), mientras que los microhábitats de roca y coral masivo presentaron los valores más altos. Estos resultados sugieren que el tipo o especie de coral que conforma los MH puede tener un impacto importante sobre ensamblaje de PACB al analizarlo a gran escala.

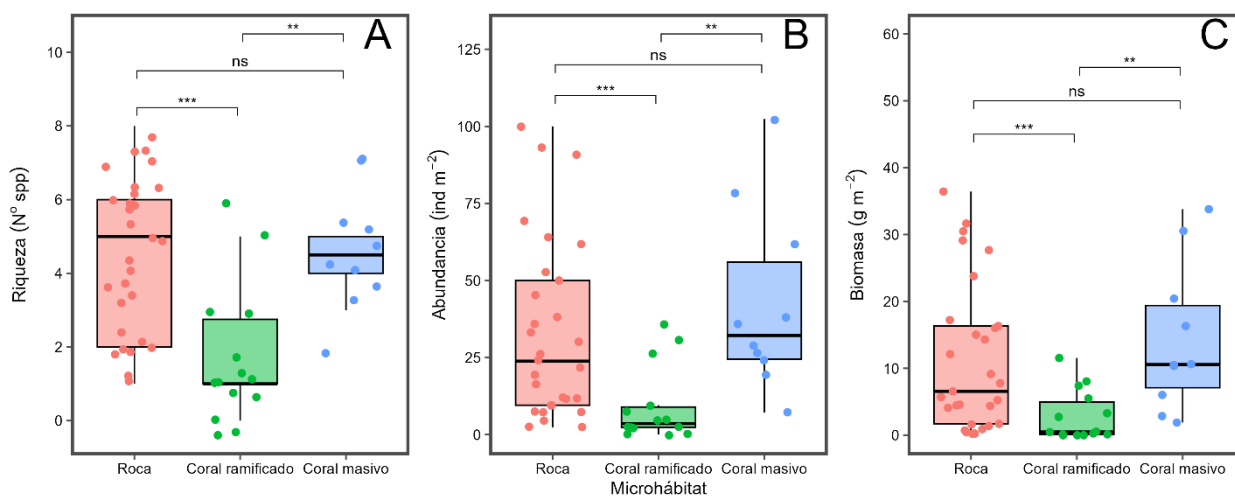


Figura 13. Comparación de la riqueza (A), abundancia (B) y biomasa (C) entre los microhábitats de roca, coral ramificado (género *Pocillopora*) y coral masivo (géneros *Pavona* y *Porites*). Los valores de p de la prueba no paramétrica se muestran en la parte superior de cada gráfico como * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$ y “ns” cuando la diferencia no fue significativa.

A nivel regional, se observaron variaciones en los valores promedio de las variables biológicas en cada MH, como se muestra en la Tabla 4. Sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas en las regiones de BLA y PNH. En contraste, en la región de ACG se observaron diferencias significativas, en donde la riqueza de especies fue mayor en los microhábitats rocosos en comparación con los microhábitats de coral masivo (R vs CM: $Z = 1.941$, $p = 0.046$) y coral ramificado (R vs CR: $Z = 2.003$, $p =$

0.04). Estos resultados indican que únicamente en la región de ACG, los microhábitats rocosos tienden a albergar una mayor riqueza de PACB en comparación con los microhábitats de coral masivo.

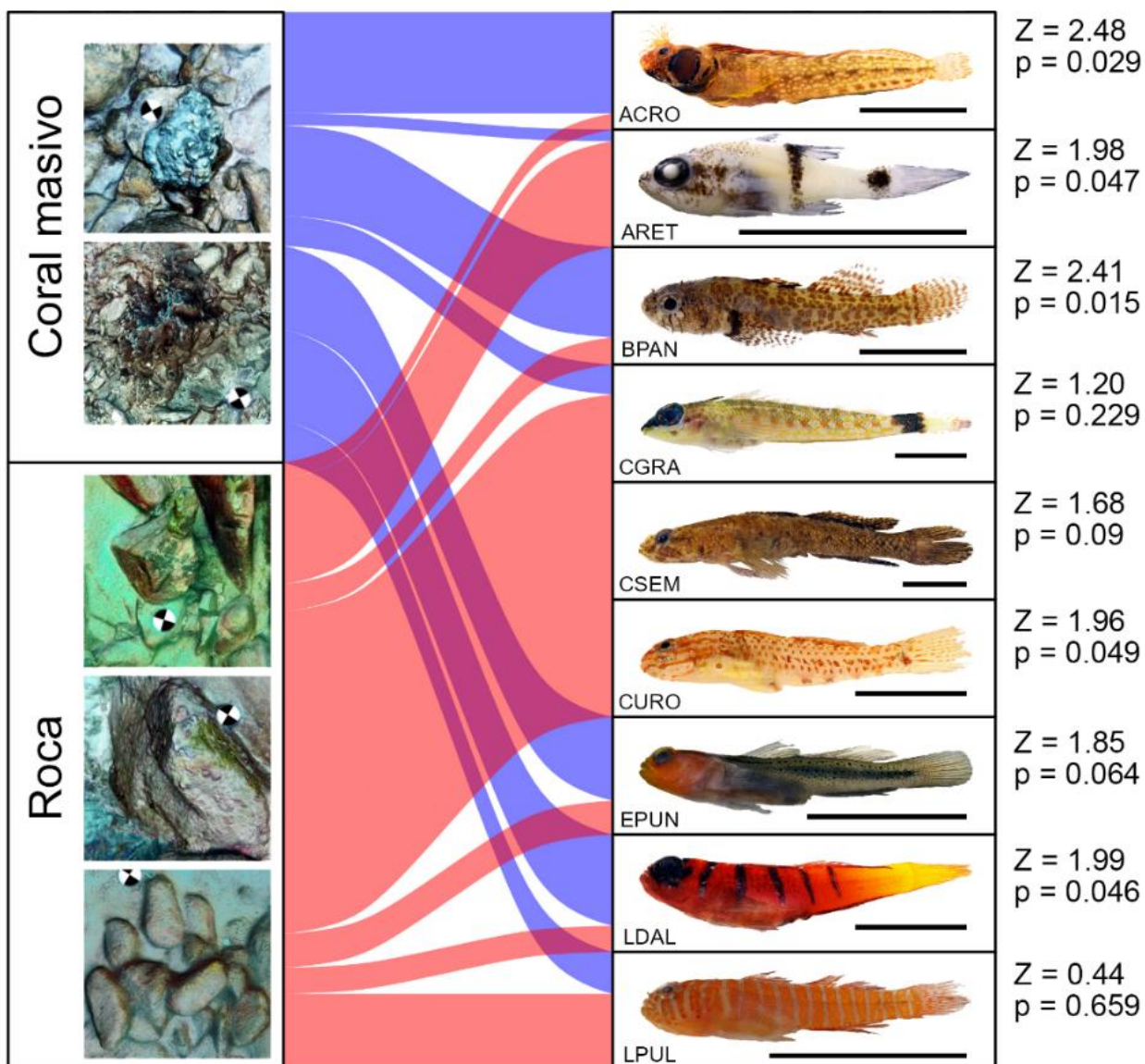


Figura 14. Preferencia del microhábitat de las principales especies de PACB en BLA. El color rojo representa los microhábitats de roca y en azul el coral masivo, las líneas de colores indican la abundancia. Los valores de Z y p corresponden a los resultados de la prueba Mann-Whitney. La barra negra de escala representa 1 cm.

Por otra parte, al observar la preferencia del habitat de las principales especies en microhabitats dominados por coral masivo y roca, en BLA se observó la preferencia de tres especies de PACB (*A. crockeri*, *B. pantherinus* y *L. dalli*) hacia microhábitats coralinos, en las cuales la simple presencia del coral generó altos valores en su abundancia, independientemente de la cantidad o porcentaje de cobertura coralina que presentaban (Figura 14).

Tabla 4. Valores promedio de la riqueza (número de especies), abundancia (ind m⁻²) y biomasa (g m⁻²) en los microhábitats de roca, coral masivo y coral ramificado en diferentes regiones de estudio (ACG= Área de Conservación de Guanacaste, BLA= Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco).

Microhábitat	BLA		PNH		ACG		
	R	CM	R	CR	R	CM	CR
Riqueza	4.5 ± 0.6	4.9 ± 3.2	2.9 ± 0.8	1.8 ± 0.6	5.9 ± 0.4	4.0 ± 0.6	2.0 ± 1.0
Abundancia	23.8 ± 4.3	43.5 ± 7.6	10.8 ± 2.1	7.7 ± 3.3	66.3 ± 8.2	38.9 ± 11	17.9 ± 5.5
Biomasa	16.5 ± 3.7	14.2 ± 2.5	1.6 ± 0.3	1.8 ± 0.8	14.8 ± 3.0	14.7 ± 8.2	9.5 ± 12.4

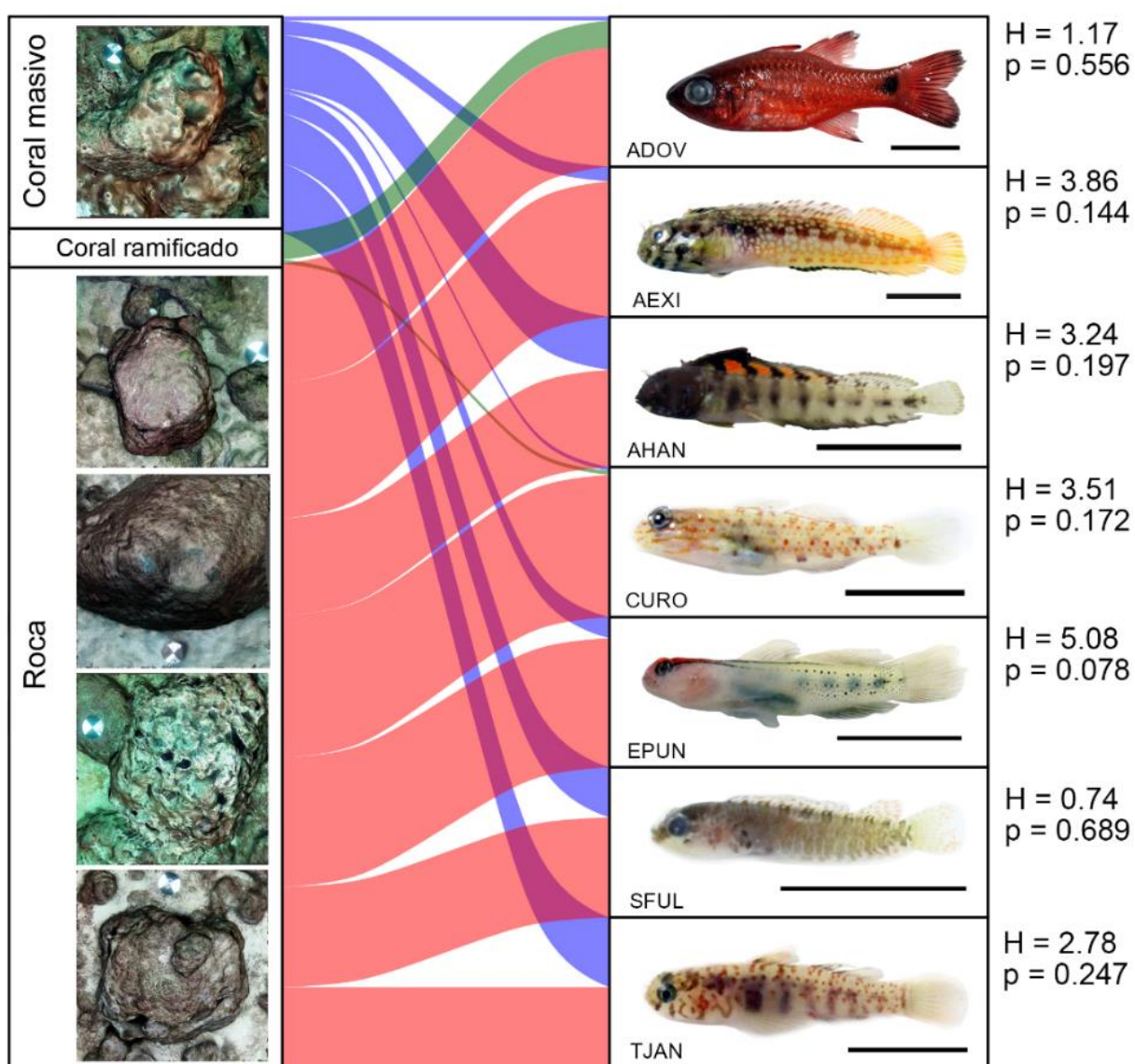


Figura 15. Preferencia del microhábitat de las principales especies de PACB en ACG. El color rojo representa los microhábitats de roca, en azul el coral masivo y en verde coral ramificado. El grosor de las líneas representa la abundancia promedio en ind m⁻². Los valores de H y p corresponden a los resultados de la prueba Kruskal-Walis. La barra negra de escala representa 1 cm.

Aunque las diferencias a nivel especie observadas entre microhábitats en la región de ACG no fueron estadísticamente diferentes, se observó una marcada preferencia de las principales especies de PACB por los microhábitats rocosos sin presencia de coral (Figura 15). Además, se encontró que los microhábitats con presencia de coral masivo tenían claramente una mayor incidencia de PACB en comparación con los microhábitats de coral ramificado (Figura 15).

3.4.2 Diferencias de la riqueza, abundancia y biomasa promedio entre regiones

Las variables biológicas entre regiones mostraron diferencias significativas. La región de PNH presentó los valores más bajos de riqueza (Figura 16A), abundancia (Figura 16B) y biomasa (Figura 16C). Por otro lado, se observaron diferencias únicamente entre las regiones de BLA y ACG en cuanto a la abundancia de PACB (Figura 16B).

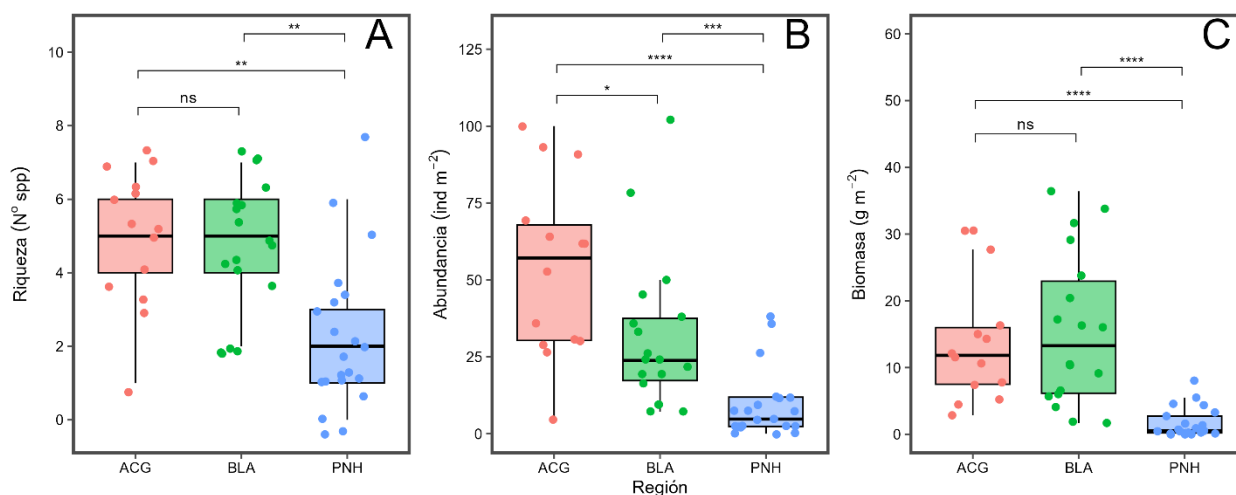


Figura 16. Comparación de la riqueza (A), abundancia (B) y biomasa (C) entre las tres regiones de estudio (BLA= Bahía de Los Ángeles, PNH= Parque Nacional Huatulco, ACG= Área de Conservación de Guanacaste, PTO= Pacífico Tropical Oriental). Los valores de p de la prueba no paramétrica se muestran en la parte superior de cada gráfico como * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, **** $p < 0.0001$ y “ns” cuando la diferencia no fue significativa.

Capítulo 4. Discusión

Inicialmente se propuso la hipótesis de que la riqueza de especies, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos se relacionaría positivamente con la complejidad del hábitat. Los resultados de este trabajo apoyan esta hipótesis debido a que se observaron valores más altos en la mayoría de las variables biológicas a mayores valores de CH. Por ejemplo, al analizar los datos a gran escala (nivel PTO), la rugosidad 3D se relacionó positivamente únicamente con la abundancia de peces. Aunque esta relación no fue muy alta, concuerda con estudios recientes en peces conspicuos realizados en diferentes lugares del mundo (Nugraha et al., 2020; Foo et al., 2021; Santoso et al., 2022); sin embargo, la explicación de este patrón sigue sin estar completamente clara. Komyakova et al. (2013) observaron que la riqueza y abundancia de peces estaban principalmente relacionadas con la presencia y diversidad de corales, resaltando que la relación con la rugosidad era débil. Además, al igual que en este trabajo, otros estudios no encontraron relación entre la riqueza de peces y la rugosidad (Kuffner et al., 2007).

Adicionalmente, se han reportado resultados contradictorios en especies estrechamente emparentadas filogenéticamente. Por ejemplo, algunas especies de peces blénidos (Blenniidae) han mostrado un efecto positivo en respuesta al aumento de la CH y disponibilidad de refugios, mientras que otras especies de la misma familia han presentado un efecto negativo (Morris et al., 2017). Por lo tanto, la respuesta a la CH dependerá en gran medida de las características ontogénicas de cada especie, como el comportamiento, adaptaciones e historias de vida. También, hay que tener en cuenta que la rugosidad no solo podría estar funcionando como refugio para los PACB, sino que también podría estar brindando mejores sitios de alimentación, esto debido a que la densidad de algunos microinvertebrados está fuertemente influenciada por la complejidad del hábitat (Hicks, 1982).

Se ha reportado previamente que la altura individual de los corales es un factor determinante para algunas especies de peces de las familias Pomacentridae y Scaridae, existiendo una alta relación de la abundancia y biomasa con esta variable (Harborne et al., 2012). Asimismo, en el presente trabajo, se observó que la abundancia de *E. puncticulatus* y *A. hancocki* estuvo más relacionada positivamente con la altura máxima de los microhábitats que con las otras variables de CH. Estos resultados podrían estar directamente influenciados por la ecología trófica de las especies. Por ejemplo, en el caso de *A. hancocki*, se ha reportado previamente sobre los hábitos planctívoros de su género (Lindquist y Kotrschal, 1987; Clarke, 1999). Por lo tanto, es posible que los MH más elevados del fondo favorezcan a organismos con este tipo de alimentación debido a que el zooplancton suele estar más disponible en la parte superior de la columna

de agua (Clarke, 1992), en donde se ha observado que la mayor actividad predatoria de los planctívoros se da alrededor de los 1.5 metros por encima del bentos (Motro et al., 2005).

En este estudio se pudo constatar que a gran escala (PTO), los MH con una mayor pendiente estructural presentaban una mayor abundancia de PACB. Sin embargo, había especies que evitaban sitios con altos valores de inclinación, como en el caso de *C. urospilus*, que mostró una relación negativa con esta variable. Esto podría deberse a su asociación con zonas más arenosas, como la transición entre rocas y arena en los límites del arrecife. Previamente, estudios han reportado que el ensamblaje de PACB está fuertemente influenciado por la inclinación del hábitat (Glavičić et al., 2020), no obstante, a nivel especie, se ha identificado que cuando los MH se clasifican en función de su inclinación, suelen tener especies representativas específicas y dominantes en estos MH (Kesici y Dalyan, 2020).

Es posible que la inclinación del hábitat afecte indirectamente a los PACB debido a que puede generar variaciones abióticas, especialmente en la disponibilidad de luz y las tasas de sedimentación (Baynes, 1999; Goldberg y Forster, 2002), los cuales tienen un efecto directo sobre el asentamiento de muchas especies (Glasby y Connell, 2001; Boaventura et al. 2006). Estas variables podrían condicionar el reclutamiento de los PACB y sus presas potenciales. La interacción de la CH con los cambios estacionales de las variables oceanográficas es determinante para soportar la riqueza, diversidad y composición de especies de diversos taxones (Mazzuco et al., 2020), pudiendo modificar la CH a las propiedades hidrodinámicas de los hábitats, alterando los impactos de las corrientes, mareas y el oleaje (Genin, 2004; Harris et al., 2018). Toda esta modulación podría tener un efecto sobre la alimentación, reproducción y distribución de los peces (Farmer et al., 2017).

En este estudio, se observó que las variables de complejidad se relacionaron de manera diferente con el ensamblaje de PACB dependiendo de la escala considerada, incluso existieron tendencias opuestas entre regiones (ejemplo PNH). Este efecto de escala ha sido previamente reportado en estudios sobre la topografía del fondo y la CH, resaltando que los resultados obtenidos y el grado de asociación de las especies con estas variables dependen fuertemente del enfoque y las escalas utilizadas para clasificar los hábitats y microhábitats (Syms, 1995; Morris et al., 2017). Independientemente de la escala, es evidente la existencia de tres patrones de respuesta a la CH: 1) especies que no se ven afectadas directamente por la CH, 2) especies en las que la CH genera un efecto positivo y 3) especies que muestran tendencias negativas ante la CH.

La segunda hipótesis propuesta fue de que la riqueza de especies, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos se relacionaría positivamente con la cobertura coralina. Sin embargo, los resultados de este trabajo no apoyaron esta hipótesis. A pesar de que diversos estudios han reportado incrementos de la abundancia y riqueza de peces conspicuos a medida que aumenta la cobertura coralina (Bell y Galzin, 1984; Pratchett et al., 2011), en este trabajo no se encontró dicho patrón; contrario a lo esperado, se observaron relaciones nulas y negativas. De igual manera, Nugraha et al. (2020) y Ernaningsih et al. (2022) observaron que la densidad de peces conspicuos no se relacionaba positivamente con el porcentaje de cobertura coralina. Estas diferencias en la relación de los peces con los corales dependen en gran medida de las características funcionales y tróficas de las especies. Por ejemplo, los peces depredadores generalistas, piscívoros, coralívoros obligados y planctívoros presentarán una relación positiva con la cobertura coralina, mientras que los grandes forrajeros bentónicos, detritívoros, excavadores, remoneadores y sedimentívoros de arena se relacionaron negativamente (Russ et al., 2021).

Por otra parte, el porcentaje de cobertura rocosa fue la variable que más se relacionó con la riqueza, abundancia y biomasa de PACB. Esto coincide parcialmente con lo encontrado por Giakoumi y Kokkoris (2013), quienes observaron que los fondos dominados por roca presentan altos valores de riqueza, abundancia y biomasa. Esto posiblemente es debido a la gran heterogeneidad de formas que genera este tipo de cobertura, por lo que los resultados del presente trabajo muestran que el sustrato rocoso es crucial para mantener la biodiversidad de PACB. Incluso este puede llegar a ser determinante en regiones con poca cobertura coralina como lo es el PTO, el cual se caracteriza por presentar parches aislados de distribución discontinua y baja diversidad coralina (Cortés, 1997), debido a las condiciones oceanográficas variables y una plataforma continental estrecha, las cuales han limitado históricamente la formación, desarrollo y distribución de los arrecifes de coral en esta región (Glynn et al., 2017).

Al realizar el análisis a nivel especie se observó claramente como los individuos presentaban afinidades concretas por el tipo de cobertura, identificándose cuatro grupos de peces con: 1) hábitos rocosos, 2) hábitos coralinos, 3) hábitos arenosos e 4) indefinidos; esto debido a que los PACB presentan preferencias del hábitat muy específicas debido a su especialización, baja movilidad y fidelidad al sitio (Goatley y Brandl, 2017; Compaire et al., 2022). A pesar de que el tipo de sustrato bentónico es un factor determinante en la estructura y composición de los ensamblajes de peces (Giakoumi y Kokkoris, 2013), aproximadamente solo el 8% de los peces de arrecife alrededor del mundo utilizan el coral vivo como hábitat de refugio (Coker et al. 2014). Sin embargo, esta cifra está subestimada debido a la falta de estudios en algunas regiones además de no contemplar el total de PACB.

La región que presentó mayor incidencia de peces habitando corales fue BLA, en donde destacó el pez endémico *A. crockeri*, debido a que el 86.4% de las observaciones de esta especie fueron en MH de coral masivo. Además, se le observó refugiándose dentro del coral en oquedades producidas por organismos incrustantes y perforadores (Anexo E). Por otra parte, se ha reportado que *A. crockeri* suele alimentarse de la epifauna coralina y del propio tejido de corales del género *Porites* (Lindquist y Kotrschal, 1987), lo que revela la gran importancia de los MH de *Porites* para la conservación de esta especie.

La tercera hipótesis de este trabajo planteaba que los microhábitats conformados por coral ramificado (género *Pocillopora*) presentarían mayores valores de riqueza de especies, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos. Contrariamente, los resultados observados no apoyaron esta hipótesis ya que la mayoría de los MH de coral ramificado presentaron valores muy bajos de abundancia y riqueza de PACB (principalmente en PNH). En estos a su vez, era común la presencia del pez *Scorpaenodes xyris*, una especie carnívora que se alimenta de PACB (Romero-Ponce, 2004). La presencia de depredadores residentes asociados a los arrecifes suele generar una menor abundancia de reclutas de la mayoría de las especies (Webster, 2002). Es probable que una baja abundancia y riqueza de PACB en sustratos con alta complejidad estructural, se explique particularmente por las interacciones intra e interespecíficas como la territorialidad y depredación, los cuales son aspectos conductuales típicos en arrecifes (Patzner et al., 2011; Godfrey y Henmi, 2023).

Por otra parte, los microhábitats de roca y coral masivo tuvieron los valores más altos en las variables biológicas, lo que concuerda con Richardson et al. (2017). Ellos observaron mayor riqueza funcional de peces en hábitats de corales masivos (*Porites spp*) y valores más bajos en hábitats de corales ramificados (*Pocillopora spp*) y coral blando. Estos resultados sugieren que no siempre los corales ramificados son los que sustentan la composición y estructura del ensamblaje en el caso de los PACB.

La última hipótesis proponía que la riqueza de peces arrecifales criptobentónicos sería menor en latitudes más altas, mientras que a latitudes bajas la abundancia y biomasa será menor. Sin embargo, los resultados de este trabajo no encontraron un patrón latitudinal claro. Por ejemplo, se observó un gradiente latitudinal con la riqueza absoluta regional pero no con la riqueza promedio por unidad de muestreo. Del mismo modo, aunque la abundancia promedio no presentó esta tendencia, sí se observaron valores mayores en BLA que es la región que se encontraba en latitudes más altas. No obstante, no se encontraron diferencias significativas en los valores promedio de riqueza, abundancia y biomasa entre BLA y ACG. Adicionalmente, contrario a lo que se esperaría, PNH presentó los valores más bajos.

En síntesis, el ACG fue la región que presentó una mayor riqueza absoluta de peces. Esto concuerda con los reportes históricos previos que han enfatizado sobre la gran diversidad íctica que presenta el Pacífico de Costa Rica con más de 800 especies (Bussing y López, 2009). Por otra parte, la ictiofauna del golfo de California también ha sido ampliamente explorada en el pasado. Walker (1960) reportó 526 especies únicamente en la plataforma continental; sin embargo, los estudios regionales en BLA arrojan alrededor de 100 especies (Viesca-Lohatón et al., 2008). Esta tendencia latitudinal se ha observado en muchos grupos faunísticos del PTO (Mora y Robertson, 2005).

Las 46 especies de PACB registradas en este estudio, representan el ~8.5% del total de especies de peces asociados a arrecifes reportadas por Robertson y Allen (2015) para el PTO, esto a su vez equivale al ~0.26% del total de las especies marinas validas reportadas a nivel mundial (Fricke et al., 2023). La composición del ensamblaje de PACB observada en BLA concuerda con lo observado previamente en el golfo de California (González-Cabello, 2003; Galland, 2013; Irigoyen-Arredondo et al., 2023). En el presente trabajo, la región de BLA destacó por su alta presencia de PACB endémicos, ya que se observaron 10 especies de PACB endémicas de México (*A. crockeri*, *B. pantherinus*, *C. gracilis*, *C. semisquamata*, *C. zebra*, *L. pulchellus*, *M. hubbsi*, *S. spinipenis*, *T. digueti*, *X. rhodopyga*), lo que representó el 71.4% del total de las especies recolectadas, esto claramente denota el alto grado de endemismo de BLA dentro del golfo de California. Afortunadamente, la importancia e implicaciones de esto es un tema en el que se ha enfatizado ampliamente en el pasado (Enriquez-Andrade et al., 2005; Palacios-Salgado et al., 2012).

Contrariamente, en PNH y ACG no se han publicado estudios dirigidos exclusivamente sobre los PACB y siempre se han integrado en estudios de la ictiofauna conspicua (Angulo et al., 2021; Espinoza et al., 2022; Vela-Espinosa et al., 2023), en donde solo suele mencionarse una porción del ensamblaje de PACB a nivel local, por lo que la mayoría de los registros de PACB en estas regiones se limitan a obras extensas como la de Allen y Robertson (1998), Humann y DeLoach (2004) o la integración de bases de datos biogeográficas como Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2023).

Capítulo 5. Conclusiones

Existen relaciones positivas y estadísticamente significativas entre las variables de complejidad del hábitat y las variables biológicas de abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos, lo que sugiere la importancia de la tridimensionalidad de los hábitats para este grupo faunístico. Sin embargo, estas relaciones variaron regionalmente. Estos resultados demuestran que, si la modificación y degradación de los arrecifes coralino-rocosos persiste, se afectará directa e indirecta a los PACB, lo que podría tener consecuencias inciertas para todo el ecosistema.

La riqueza de especies, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos se vieron fuertemente influenciadas por el tipo de cobertura bentónica. Sin embargo, contrariamente a lo esperado, se observó una correlación negativa entre el porcentaje de cobertura coralina con los valores de riqueza y abundancia de especies de peces arrecifales criptobentónicos. Por otro lado, el porcentaje de cobertura rocosa fue la variable que mostró un mayor efecto positivo y significativo en términos de riqueza, abundancia y biomasa. Esto sugiere que las zonas rocosas deben considerarse igualmente importantes que las áreas coralinas en la toma de decisiones y en las estrategias de manejo relacionadas con la conservación de los peces arrecifales criptobentónicos. Del mismo modo, cualquier impacto que provoque un incremento en la cobertura arenosa provocará una disminución en la riqueza del ensamblaje de peces arrecifales criptobentónicos, lo que puede generar consecuencias negativas en la estabilidad y el funcionamiento de los arrecifes coralino-rocosos.

Los microhábitats constituidos por roca y coral masivo mostraron valores altos en la riqueza, abundancia y biomasa de peces arrecifales criptobentónicos. Por otra parte, los corales ramificados mostraron valores significativamente más bajos. Aunque el número absoluto de especies de PACB en cada región siguió un patrón latitudinal, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en los valores promedio de riqueza, abundancia y biomasa entre BLA y ACG; no obstante, el PNH presentó los valores más bajos. Por lo tanto, es necesario llevar a cabo más estudios sobre PACB para determinar si se ajustan al patrón latitudinal típico. También, se requiere continuar con el monitoreo de los arrecifes para comprender y explicar los bajos valores en la riqueza, abundancia y biomasa de PACB de los corales ramificados.

Este trabajo proporciona una línea base de conocimientos científicos sobre los peces arrecifales criptobentónicos, así como la estructuración y complejidad de sus microhábitats en los arrecifes rocoso-coralinos. Sin embargo, a pesar de la alta abundancia y biomasa que presenta este grupo íctico, aún no se

comprende completamente la importancia de estas características para el ecosistema. Por lo tanto, es necesario llevar a cabo estudios adicionales sobre su comportamiento, ecología trófica, reproducción, dinámica poblacional, ciclo de vida e interacciones inter e intraespecíficas. La comprensión de estos aspectos es fundamental para obtener una visión más completa de la función de los peces arrecifales criptobentónicos. Estos estudios permitirán no solo llenar los vacíos de información, sino también proporcionar una base sólida para la conservación y gestión efectivas de los arrecifes.

Literatura citada

- Ackerman, J. L., & Bellwood, D. R. (2000). Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series*, 206, 227-237. <http://dx.doi.org/10.3354/meps206227>
- Ahmadia, G. N., Tornabene, L., Smith, D. J., & Pezold, F. L. (2018). The relative importance of regional, local, and evolutionary factors structuring cryptobenthic coral-reef assemblages. *Coral Reefs*, 37(1), 279-293. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-018-1657-2>
- Alfaro, E. J., Cortés, J., Alvarado, J. J., Jiménez, C., León, A., Sánchez-Noguera, C., Nivia-Ruiz J., y Ruiz, E. (2012). Clima y temperatura sub-superficial del mar en Bahía Culebra, Golfo de Papagayo, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60, 159-171. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.20000>
- Allen G. R., & Robertson D. R. (1998). *Peces del Pacífico Oriental Tropical* (2nd ed.). CONABIO.
- Almany, G. R. (2004). Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages?. *Oikos*, 106(2), 275-284. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13193.x>
- Amador-Buenrostro, A., Serrano-Guzmán, S. J., & Argote-Espinoza, M. A. (1991). Numerical model of the circulation induced by the wind at Bahía de los Angeles, BC, Mexico. *Ciencias Marinas*, 17(3), 39-57. <https://doi.org/10.7773/cm.v17i3.822>
- Ángel, A., & Ojeda, F. P. (2001). Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the northern Chilean coast: the effect of habitat complexity. *Marine Ecology Progress Series*, 217, 81-91. <http://dx.doi.org/10.3354/meps217081>
- Angulo, A., Martínez-Servín, F., Torres-Hernández, E., Domínguez-Domínguez, O., y Cortés, J. (2021). Ictiofauna de la zona intermareal rocosa del Área de Conservación Guanacaste, Pacífico Norte de Costa Rica: diversidad y aspectos ecológicos y biogeográficos. *Revista de Biología Tropical*, 69, 277-296. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69iSuppl.2.48320>
- Barton, E. D., Argote M. L., Brown J., Kosro M., Lavin M. F., Robles J. M., & Smith R. L. (1993). Supersquirt: Dynamics of the Gulf of Tehuantepec Mexico. *Oceanography*, 6(1), 23–30. <https://www.jstor.org/stable/43919091>
- Baynes, T. W. (1999). Factors structuring a subtidal encrusting community in the southern Gulf of California. *Bulletin of Marine Science*, 64(3), 419-450. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1999/00000064/00000003/art0004>
- Bell, J. D., & Galzin, R. (1984). Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, 15(3), 265-274. <https://www.int-res.com/articles/meps/15/m015p265.pdf>
- Beukers, J. S., & Jones, G. P. (1998). Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia*, 114(1), 50-59. <http://dx.doi.org/10.1007/s004420050419>
- Biondo, M. V., & Burki, R. P. (2020). A systematic review of the ornamental fish trade with emphasis on coral reef fishes—an impossible task. *Animals*, 10(11), 2014. <https://doi.org/10.3390/ani10112014>

- Boaventura D., Moura A., Leitao F., Carvalho S., Curdia J., Pereira P., de Fonseca L.C., dos Santos M.N., & Monteiro C. C. (2006). Macrobenthic colonisation of artificial reefs on the southern coast of Portugal (Ancão, Algarve). In K. Martens, H. Queiroga, M. R. Cunha, A. Cunha, M. H. Moreira, V. Quintino, A. M. Rodrigues, J. Seroôdio & R. M. Warwick (Eds.), *Marine Biodiversity. Developments in Hydrobiology* (pp. 335–343). Springer. https://doi.org/10.1007/1-4020-4697-9_29
- Bodmer, M. D. V., Wheeler, P. M., Anand, P., Cameron, S. E., Hintikka, S., Cai, W., Borcsok A. O., & Exton, D. A. (2021). The ecological importance of habitat complexity to the Caribbean coral reef herbivore *Diadema antillarum*: three lines of evidence. *Scientific Reports*, 11(1), 1-13. <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-021-87232-9>
- Borland, H. P., Gilby, B. L., Henderson, C. J., Leon, J. X., Schlacher, T. A., Connolly, R. M., Pittman, S. J., Sheaves M., & Olds, A. D. (2021). The influence of seafloor terrain on fish and fisheries: A global synthesis. *Fish and Fisheries*, 22(4), 707-734. <http://dx.doi.org/10.1111/faf.12546>
- Brandl, S. J., Goatley, C. H., Bellwood, D. R., & Tornabene, L. (2018). The hidden half: ecology and evolution of cryptobenthic fishes on coral reefs. *Biological Reviews*, 93(4), 1846-1873. <http://dx.doi.org/10.1111/brv.12423>
- Brunson, J. C. (2020). ggalluvial: Layered Grammar for Alluvial Plots. *Journal of Open Source Software*, 5(49), 2017, <https://doi.org/10.21105/joss.02017>
- Buhl-Mortensen, L., & Mortensen, P. B. (2005). Distribution and diversity of species associated with deep-sea gorgonian corals off Atlantic Canada. In A. Freiwald & J. M. Roberts (Eds.), *Cold-water Corals and Ecosystems* (pp. 849–879). Springer. http://dx.doi.org/10.1007/3-540-27673-4_44
- Burns, J. H. R., Delparte, D., Gates, R. D., & Takabayashi, M. (2015). Integrating structure-from-motion photogrammetry with geospatial software as a novel technique for quantifying 3D ecological characteristics of coral reefs. *PeerJ*, 3, e1077. <http://dx.doi.org/10.7717/peerj.1077>
- Bussing W. A., & López M. (2009) Marine fish. Species List: Compact Disc. In I. Wehrtmann & J. Cortés (Eds.), *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America. Monographiae Biologicae*, vol 86 (pp. 453–458). Springer. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4020-8278-8_42
- Bussing, W. A. (1990). New species of gobiid fishes of the genera *Lythrypnus*, *Elacatinus* and *Chriolepis* from the eastern tropical Pacific. *Revista de Biología Tropical*, 38(1), 99-118. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/24944>
- Carvalho, L. R. S., & Barros, F. (2017). Physical habitat structure in marine ecosystems: The meaning of complexity and heterogeneity. *Hydrobiologia*, 797(1), 1–9. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-017-3160-0>
- Chapa-Balcorta, C., Hernandez-Ayon, J. M., Durazo, R., Beier, E., Alin, S. R., & López-Pérez, A. (2015). Influence of post-Tehuano oceanographic processes in the dynamics of the CO₂ system in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(12), 7752-7770. <https://doi.org/10.1002/2015JC011249>
- Charbonnel, E., Serre, C., Ruitton, S., Harmelin, J. G., & Jensen, A. (2002). Effects of increased habitat complexity on fish assemblages associated with large artificial reef units (French Mediterranean coast). *ICES Journal of Marine Science*, 59(suppl), 208-213. <http://dx.doi.org/10.1006/jmsc.2002.1263>

- Chen, G. K., & Dai, C. F. (2021). Using 3D photogrammetry to quantify the subtle differences of coral reefs under the impacts of marine activities. *Marine Pollution Bulletin*, 173, 113032. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.113032>
- Clarke, A. J. (1988). Inertial wind path and sea surface temperature patterns near the Gulf of Tehuantepec and Gulf of Papagayo. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 93(C12), 15491-15501. <https://doi.org/10.1029/JC093iC12p15491>
- Clarke, R. D. (1992). Effects of microhabitat and metabolic rate on food intake, growth and fecundity of two competing coral reef fishes. *Coral Reefs*, 11, 199-205. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00301994>
- Clarke, R. D. (1999). Diets and metabolic rates of four Caribbean tube blennies, genus *Acanthemblemaria* (Teleostei: Chaenopsidae). *Bulletin of Marine Science*, 65(1), 185-199. <https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1999/00000065/00000001/art00015>
- Cocheret de la Morinière, E., Nagelkerken, I., Van Der Meij, H., & Van Der Velde, G. (2004). What attracts juvenile coral reef fish to mangroves: habitat complexity or shade?. *Marine Biology*, 144(1), 139-145. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-003-1167-8>
- Coker, D. J., Wilson, S. K., & Pratchett, M. S. (2014). Importance of live coral habitat for reef fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24, 89-126. <https://doi.org/10.1007/s1160-013-9319-5>
- Compaire, J. C., Montes, J., Gonçalves, J. M., Soriguer, M. C., & Erzini, K. (2022). Site fidelity of fish on a rocky intertidal in the south of Portugal. *Journal of Sea Research*, 183, 102202. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2022.102202>
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). (2003). Programa de Manejo Parque Nacional Huatulco, Oaxaca. México. https://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/pdf/programas_manejo/huatulco.pdf
- Cortés, J. (1997). Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs*, 16, S39-S46. <https://doi.org/10.1007/s003380050240>
- Cunha, E. R., Michelan, T. S., Kovalenko, K. E., & Thomaz S. M. (2011). Flying over water: how “On bird species diversity” influenced aquatic ecology. *Hydrobiologia*, 685, 19–26. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-011-0859-1>
- Danemann G. y Ezcurra E. (2008). Bahía de Los Ángeles: recursos naturales y comunidad. Línea base 2007, PRONATURA Noroeste, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, San Diego Natural History Museum. https://inefectividad.conanp.gob.mx/inefectividad/orden_docs/maira/Pen%C3%ADnsula%20de%20BC%20y%20PN/RB%20Zona%20Marina%20Bah%C3%ADa%20de%20los%20C3%81ngeles/1%20Contexto%20y%20planeaci%C3%B3n/Uso%20de%20la%20tierra%20y%20agua/Bah%C3%ADa_recursos%20naturales%20y%20comunidad.pdf
- Darling, E. S., Graham, N. A., Januchowski-Hartley, F. A., Nash, K. L., Pratchett, M. S., & Wilson, S. K. (2017). Relationships between structural complexity, coral traits, and reef fish assemblages. *Coral Reefs*, 36, 561–575. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-017-1539-z>

- Depczynski, M., & Bellwood, D. R. (2003). The role of cryptobenthic reef fishes in coral reef trophodynamics. *Marine Ecology Progress Series*, 256, 183–191. <http://dx.doi.org/10.3354/meps256183>
- Depczynski, M., & Bellwood, D. R. (2004). Microhabitat utilisation patterns in cryptobenthic coral reef fish communities. *Marine Biology*, 145(3), 455-463. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1342-6>
- Duffy, J. E., Lefcheck, J. S., Stuart-Smith, R. D., Navarrete, S. A., & Edgar, G. J. (2016). Biodiversity enhances reef fish biomass and resistance to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113 (22), 6230–6235. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1524465113>
- Dustan, P., Doherty, O., & Pardede, S. (2013). Digital reef rugosity estimates coral reef habitat complexity. *PLoS One*, 8(2), e57386. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0057386>
- Enriquez-Andrade, R., Anaya-Reyna, G., Barrera-Guevara, J.C., Carvajal-Moreno, M.A., Martínez-Delgado, M.E., Vaca-Rodríguez, J., & Valdés-Casillas, C. (2005). An analysis of critical areas for biodiversity conservation in the Gulf of California region. *Ocean and Coastal Management*, 48, 31–50. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2004.11.002>
- Ernaningsih, E., Sultan, D., Asbar, A., & Budimawan, B. (2022). The correlation of coral cover and reef fish density in the biggest archipelagos located in centre of Indonesia. *Iranian Journal of Ichthyology*, 9(2), 111-123. <http://ijichthyol.org/index.php/iji/article/view/900>
- Espinoza, M., Arias-Zumbado, F., Chaves-Zamora, I., y Farías-Tafolla, B. (2022). Comparación de cuatro métodos para contar peces en una bahía tropical: el caso del Área Marina de Manejo Bahía Santa Elena en el Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 70(1), 235-249. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v70i1.49729>
- Farmer, N. A., Heyman, W. D., Karnauskas, M., Kobara, S., Smart, T. I., Ballenger, J. C., Reichert, M. J. M., Wyanski, D. M., Tishler, M. S., Lindeman, K. C., Lowerre-Barbieri, S. K., Switzer, T. S., Solomon, J. J., McCain, K., Marhefka, M., & Sedberry, G. R. (2017). Timing and locations of reef fish spawning off the Southeastern United States. *PLoS One*, 12(3), e0172968. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0172968>
- Ferreira, C. E., Gonçaves, J. E., & Coutinho, R. (2001). Community structure of fishes and habitat complexity on a tropical rocky shore. *Environmental biology of fishes*, 61(4), 353-369. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1011609617330>
- Figueira, W., Ferrari, R., Weatherby, E., Porter, A., Hawes, S., & Byrne, M. (2015). Accuracy and precision of habitat structural complexity metrics derived from underwater photogrammetry. *Remote Sensing*, 7(12), 16883-16900. <http://dx.doi.org/10.3390/rs71215859>
- Foo, S. A., Walsh, W. J., Lecky, J., Marcoux, S., & Asner, G. P. (2021). Impacts of pollution, fishing pressure, and reef rugosity on resource fish biomass in West Hawaii. *Ecological Applications*, 31(1), e2213. <https://doi.org/10.1002/eap.2213>
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & van Der Laan, R. (2023). Eschmeyer's Catalog of Fishes: genera, species, references. Consultado el 03 de marzo de 2023, en <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>

- Friedlander, A. M., & Parrish, J. D. (1998). Habitat characteristics affecting fish assemblages on a Hawaiian coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 224, 1– 30. [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00164-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00164-0)
- Friedman, A., Pizarro, O., Williams, S. B., & Johnson-Roberson, M. (2012). Multi-scale measures of rugosity, slope and aspect from benthic stereo image reconstructions. *PLoS One*, 7(12), e50440. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0050440>
- Froese, R., & D. Pauly (2023). FishBase. World Wide Web electronic publication. Consultado el 03 de febrero de 2023, en www.fishbase.org
- Fukunaga, A., Burns, J. H., Craig, B. K., & Kosaki, R. K. (2019). Integrating three-dimensional benthic habitat characterization techniques into ecological monitoring of coral reefs. *Journal of Marine Science and Engineering*, 7(2), 27. <https://doi.org/10.3390/jmse7020027>
- Galland, G. R. (2013). The conservation and ecology of cryptobenthic fishes on rocky reefs in the Gulf of California, Mexico. [PhD Thesis]. University of California, San Diego.
- Galland, G. R., Erisman, B., Aburto-Oropeza, O., & Hastings, P. A. (2017). Contribution of cryptobenthic fishes to estimating community dynamics of sub-tropical reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 584, 175-184. <http://dx.doi.org/10.3354/meps12364>
- GBIF (2023). Global Biodiversity Information Facility. Consultado el 03 de febrero de 2023, en <https://www.gbif.org>
- Genin, A. (2004). Bio-physical coupling in the formation of zooplankton and fish aggregations over abrupt topographies. *Journal of Marine Systems*, 50(1-2), 3–20. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.10.008>
- Giakoumi, S., & Kokkoris, G. D. (2013). Effects of habitat and substrate complexity on shallow sublittoral fish assemblages in the Cyclades Archipelago, North-eastern Mediterranean Sea. *Mediterranean Marine Science*, 14(1), 58-68. <https://doi.org/10.12681/mms.318>
- Giglio, V. J., Ternes, M. L., Barbosa, M. C., Cordeiro, C. A., Floeter, S. R., & Ferreira, C. E. (2017). Reef fish associations with sea urchins in an Atlantic oceanic island. *Marine Biodiversity*, 48(4), 1833-1839. <http://dx.doi.org/10.1007/s12526-017-0677-4>
- Gijón-Díaz, D., Reyes-Bonilla, H., Guerrero-Izquierdo, T. P., y Fernández-Rivera Melo, F. J. (2017). Potencial económico de la captura de peces de ornato bajo protección federal en México. *Revista de Biología Tropical*, 65(1), 195-210. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v65i1.22949>
- Gillooly, J. F., Brown, J. H., West, G. B., Savage, V. M., & Charnov, E. L. (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293 (5538), 2248–2251. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1061967>
- Ginsburg, I. (1938). Eight new species of gobioid fishes from the American Pacific coast. *Allan Hancock Pacific Expedition 1932–40*, 2(7), 109–121. <http://doi.org/10.25549/hancock-c82-14202>
- Glasby, T. M., & Connell, S. D. (2001). Orientation and position of substrata have large effects on epibiotic assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 214, 127-135. <http://dx.doi.org/10.3354/meps214127>

- Glavičić, I., Kovačić, M., Soldo, A., & Schliewen, U. (2020). A quantitative assessment of the diel influence on the cryptobenthic fish assemblage of the shallow Mediterranean infralittoral zone. *Scientia Marina*, 84(1), 49-57. <http://dx.doi.org/10.3989/scimar.04994.21A>
- Glynn, P. W., Alvarado, J. J., Banks, S., Cortés, J., Feingold, J. S., Jiménez, C., Maragos J. E., Martínez P., Maté J. L., Moanga D. A., Navarrete S., Reyes-Bonilla H., Riegl B., Rivera F., Vargas-Ángel B., Wieters E. A., & Zapata F. A. (2017). Eastern Pacific Coral Reef Provinces, Coral Community Structure and Composition: An Overview. In P. Glynn, D. Manzello & I. Enochs (Eds.), *Coral Reefs of the Eastern Tropical Pacific*. Coral Reefs of the World, vol 8 (pp. 107–176). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_5
- Goatley, C. H., & Brandl, S. J. (2017). Cryptobenthic reef fishes. *Current biology*, 27(11), R452-R454. [https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822\(17\)30350-0.pdf](https://www.cell.com/current-biology/pdf/S0960-9822(17)30350-0.pdf)
- Godfrey, H. H., & Henmi, Y. (2023). Observations of Agonistic Behavior between Two Male Gobies *Acentrogobius virgatus* (Jordan & Snyder, 1901), in Maizuru Bay, Kyoto Prefecture, Japan. *Journal of Applied Ichthyology*, 2023. <https://doi.org/10.1155/2023/8868453>
- Goldberg, N. A., & Foster, M. S. (2002). Settlement and post-settlement processes limit the abundance of the geniculate coralline alga *Calliarthron* on subtidal walls. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 278(1), 31-45. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00334-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00334-9)
- González-Cabello, A. (2003). Variabilidad espacio-temporal de las asociaciones de peces crípticos en áreas arrecifales coralinas y rocosas de la región de La Paz, B.C.S. [Tesis de Maestría]. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., México.
- Gratwicke, B., & Speight, M. R. (2005). Effects of habitat complexity on Caribbean marine fish assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 292, 301-310. <http://dx.doi.org/10.3354/meps292301>
- Griffiths, S. P., Davis, A. R., & West, R. J. (2006). Role of habitat complexity in structuring temperate rockpool ichthyofaunas. *Marine Ecology Progress Series*, 313, 227-239. <http://dx.doi.org/10.3354/meps313227>
- Harborne, A. R., Mumby, P. J., & Ferrari, R. (2012). The effectiveness of different meso-scale rugosity metrics for predicting intra-habitat variation in coral-reef fish assemblages. *Environmental Biology of Fishes*, 94, 431-442. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9956-2>
- Harris, D. L., Rovere, A., Casella, E., Power, H., Canavesio, R., Collin, A., Pomeroy, A., Webster, J. M., & Parravicini, V. (2018). Coral reef structural complexity provides important coastal protection from waves under rising sea levels. *Science Advances*, 4(2), eaao4350. <http://dx.doi.org/10.1126/sciadv.aao4350>
- Hicks, G. R. (1982). Habitat structure, disturbance, and equilibrium in crustacean communities. *Marine Ecology*, 3(1), 41-51. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1982.tb00104.x>
- Horinouchi, M., Mizuno, N., Jo, Y., Fujita, M., Sano, M., & Suzuki, Y. (2009). Seagrass habitat complexity does not always decrease foraging efficiencies of piscivorous fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 377, 43-49. <http://dx.doi.org/10.3354/meps07869>
- Humann, P., & DeLoach, N. (2004). *Reef Fish Identification, Baja to Panama*. New World Publications.

- Imre I., Grant J. W. A., & Keeley E. R. (2002). The effect of visual isolation on territory size and population density of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 62, 650–658. <http://dx.doi.org/10.1139/f02-010>
- Irigoyen-Arredondo, M. S., Moreno-Sánchez, X. G., Marín-Enríquez, E., Ayala-Galaz, J. M., Ortiz-Oyola, D. S., Valenzuela-Quiñonez, F., & Olivier, D. (2023). Length-Weight Relationship of 20 Cryptobenthic Fish in Coral and Rocky Reefs in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*, 1122004. <https://doi.org/10.1155/2023/1122004>
- Jáquez-Domínguez, L. M. (2019). Peces de arrecife asociados al erizo de mar *Diadema mexicanum* (Agassiz, 1863) en la caleta de Cuastecomate, Jalisco. [Tesis de licenciatura]. Universidad de Guadalajara, Jalisco, México. <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.10347.62247>
- Jáuregui, E. (2003). Climatology of landfalling hurricanes and tropical storms in Mexico. *Atmósfera*, 16(4), 193-204. <https://www.scielo.org.mx/pdf/atm/v16n4/v16n4a1.pdf>
- Jinks, K. I., Brown, C. J., Rasheed, M. A., Scott, A. L., Sheaves, M., York, P. H., & Connolly, R. M. (2019). Habitat complexity influences the structure of food webs in Great Barrier Reef seagrass meadows. *Ecosphere*, 10(11), e02928. <http://dx.doi.org/10.1002/ecs2.2928>
- Johnson, D. W. (2007). Habitat complexity modifies post-settlement mortality and recruitment dynamics of a marine fish. *Ecology*, 88(7), 1716-1725. <http://dx.doi.org/10.1890/06-0591.1>
- Jones, G. P., McCormick, M. I., Srinivasan, M., & Eagle, J. V. (2004). Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101, 8251–8253. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0401277101>
- Kassambara A. (2022a). ggcorrplot: Visualization of a Correlation Matrix using 'ggplot2'. R package version 0.1.4. <https://CRAN.R-project.org/package=ggcorrplot>
- Kassambara A. (2022b). rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. R package version 0.7.1. <https://CRAN.R-project.org/package=rstatix>
- Kassambara A., & Mundt F. (2020). factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7. <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Kelaher, B. P., & Castilla J. C. (2005). Habitat characteristics influence macrofaunal communities in coralline turf more than mesoscale upwelling on the coast of Northern Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 63, 155–165. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2004.10.017>
- Kesici, N. B., & Dalyan, C. (2020). Habitat Preferences and spatial distribution of the cryptobenthic fish assemblages around the Gökçeada Island (North Aegean Sea). *Journal of Ichthyology*, 60, 263-271. <https://doi.org/10.1134/S0032945220020083>
- Kingsford, M. J. (1995). Drift algae: a contribution to near-shore habitat complexity in the pelagic environment and an attractant for fish. Marine Ecology Progress Series. *Oldendorf*, 116(1), 297-301. <http://dx.doi.org/10.3354/meps116297>
- Kohler K. E., & Gill S. M. (2006). Coral Point Count with Excel extensions (CPCe): A Visual Basic program for the determination of coral and substrate coverage using random point count methodology. *Computers & Geosciences*, 32: 1259-1269. <https://doi.org/10.1016/j.cageo.2005.11.009>

- Komyakova, V., Munday, P. L., & Jones, G. P. (2013). Relative importance of coral cover, habitat complexity and diversity in determining the structure of reef fish communities. *PloS One*, 8(12), e83178. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0083178>
- Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., & Warfe, D. M. (2012). Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia*, 685(1), 1-17. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-011-0974-z>
- Kuffner, I. B., Brock, J. C., Grober-Dunsmore, R., Bonito, V. E., Hickey, T. D., & Wright, C. W. (2007). Relationships between reef fish communities and remotely sensed rugosity measurements in Biscayne National Park, Florida, USA. *Environmental biology of fishes*, 78, 71-82. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9078-4>
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25, 1-18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.
- Lindquist, D. G., & Kotrschal, K. M. (1987). The diets in four Pacific tube blennies (Acanthemblemaria: Chaenopsidae): Lack of ecological divergence in syntopic species. *Marine Ecology*, 8(4), 327-335. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1987.tb00192.x>
- Lingo, M. E., & Szedlmayer, S. T. (2006). The influence of habitat complexity on reef fish communities in the northeastern Gulf of Mexico. *Environmental Biology of Fishes*, 76(1), 71-80. <http://dx.doi.org/10.1007/s10641-006-9009-4>
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On Bird Species Diversity. *Ecology*, 42: 594-598. <https://doi.org/10.2307/1932254>
- Marre, G., Holon, F., Luque, S., Boissery, P., & Deter, J. (2019). Monitoring marine habitats with photogrammetry: a cost-effective, accurate, precise and high-resolution reconstruction method. *Frontiers in Marine Science*, 6, 276. <http://dx.doi.org/10.3389/fmars.2019.00276>
- Martínez-Fuentes, L. M., Norzagaray-López, C. O., Hernández-Ayón, J. M., Solana-Arellano, M. E., Uribe-López, A. G., Valdivieso-Ojeda, J. A., Camacho-Ibar V., Mejía-Trejo A., Delgadillo-Hinojosa F., & Cabral-Tena, R. A. (2022). Influence of the advection of water masses in the Ballenas Channel on the CO₂ system in Bahía de los Angeles (Mexico). *Regional Studies in Marine Science*, 55, 102505. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2022.102505>
- Matias, M. G., Underwood A. J., Hochuli D. F., & Coleman R. A. (2010). Independent effects of patch size and structural complexity on diversity of benthic invertebrates. *Ecology*, 91, 1908–1915. <http://dx.doi.org/10.1890/09-1083.1>
- Mazzuco, A. C. D. A., Stelzer, P. S., & Bernardino, A. F. (2020). Substrate rugosity and temperature matters: patterns of benthic diversity at tropical intertidal reefs in the SW Atlantic. *PeerJ*, 8, e8289. <https://doi.org/10.7717/peerj.8289>
- McCormick, M. I. (1994). Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series*, 112(1-2), 87-96. <http://dx.doi.org/10.3354/meps112087>
- McCreary, J. P., Lee, H. S., & Enfield, D. B. (1989). The response of the coastal ocean to strong offshore winds: With application to circulations in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo. *Journal of Marine Research*, 47(1), 81-109. <https://www.researchgate.net/publication/233639967>

- Møller, P. R., Schwarzhans, W., & Nielsen, J. G. (2005). Review of the American Dinematichthyini (Teleostei: Bythitidae). Part II. Ogilbia. *Aqua*, 10(4), 133-207. <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.4400.1927>
- Mora, C., & Robertson, D. R. (2005). Causes of latitudinal gradients in species richness: a test with fishes of the Tropical Eastern Pacific. *Ecology*, 86(7), 1771-1782. <https://www.jstor.org/stable/3450621>
- Morris, R. L., Chapman, M. G., Firth, L. B., & Coleman, R. A. (2017). Increasing habitat complexity on seawalls: Investigating large-and small-scale effects on fish assemblages. *Ecology and evolution*, 7(22), 9567-9579. <https://doi.org/10.1002/ece3.3475>
- Motro, R., Ayalon, I., & Genin, A. (2005). Near-bottom depletion of zooplankton over coral reefs: III: vertical gradient of predation pressure. *Coral Reefs*, 24, 95-98. <https://doi.org/10.1007/s00338-004-0451-5>
- Munday, P. L., Jones, G. P., Pratchett, M. S., & Williams, A. J. (2008). Climate change and the future for coral reef fishes. *Fish and Fisheries*, 9(3), 261-285. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00281.x>
- Nelson, J. S., Grande, T. C., & Wilson, M.V.H. (2016). *Fishes of the world*. (5th ed.). John Wiley & Sons.
- Nugraha W. A., Mubarak F., Husaini E., & Evendi H. (2020). The correlation of coral reef cover and rugosity with coral reef fish density in East Java Waters. *Jurnal Ilmiah Perikanan dan Kelautan*, 12: 131-139. <https://doi.org/10.20473/jipk.v12i1.14356>
- Palacios-Salgado, D. S., Burnes-Romo, L. A., Tavera, J. J., & Ramirez-Valdez, A. (2012). Endemic fishes of the Cortez biogeographic province (Eastern Pacific Ocean). *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 42(3), 153-164. <https://doi.org/10.3750/AIP2011.42.3.01>
- Patzner R. A., Van Tassell J. L., Kovacic M., & Kapoor B. G. (2011). *The biology of gobies*. Science Publishers.
- Piña-Espallargas, R. (2005). La pesquería de especies marinas con fines de ornato en México: El Parque Marino de Loreto, BCS, como estudio de caso. [Tesis de Maestría]. Centro Interdisciplinario de Ciencias del Mar, Baja California, México.
- Pratchett, M. S., Hoey, A. S., Wilson, S. K., Messmer, V., & Graham, N. A. (2011). Changes in biodiversity and functioning of reef fish assemblages following coral bleaching and coral loss. *Diversity*, 3(3), 424-452. <https://doi.org/10.3390/d3030424>
- Prochazka, K. (1998). Spatial and trophic partitioning in cryptic fish communities of shallow subtidal reefs in False Bay, South Africa. *Environmental Biology of Fishes*, 51, 201-220. <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1007407200708>
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Reyes-Hernández, A. C., Ahumada-Sempoal, M. A., López-Pérez, A., & Malagón-Pimentel, X. (2019). Surface and advective heat fluxes in the western margin of the Gulf of Tehuantepec. *Continental Shelf Research*, 180, 35-47. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2019.04.011>
- Richardson, L. E., Graham, N. A., Pratchett, M. S., & Hoey, A. S. (2017). Structural complexity mediates functional structure of reef fish assemblages among coral habitats. *Environmental Biology of Fishes*, 100, 193-207. <https://doi.org/10.1007/s10641-016-0571-0>

- Risk, M. J. (1972). Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin*, 153, 1– 6. <http://dx.doi.org/10.5479/si.00775630.153.1>
- Roberts, C. M., & Ormond, R. F. G. (1987). Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 41, 1–8. <http://dx.doi.org/10.3354/meps041001>
- Robertson, D. R. y Allen, G. R. (2015). Peces costeros del Pacífico Oriental Tropical: sistema de Información en línea. Versión 2.0 Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, República de Panamá. Consultado el 05 de agosto de 2022, en <http://biogeodb.stri.si.edu/sftep/es/pages>
- Robertson, D. R., & Smith-Vaniz, W. F. (2010). Use of clove oil in collecting coral reef fishes for research. *Marine Ecology Progress Series*, 401, 295-302. <http://dx.doi.org/10.3354/meps08374>
- Rogers, A., Blanchard, J. L., & Mumby, P. J. (2014). Vulnerability of coral reef fisheries to a loss of structural complexity. *Current Biology*, 24(9), 1000-1005. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.026>
- Romero-Ponce, R. C. (2004). Ecología trófica y dinámica poblacional de *Scorpaenodes xyris* (Jordan y Gilbert, 1882) (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) en la comunidad arrecifal de peces crípticos de la Bahía de La Paz, Baja California Sur [Tesis de Maestría]. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.
- Rosenblatt, R. H., & Parr, T. D. (1969). The Pacific species of the clinid fish genus *Paraclinus*. *Copeia*, 1-20. <https://doi.org/10.2307/1441691>
- Rosenblatt, R. H., & Taylor Jr, L. R. (1971). The Pacific species of the clinid fish tribe Starksini. *Pacific Science*, 25: 436-463. <https://scholarspace.manoa.hawaii.edu/bitstream/10125/6072/1/v25n3-436-463.pdf>
- Rosenblatt, R. H., Miller, E. C., & Hastings, P. A. (2013). Three new species of triplefin blennies of the genus *Enneanectes* (Teleostei, Tripterygiidae) from the tropical eastern Pacific with a key to Pacific species of *Enneanectes*. *Zootaxa*, 3636(2), 361-373. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3636.2.7>
- Russ, G. R., Rizzari, J. R., Abesamis, R. A., & Alcalá, A. C. (2021). Coral cover a stronger driver of reef fish trophic biomass than fishing. *Ecological Applications*, 31(1), e02224. <https://doi.org/10.1002/eap.2224>
- Santin, S., & Willis, T. J. (2007). Direct versus indirect effects of wave exposure as a structuring force on temperate cryptobenthic fish assemblages. *Marine Biology*, 151(5), 1683-1694. <http://dx.doi.org/10.1007/s00227-006-0586-8>
- Santoso, P., Setiawan, F., Subhan, B., Arafat, D., Bengen, D. G., Iqbal Sani, L. M., Humphries, A. T., & Madduppa, H. (2022). Influence of Coral Reef Rugosity on Fish Communities in Marine Reserves Around Lombok Island, Indonesia. *Environmental Biology of Fishes*, 105(1), 105-117. <https://doi.org/10.1007/s10641-021-01198-1>
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). (1998). Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de parque nacional, la región conocida como Huatulco, en el Estado de Oaxaca. SEGOB México. https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=4888031&fecha=24/07/1998#gsc.tab=0

- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2007). Decreto por el que se declara área natural protegida, con la categoría de reserva de la biosfera, la zona marina conocida como Bahía de los Ángeles, canales de Ballenas y de Salsipuedes, comprendiendo la zona federal marítimo terrestre correspondiente a la porción de la costa oriental de la península de Baja California, ubicada frente al Municipio de Ensenada, en el Estado de Baja California. SEGOB México. https://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=4989543&fecha=05/06/2007#gsc.tab=0
- SINAC (Sistema Nacional de Áreas de Conservación). (2017). Diagnóstico del plan general de manejo del sitio de Importancia para la conservación Bahía Santa Elena. Área de Conservación Guanacaste. Ministerio de Ambiente y Energía (MINAIE). <http://www.sinac.go.cr/ES/planmanejo/Plan%20Manejo%20ACG/Plan%20General%20de%20Manejo%20AMM%20Bah%C3%ADa%20Santa%20Elena%202017/Plan%20General%20Manejo%2020SIC%2020BSE%202017.pdf>
- Soukup, P. R., Näslund, J., Höjesjö, J., & Boukal, D. S. (2022). From individuals to communities: Habitat complexity affects all levels of organization in aquatic environments. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 9(1), e1575. <http://dx.doi.org/10.1002/wat2.1575>
- Spalding, M. D., & Brown, B. E. (2015). Warm-water coral reefs and climate change. *Science*, 350(6262), 769-771. <http://dx.doi.org/10.1126/science.aad0349>
- Storlazzi, C. D., Dartnell, P., Hatcher, G. A., & Gibbs, A. E. (2016). End of the chain? Rugosity and fine-scale bathymetry from existing underwater digital imagery using structure-from-motion (SfM) technology. *Coral Reefs*, 35(3), 889-894. <http://dx.doi.org/10.1007/s00338-016-1462-8>
- Strona, G., Lafferty, K. D., Fattorini, S., Beck, P. S., Guilhaumon, F., Arrigoni, R., Montano S., Seveso D., Galli P., Planes S. & Parravicini, V. (2021). Global tropical reef fish richness could decline by around half if corals are lost. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1953), 20210274. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2021.0274>
- Syms, C. (1995). Multiscale analysis of habitat association in a guild of blennioid fishes. *Marine Ecology Progress Series*, 125, 31–43. <https://www.int-res.com/articles/meps/125/m125p031.pdf>
- Tabugo, S. R. M., Manzanares, D. L., & Malawani, A. D. (2016). Coral reef assessment and monitoring made easy using Coral Point Count with Excel extensions (CPCe) software in Calangahan, Lugait, Misamis Oriental, Philippines. *Computational Ecology and Software*, 6(1), 21. [http://www.iaees.org/publications/journals/ces/articles/2016-6\(1\)/coral-reef-assessment-and-monitoring.pdf](http://www.iaees.org/publications/journals/ces/articles/2016-6(1)/coral-reef-assessment-and-monitoring.pdf)
- Tapia-García, M., García-Abad, M. C., Carranza-Edwards, A., & Vázquez-Gutiérrez, F. (2007). Environmental characterization of the continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Geofísica internacional*, 46(4), 249-260. <https://doi.org/10.22201/igeof.00167169p.2007.46.4.49>
- Tisseaux-Navarro, A., Salazar-Ceciliano, J. P., Cambronero-Solano, S., Vargas-Hernández, J. M., & Marquez, X. (2021). Reverse circulation in Bahía Santa Elena, North Pacific of Costa Rica. *Regional Studies in Marine Science*, 43, 101671. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101671>
- Tokeshi, M., & Arakaki, S. (2012). Habitat complexity in aquatic systems: Fractals and beyond. *Hydrobiologia*, 685(1), 27–47. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-011-0832-z>

- Tornabene, L., Ahmadi, G. N., Berumen, M. L., Smith, D. J., Jompa, J., & Pezold, F. (2013). Evolution of microhabitat association and morphology in a diverse group of cryptobenthic coral reef fishes (Teleostei: Gobiidae: *Eviota*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66(1), 391-400. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.014>
- Trkov, D., Ivajnsič, D., Kovačić, M., & Lipej, L. (2021). Factors Influencing Habitat Selection of Three Cryptobenthic Clingfish Species in the Shallow North Adriatic Sea. *Journal of Marine Science and Engineering*, 9(8), 789. <http://dx.doi.org/10.3390/jmse9080789>
- Urbina-Barreto, I. (2020). New quantitative indices from 3D modeling by photogrammetry to monitor coral reef environments. [PhD Thesis]. Université de la Réunion.
- Urbina-Barreto, I., Elise, S., Guilhaumon, F., Bruggemann, J. H., Pinel, R., Kulbicki, M., Vigliola L., Mou-Tham G., Mahamadaly V., Facon M., Bureau S., Peignon C., Dutrieux E., Garnier R., Penin L., & Adjeroud, M. (2022). Underwater photogrammetry reveals new links between coral reefscape traits and fishes that ensure key functions. *Ecosphere*, 13(2), e3934. <http://dx.doi.org/10.1002/ecs2.3934>
- Vagelli, A. A. (2011). The Banggai cardinalfish: natural history, conservation, and culture of *Pterapogon kauderni*. John Wiley & Sons.
- Vela-Espinosa, D. A., Díaz-Ruiz, S., López-Pérez, A., & Valencia-Méndez, O. (2023). Composición, distintividad taxonómica y diversidad beta de la ictiofauna marina del Parque Nacional Huatulco. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 94, e944974-e944974. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2023.94.4974>
- Ventura, D., Dubois, S. F., Bonifazi, A., Jona Lasinio, G., Seminara, M., Gravina, M. F., & Ardizzone, G. (2020). Integration of close-range underwater photogrammetry with inspection and mesh processing software: a novel approach for quantifying ecological dynamics of temperate biogenic reefs. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 7(2), 169-186. <http://dx.doi.org/10.1002/rse2.178>
- Viesca-Lohatón, C., Balart E. F. González-Cabello, A., Osorio, I. M., Aburto-Oropeza, O., Reyes-Bonilla, H., y Torreblanca, E. (2008). Peces arrecifales. In G. Danemann y E. Ezcurra (Eds.), Bahía de Los Ángeles: recursos naturales y comunidad. Línea base 2007 (pp. 385-428). PRONATURA Noroeste, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, San Diego Natural History Museum.
- Walker, B. W. (1960). The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. *Systematic Zoology*, 9(3/4), 123-133. <https://doi.org/10.2307/2411961>
- Webster, M. S. (2002). Role of predators in the early post-settlement demography of coral-reef fishes. *Oecologia*, 131, 52– 60. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-001-0860-x>
- Wedding, L. M., Friedlander, A. M., McGranaghan, M., Yost, R. S., & Monaco, M. E. (2008). Using bathymetric lidar to define nearshore benthic habitat complexity: Implications for management of reef fish assemblages in Hawaii. *Remote Sensing of Environment*, 112(11), 4159-4165. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.01.025>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer.

- Willis, T. J., & Anderson, M. J. (2003). Structure of cryptic reef fish assemblages: relationships with habitat characteristics and predator density. *Marine Ecology Progress Series*, 257, 209-221. <http://dx.doi.org/10.3354/meps257209>
- Young, G. C., Dey, S., Rogers, A. D., & Exton, D. (2017). Cost and time-effective method for multi-scale measures of rugosity, fractal dimension, and vector dispersion from coral reef 3D models. *PloS One*, 12(4), e0175341. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0175341>
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical Analysis* (5th ed.). Pearson.

Anexos

Anexo A

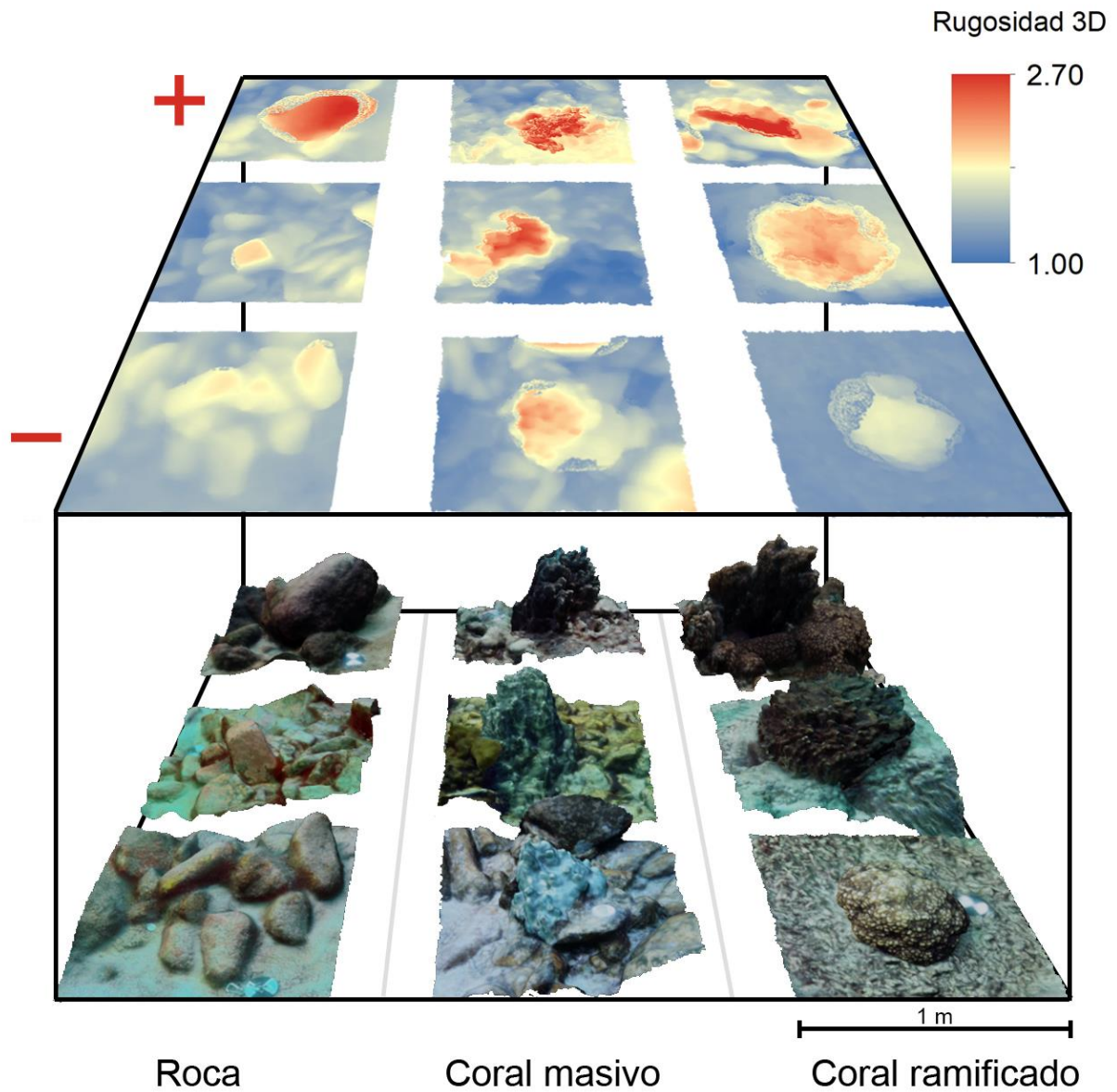


Figura 17. Ejemplos de los modelos 3D de microhábitats (1 x 1 m) de roca, coral masivo y coral ramificado analizados durante el presente trabajo. Se muestran los valores de rugosidad 3D bajo diferentes escenarios de estructuración de los microhábitats. Mayores valores de rugosidad (color más rojo) denotan mayores valores de complejidad del hábitat.

Anexo B

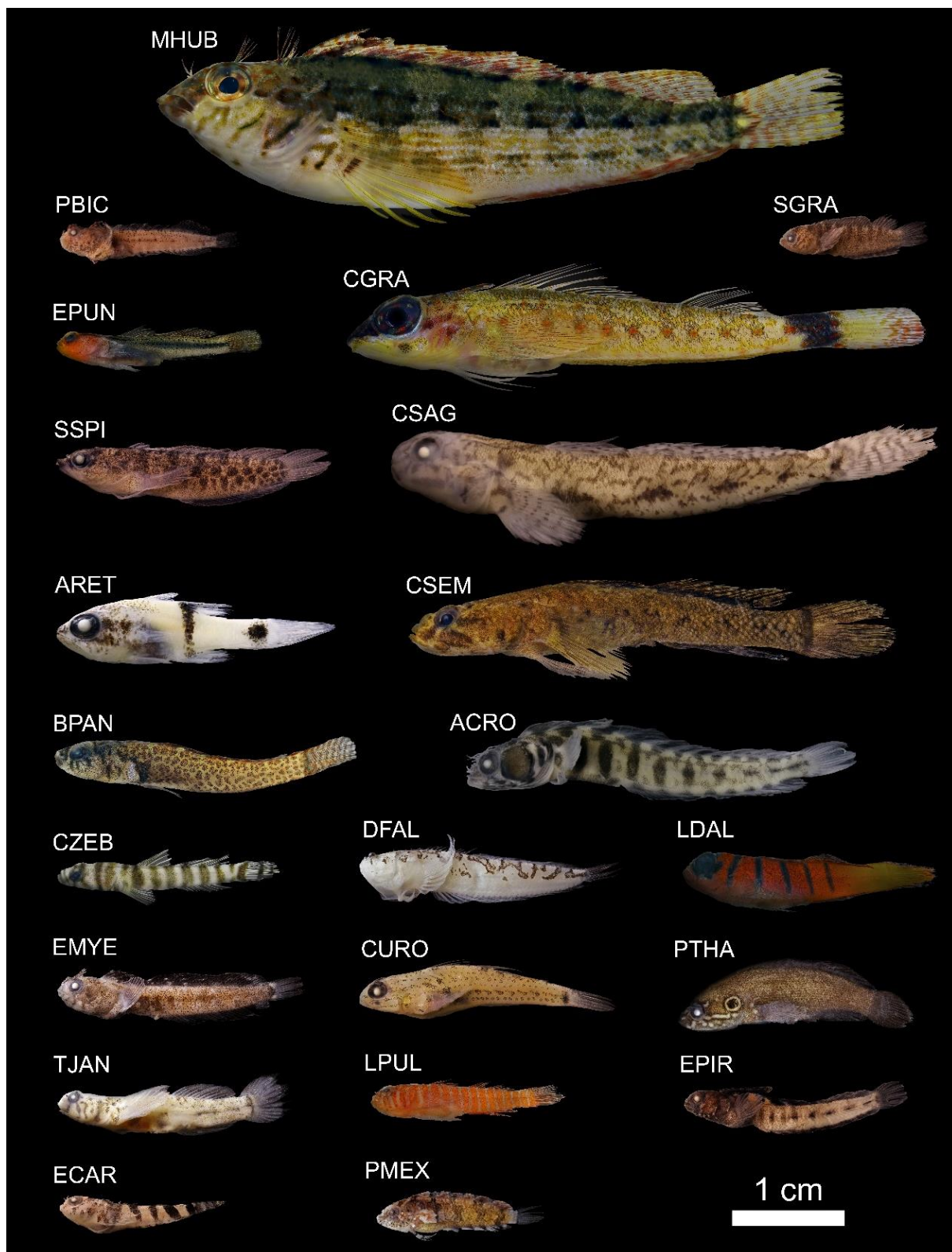


Figura 18. Ejemplo a escala real de algunos PACB recolectados durante el presente trabajo. Los acrónimos corresponden a las especies de la Tabla 2, en donde la primera letra es la inicial del género y las tres letras restantes son el epíteto específico.

Anexo C

Tabla 5. Cargas vectoriales (loadings) del análisis de componentes principales en BLA, estas muestran el peso que tiene cada variable en cada componente principal (PC). Los acrónimos corresponden a las especies en la Tabla 2, en donde la primera letra es la inicial del género y las tres letras restantes son el epíteto específico.

	Correlación con cada PC		Contribución a cada PC		Coordenadas	
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
EPUN	0.864	-0.111	15.170	0.444	0.864	-0.111
CURO	-0.433	-0.357	3.801	4.621	-0.433	-0.357
CGRA	-0.058	0.424	0.069	6.531	-0.058	0.424
LPUL	0.130	0.562	0.344	11.453	0.130	0.562
LDAL	0.513	0.703	5.339	17.895	0.513	0.703
BPAN	0.885	-0.152	15.897	0.838	0.885	-0.152
SSPI	0.704	-0.571	10.056	11.817	0.704	-0.571
ACRO	0.630	0.400	8.053	5.802	0.630	0.400
ARET	-0.445	0.025	4.014	0.024	-0.445	0.025
TDIG	0.454	0.650	4.181	15.304	0.454	0.650
CSEM	-0.360	-0.071	2.632	0.183	-0.360	-0.071
MHUB	-0.139	0.105	0.394	0.399	-0.139	0.105
CZEB	-0.313	-0.145	1.993	0.764	-0.313	-0.145
XRHO	0.704	-0.571	10.056	11.817	0.704	-0.571
Coral	0.722	-0.082	10.587	0.246	0.722	-0.082
Roca	-0.518	0.377	5.450	5.160	-0.518	0.377
Arena	-0.311	-0.430	1.963	6.702	-0.311	-0.430
Eigenvalue	4.92	2.76				
%Varianza	28.97	16.22				

Anexo D

Tabla 6. Cargas vectoriales (loadings) del análisis de componentes principales en ACG, se muestra el peso que tiene cada variable en cada componente principal (PC). Los acrónimos corresponden a las especies en la Tabla 2.

	Correlación con cada PC		Contribución a cada PC		Coordenadas	
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
EPUN	0.168	0.831	0.548	15.850	0.168	0.831
CURO	-0.642	0.521	7.976	6.229	-0.642	0.521
AEXI	-0.703	0.518	9.573	6.166	-0.703	0.518
ADOV	-0.258	-0.289	1.289	1.911	-0.258	-0.289
TJAN	0.745	0.107	10.767	0.264	0.745	0.107
ARET	-0.151	0.114	0.439	0.301	-0.151	0.114
AHAN	0.702	0.165	9.560	0.623	0.702	0.165
TDIG	-0.173	0.165	0.581	0.627	-0.173	0.165
PTHA	-0.037	-0.706	0.026	11.450	-0.037	-0.706
TNES	-0.456	0.198	4.037	0.897	-0.456	0.198
SFUL	0.322	0.277	2.008	1.761	0.322	0.277
DEXC	-0.269	0.078	1.401	0.141	-0.269	0.078
ASP1	-0.427	0.293	3.527	1.966	-0.427	0.293
MEBI	0.782	0.413	11.838	3.920	0.782	0.413
PAZA	-0.552	0.497	5.899	5.680	-0.552	0.497
EMSP	0.070	-0.147	0.094	0.494	0.070	-0.147
PRSP	0.669	0.428	8.663	4.195	0.669	0.428
GOSP	-0.362	0.432	2.534	4.286	-0.362	0.432
CPUN	0.184	-0.276	0.653	1.744	0.184	-0.276
MTET	0.669	0.428	8.663	4.195	0.669	0.428
ARSP	0.393	0.134	2.998	0.412	0.393	0.134
ASAN	0.173	-0.028	0.579	0.018	0.173	-0.028
Coral	0.089	-0.812	0.153	15.128	0.089	-0.812
Roca	0.206	0.703	0.823	11.356	0.206	0.703
Arena	-0.527	0.130	5.372	0.387	-0.527	0.130
Eigenvalue	5.16	4.36				
%Varianza	20.64	17.43				

Anexo E

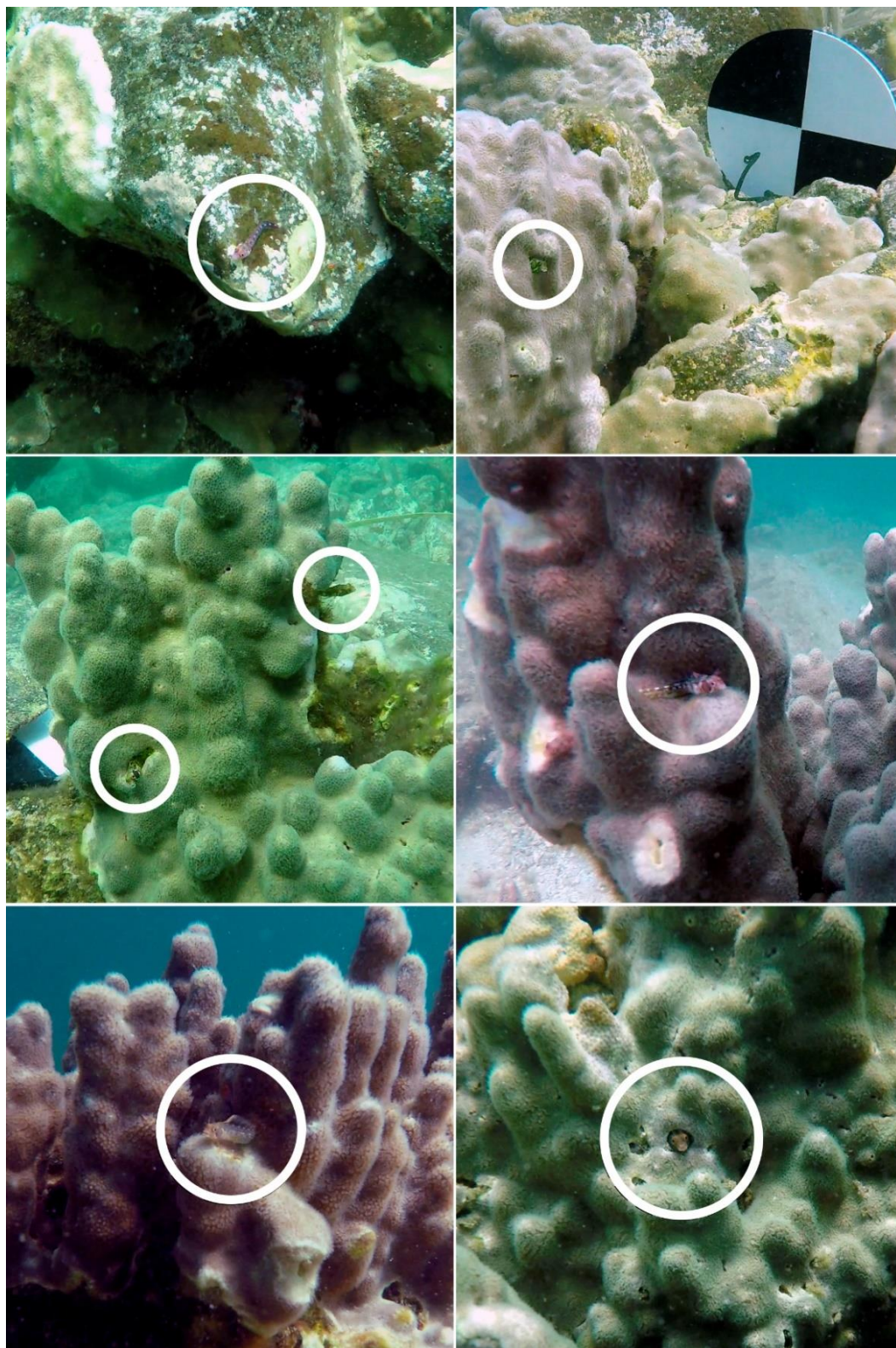


Figura 19. Fotografías in situ del pez endémico *Acanthemblemaria crockeri* en microhábitats de coral masivo en BLA. El disco blanco-negro de la referencia métrica mide 12 cm de diámetro.