

The good and the better, sampling tropical intertidal rock pool fishes: a comparison between visual census vs. rock pool bailing method

El bueno y el mejor, muestreando peces de pozas intermareales tropicales: una comparación entre el censo visual vs. el método de vaciado

Saúl González-Murcia^{1, 2, 3}, Raquel Alvarado-Larios^{4*}, Jeniffer Guerra⁴, Murray Logan⁵

¹ UDP Ciencias Neotropicales, 01101 San Salvador, El Salvador.

² Fundación Naturaleza El Salvador, 01101 San Salvador, El Salvador.

³ Department of Environment and Genetics, Centre for Freshwater Ecosystems, School of Agriculture, Biomedicine and Environment, La Trobe University, Albury/Wodonga Campus, 3690 Wodonga, VIC, Australia.

⁴ Museo de Historia Natural de El Salvador, 01101 San Salvador, El Salvador.

⁵ Australian Institute of Marine Science, PMB No 3, 4810 Queensland, Australia.

* Corresponding author. E-mail: ralvaradolarios@mendoza-conicet.gob.ar

ABSTRACT. Numerous sampling methods have been applied to study intertidal rock pool fishes. There is limited information comparing the performance and suitability of such methods, which complicates comparisons between studies. We compared the performance of the bailing and visual census methods in 10 rock pools to quantify abundance, species richness, and structure of fish assemblages in rock pool intertidal systems considering fish residency affinities, rock pool volume, and substratum rugosity. Sampling was conducted 13 times across the complete set of 10 rock pools from June to December, 2018. Each of the pools was sampled with a visual census and then the bailing method. A sampling event was defined as the process of conducting both a visual and a bailing survey in a single rock pool. In total, 1,749 individuals of 14 species were detected using the bailing method, whereas 438 individuals of 8 species were recorded via visual census. The bailing method yielded higher abundance and species richness of resident, opportunist, and transient fish than the visual census. The detection of individuals and species showed a positive association with rock pool volume and negative association with substratum rugosity for both methods. In 32 sampling events, the bailing method detected fish correcting reports of fish absence (false negatives) recorded with the visual census. For the bailing method, resident fishes dominated the fish assemblage, whereas, for the visual census, resident and opportunist fishes contributed similarly to the community.

Key words: fish, sampling methods, ethology, habitat complexity, bias.

RESUMEN. Se han aplicado numerosos métodos de muestreo para estudiar los peces en pozas de marea. La información generada para contrastar el desempeño y la idoneidad de estos métodos es limitada, lo cual dificulta la comparación entre estudios. Comparamos el desempeño del método de vaciado y censo visual en 10 pozas de marea para cuantificar la abundancia, riqueza de especies y la estructura de los ensamblajes de peces en sistemas de pozas intermareales considerando las categorías de residencia de los peces, el volumen de las pozas y la rugosidad del sustrato. El muestreo se realizó en 13 ocasiones para el conjunto completo de 10 pozas entre junio y diciembre de 2018. Cada poza fue muestreada utilizando primero el censo visual y luego el vaciado de la misma. Un evento de muestreo fue definido como el proceso de llevar a cabo ambos métodos de muestreo, visual y vaciado de la poza, en una poza. En total, 1,749 individuos de 14 especies fueron detectados con el método de vaciado, mientras que 438 individuos de 8 especies fueron detectados con los censos visuales. El método de vaciado detectó mayores abundancias y riqueza de especies de peces residentes, oportunistas y transitorios en comparación con los censos visuales. La detección de individuos y especies se asoció positivamente con el volumen de las pozas y negativamente con la rugosidad del sustrato para ambos métodos. En 32 eventos de muestreo, el método de vaciado detectó peces donde los censos visuales registraron ausencia de peces (falsos negativos) lo que permitió corregir los registros. Para el método de vaciado, los peces residentes dominaron la comunidad de peces, mientras que, para el método de muestreo del censo visual, los peces residentes y oportunistas contribuyeron de manera similar a la comunidad.

Palabras clave: peces, métodos de muestreo, etología, complejidad de hábitat, sesgo.



©Saúl González-Murcia, Raquel Alvarado-Larios, Jeniffer Guerra, Murray Logan.

This is an Open Access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which allows you to share and adapt the work, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. Figures, tables, and other elements in the article are included in the article's CC BY 4.0 license, unless otherwise indicated. You must seek permission from the copyright holder for use of material not covered by this license. The journal title is protected by copyrights owned by Universidad Autónoma de Baja California, and the journal title and logo are not subject to this license.

INTRODUCTION

To understand the ecological dynamics and attributes of ecological communities, it is essential to estimate diversity accurately. Intertidal ecosystems are structurally complex environments and highly dynamic habitats (Daniel and Boyden 1975, Barreiros et al. 2004, Castellanos-Galindo et al. 2005). In intertidal rock pools, quantification of abundance and species richness is generally achieved with the application of invasive and non-invasive methods, like rock pool bailing and the use of chemicals to aid in the collection of fish (Gibson 1999, Wilding et al. 2001, Almada and Faria 2004, White and Brown 2013). Advantages of invasive methods include accurate and direct estimation of fish abundance and morphometric traits and the potential to collect specimens to analyze them in the laboratory. Invasive methods also provide more accurate identification at species level, especially when morphologically similar taxa or rare species occur in the sampling sites (Moring 1970, Griffiths 2005a, Malard et al. 2016).

Drawbacks of invasive methods include the disturbance and modification of habitat, stress exertion on individuals, potential behavioral changes of target organisms, and mortality and changes on the structure of assemblages of non-target organisms (Moring 1970, Almada and Faria 2004, Griffiths 2005a). The impact of invasive methods may be augmented by using a combination of methods such as bailing and chemicals that anesthetize target organisms, with undesired effects on research and conservation goals (Faria and Almada 1999, Almada and Faria 2004, Harasti et al. 2014). These impacts can be minimized by applying non-invasive techniques such as visual census or video recording (Gibson 1999, Wong et al. 2019). However, very little is known about the performance and trade-offs between invasive and non-invasive methods for sampling rock pool intertidal fishes.

Visual census has many desirable advantages when species that are threatened, endangered, or sensitive to handling occur in the study area (Wilding et al. 2001, Godinho and Lotufo 2010, Davis et al. 2018, Arndt and Fricke 2019). However, the visual census can be impacted by structural complexity in the habitat of study, observer biases (the researcher's ability to identify and count individuals accurately), poor visibility, and fish response to the presence of the researcher (Brock 1982, Willis 2001, Galvan et al. 2009, Irigoyen et al. 2013, Bellwood et al. 2020). The general expectation is that visual census will underestimate abundance and richness, particularly for cryptic species (Brock 1982, Griffiths 2005b, Colton and Swearer 2010, Alzate et al. 2014). In open ecosystems, another less common drawback related to the visual census is the double counting of organisms that can cause abundance overestimation (Ward-Paige et al. 2010). In intertidal rock pools, the magnitude of double counting and other potential flaws during visual census is yet to be assessed.

INTRODUCCIÓN

La estimación exacta de la diversidad es esencial para entender las dinámicas y los atributos de las comunidades ecológicas. Los ecosistemas intermareales son ambientes estructuralmente complejos y hábitats altamente dinámicos (Daniel y Boyden 1975, Barreiros et al. 2004, Castellanos-Galindo et al. 2005). En las pozas intermareales, la cuantificación de la abundancia y riqueza de especies es generalmente alcanzada mediante la aplicación de métodos invasivos y no invasivos como el vaciado de la poza y el uso de sustancias químicas que ayudan a recolectar peces (Gibson 1999, Wilding et al. 2001, Almada y Faria 2004, White y Brown 2013). Las ventajas de los métodos invasivos incluyen una estimación exacta y directa de la abundancia y de las características morfométricas, así como la oportunidad potencial de recolectar especímenes para analizarlos en el laboratorio. Los métodos invasivos también proveen una identificación a nivel de especies más precisa cuando taxones morfológicamente similares o especies raras están presentes en los sitios de muestreo (Moring 1970, Griffiths 2005, Malard et al. 2016). Los inconvenientes de los métodos invasivos son la perturbación y modificación del hábitat, el estrés por el forcejeo de los individuos, los potenciales cambios conductuales en organismos objetivo, la mortalidad y los cambios en la estructura de los ensamblajes de los organismos que no son objetivo (Moring 1970, Almada y Faria 2004, Griffiths 2005). El impacto de los métodos invasivos podría aumentar con la combinación de métodos como el vaciado y químicos anestésicos en organismos objetivos, generando efectos indeseados en la investigación y los objetivos de conservación (Faria y Almada 1999, Almada y Faria 2004, Harasti et al. 2014). Estos impactos pueden ser minimizados aplicando técnicas no invasivas como el censo visual o las grabaciones de video (Gibson 1999, Wong et al. 2019). Sin embargo, se sabe poco sobre el desempeño y las ventajas y desventajas entre los métodos invasivos y no invasivos en el muestreo de peces de pozas intermareales.

El censo visual tiene varias ventajas deseadas cuando se encuentran especies amenazadas, en peligro o particularmente sensibles a la manipulación en el área de estudio (Wilding et al. 2001, Godinho y Lotufo 2010, Davis et al. 2018, Arndt y Fricke 2019). Sin embargo, los censos visuales pueden verse impactados por la complejidad estructural en el hábitat de estudio, los sesgos del observador (la habilidad de los investigadores para identificar y contabilizar individuos con exactitud), la visibilidad reducida y las respuestas de los peces hacia la presencia del investigador (Brock 1982, Willis 2001, Galvan et al. 2009, Irigoyen et al. 2013, Bellwood et al. 2020). Generalmente, se espera que el censo visual subestime la abundancia y riqueza, particularmente, de las especies crípticas (Brock 1982, Griffiths 2005, Colton y Swearer 2010, Alzate et al. 2014). En ecosistemas abiertos, otro inconveniente menos común relacionado con el censo visual es el doble conteo de los organismos que genera sobreestimación

In some instances, invasive methods have recorded higher values of fish abundance compared to visual census, but similar values of species richness (Griffiths 2005b). Although invasive and non-invasive sampling techniques could result in comparable abundances, species richness, or biodiversities, they do not quantify taxonomically distinct assemblages (Colton and Swearer 2010). These disparities between methods have been documented in many marine ecosystems (Brock 1982, Ackerman and Bellwood 2002, Colton and Swearer 2010, Bellwood et al. 2020) including intertidal rock pools (Davis et al. 2018).

Using different sampling techniques impedes comparing studies because there is no information to correct differences in estimates of abundance or species richness between methods (Castellanos-Galindo et al. 2014, González-Murcia et al. 2016, Andrades et al. 2018). To the best of our knowledge, there are no assessments comparing sampling techniques for the intertidal rock pool fishes in the Tropical Eastern Pacific.

Fish ethological traits can influence the performance of different sampling techniques (MacNeil et al. 2008, Colton and Swearer 2010). Species characteristics such as cryptic behavior, size of the individuals, coloration (camouflage, mimicry, and aposematic coloration), or solitary and schooling behavior increase biases in visual censuses (Brock 1982, Ackerman and Bellwood 2002, Colton and Swearer 2010). Furthermore, habitat variables such as rock pool volume and rugosity can interact and impact fish detection. Larger and structurally complex pools harbor more diverse fish assemblages than smaller rock pools (Mahon and Mahon 1994, Barreiros et al. 2004, Cunha et al. 2007, González-Murcia et al. 2020). Searching for species in larger and diverse habitats can, however, reduce detection or capture of fish and generate underestimation of abundance and species richness of fishes (Brock 1982, Willis 2001). To date, the influence of ethological traits, rock pool volume, and substratum rugosity on sampling methods for studying rock pool intertidal fish has not been well described. Understanding the flaws and strengths of sampling methods can aid with the detection of gaps in research to be addressed in subsequent studies for intertidal fishes.

The complex dynamic in intertidal systems usually requires the application of different sampling techniques at the expense of weakening quantitative comparisons. Determining the consistency of different methods to obtain fundamental ecological metrics such as abundance, species richness, and diversity is of interest for conservation and research purposes. Our goal was to compare abundance, species richness, and assemblage structure of rock pool intertidal fishes obtained with bailing and visual census sampling methods. In addition, we aimed to examine the impact of fish behavior, rock pool volume, and rock pool substratum rugosity on the detection of fishes with the 2 methods. We predicted that we would detect higher abundances and species richness with rock pool bailing than with the visual

de la abundancia (Ward-Paige et al. 2010). En las pozas intermareales, la magnitud del error de la doble contabilización y otros sesgos potenciales durante la ejecución de censos visuales aún no se ha evaluado.

En ciertas ocasiones, los métodos invasivos han registrado valores más altos de abundancia de peces comparados con los censos visuales, pero valores similares en cuanto a riqueza de especies (Griffiths 2005). A pesar de que las técnicas de muestreo invasivas y no invasivas pueden producir resultados comparables en abundancia, riqueza de especies o en métricas de biodiversidad, no cuantifican los diferentes ensamblajes taxonómicos (Colton y Swearer 2010). Estas diferencias entre métodos se han documentado en muchos ecosistemas marinos (Brock 1982, Ackerman y Bellwood 2002, Colton y Swearer 2010, Bellwood et al. 2020) incluyendo pozas intermareales (Davis et al. 2018).

Usar diferentes técnicas de muestreo limita la capacidad de comparar estudios porque no hay información para corregir las diferencias entre los estimadores de abundancia y riqueza de especies entre métodos (Castellanos-Galindo et al. 2014, González-Murcia et al. 2016, Andrades et al. 2018). De acuerdo con nuestro conocimiento previo, ninguna evaluación ha comparado técnicas de muestreo para peces de pozas intermareales en el Pacífico Oriental Tropical.

Los aspectos etológicos de los peces pueden influenciar el desempeño de diferentes técnicas de muestreo (MacNeil et al. 2008, Colton y Swearer 2010). Las características de las especies tales como el comportamiento críptico, tamaño de los individuos, coloración (camuflaje, mimetismo y coloración aposemática) o comportamiento solitario y gregario incrementan los sesgos en el censo visual (Colton y Swearer 2010). Además, las variables de hábitat tales como el volumen de la poza y la rugosidad pueden interactuar e impactar la detección de peces. Pozas más grandes y estructuralmente complejas pueden albergar ensamblajes de peces más diversos que pozas pequeñas (Mahon y Mahon 1994, Barreiros et al. 2004, Cunha et al. 2007, González-Murcia et al. 2020). La búsqueda de especies en hábitats grandes y diversos puede, sin embargo, reducir la detección o captura de peces y generar la subestimación de abundancia y riqueza de especies de peces (Brock 1982, Willis 2001). La influencia de aspectos etológicos, volumen de la poza y rugosidad del sustrato entre métodos de muestreo para el estudio de peces intermareales aún no se ha descrito por completo. Entender las debilidades y fortalezas de los métodos de muestreo puede ayudar a detectar vacíos que necesitan ser evaluados y considerados en estudios posteriores para peces intermareales.

La dinámica compleja en sistemas intermareales usualmente requiere la aplicación de diferentes técnicas de muestreo a costa de que su uso puede debilitar comparaciones cuantitativas. Determinar la consistencia de diferentes métodos para obtener métricas ecológicas fundamentales como la abundancia, la riqueza de especies y la diversidad es de interés para propósitos de conservación e investigación. Nuestro objetivo fue comparar la abundancia, riqueza de

census and that those assemblages recorded with the visual census would differ from those recorded with the bailing method. We expected differences in fish detection between methods would be associated with fish behavior. Moreover, we expected that rock pool volume and substratum rugosity would negatively affect the performance of both sampling methods and that their effects were going to be exacerbated in the visual census.

MATERIALS AND METHODS

Study area and sampling design

El Zonte is an area with multiple small rocky shores located in Chiltiupán, La Libertad, El Salvador. Semidiurnal tides ranged from -20 to 230 cm (MARN 2018); the tide calendar and total time of rock pool emersion during low tide were used to estimate the intertidal heights of 10 randomly selected rock pools (Fig. 1). The elevation of rock pools above the low tide line was $43-96$ cm. Sampling (sampling period) was conducted 13 times across the complete set of 10 rockpools from June to December 2018. Each pool was sampled using a visual census and then the bailing method. A sampling event was defined as the process of conducting both methods in a single rock pool. For the visual census, the observer approached a rock pool, surveyed it for 15 minutes, and recorded the number of individuals per species. The bailing method was performed with an electric underwater bilge pump with a 12v battery and maximum capacity of 3,700 gallons per hour (~ 17 m³) (Griffiths 2003a, b; González-Murcia et al. 2016; Wong et al. 2019; González-Murcia et al. 2020), and with hoses and buckets to bail out water manually and accelerate the process. Both methods were conducted following the same protocol even when fish were not detected in visual census to discard false negatives and contrast the correspondence of methods. Visual census always preceded rock pool bailing sampling, and sampling methods (treatments) were not randomly allocated since the bailing method is invasive and can have detrimental impacts on fish, which influences the outcomes of the visual census. Crevices and spaces under rocks and fleshy algae were searched to capture the fish. Fish were identified, kept in buckets, and returned to the rock pools after sampling. The same rock pools were sampled the 2 following days with both methods. For each sampling campaign, some specimens were collected and deposited at the Museo de Historia Natural de El Salvador (MUHNES) collection under catalogue numbers from MUHNES 40-1034 to 40-1054 (Table S1). Sampling was conducted only once in June and twice a month from July to December 2018.

Each fish species was classified according to their rock pool use. The residency categories were the following: permanent residents, opportunists, and transients (Griffiths 2003a, b). Similarly, according to their behavioral affinities,

especies y la estructura del ensamblaje de los peces de pozas intermareales que se obtienen con los métodos de muestreo de vaciado y censo visual. Adicionalmente, nuestro objetivo fue comparar el impacto que el comportamiento de los peces, el volumen de la poza y la rugosidad del sustrato de la poza tienen en la detección de peces con los 2 métodos. Predijimos que con el vaciado de las pozas se podrían detectar mayores abundancias y riquezas de especies que con los censos visuales, y que aquellos ensamblajes registrados por medio del censo visual se diferenciarían de aquellos registrados usando el método de vaciado. Esperábamos que las diferencias en la detección de peces entre los métodos iban a estar relacionadas con el comportamiento de los peces. Además, presuimos que el volumen de la poza y la rugosidad del sustrato afectaría negativamente la ejecución de ambos métodos de muestreo y que su influencia sería exacerbada en los censos visuales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y diseño de muestreo

El Zonte es un área con múltiples costas rocosas pequeñas, localizada en Chiltiupán, La Libertad, El Salvador. Las mareas semidiurnas oscilaron desde -20 a 230 cm (MARN 2018); se estimaron las alturas intermareales de 10 pozas seleccionadas aleatoriamente con el calendario y el tiempo de emersión de las pozas durante la marea baja (Fig. 1). La elevación de las pozas sobre la marea baja fue de $43-96$ cm. Para las 10 pozas seleccionadas, el muestreo (periodo de muestreo) se realizó 13 veces desde junio a diciembre de 2018. Cada poza fue muestreada primero con el censo visual y luego con el método de vaciado. Un evento de muestreo se definió como el proceso de llevar a cabo ambos métodos en una poza. Para el censo visual, el observador se aproximó a la poza, realizó una búsqueda por 15 minutos y registró el número de individuos por especie. El método de vaciado se realizó con una bomba achicadora sumergible, con una batería con capacidad de 12v y una capacidad máxima de 3,700 galones por hora (~ 17 m³) (Griffiths 2003a, b; González-Murcia et al. 2016; Wong et al. 2019; González-Murcia et al. 2020), y con mangueras y baldes para realizar un vaciado manual para acelerar el proceso. Ambas metodologías fueron empleadas siguiendo el mismo protocolo aún cuando no se detectaron peces en el censo visual para descartar falsos negativos y contrastar la correspondencia de los métodos. El censo visual siempre precedía al método de vaciado de las pozas, y los métodos de muestreo (tratamientos) no fueron aleatoriamente asignados ya que el método de vaciado es invasivo y puede tener impactos perjudiciales sobre los peces, lo que puede influenciar los resultados del censo visual. La captura de peces se realizó mediante la búsqueda en grietas y debajo de rocas y algas foliosas. Los peces fueron identificados, mantenidos en baldes y regresados a las pozas después del muestreo. Las mismas pozas fueron muestreadas los siguientes 2 días, con

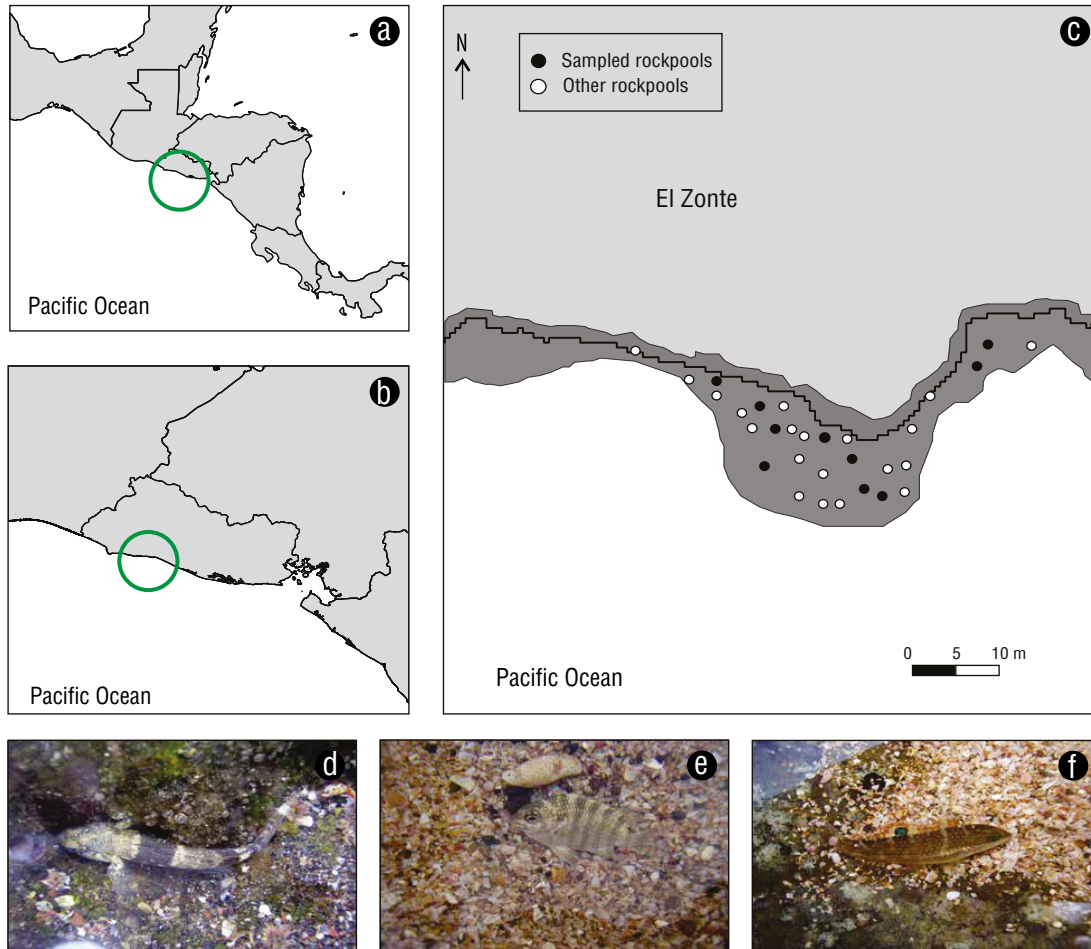


Figure 1. Rock pools sampling area in Central America (a), El Salvador (b), El Zonte, La Libertad (c), with examples of residents, *Bathygobius ramosus* (d); opportunist, *Abudefduf concolor* (e); and transients, *Halichoeres* sp. (f) species. Image credits: Saúl González-Murcia.

Figura 1. Área de muestreo de las pozas intermareales en Centroamérica (a), El Salvador (b), El Zonte, La Libertad (c), con ejemplos de especies residentes, *Bathygobius ramosus* (d); oportunistas, *Abudefduf concolor* (e) y transeúntes, *Halichoeres* sp. (f). Fotografías: Saúl González-Murcia.

each species was categorized as solitary, aggregating, cryptic, and territorial (Griffiths 2003a, b). Residency categories and behavioral affinities interrelate because permanent residents tend to be solitary and cryptic (Gibson and Yoshiyama 1999, White and Brown 2013). Likewise, opportunists aggregate in schools or are solitary and swim in the water column near the surface, whereas transients can display any type of behavioral affinity. To compare how fish behavior could impact fish detection between methods, rock pool residency categories were used; this classification has mutually exclusive categories and was considered a better proxy for fish detection by sampling method (see data analyses).

Rock pool physical attributes, structural traits, and substratum rugosity

Before collecting the fish, for each rock pool, we obtained 3 measurements of width (W), length (L), depth (D), and one

ambos métodos. En cada campaña de muestreo algunos especímenes fueron recolectados y depositados en la colección del Museo de Historia Natural de El Salvador (MUHNES) bajo los números de colección de MUHNES 40-1034 a MUHNES 40-1054 (Tabla S1). El muestreo fue ejecutado solo una vez en junio y 2 veces al mes desde julio a diciembre.

Cada especie de peces fue clasificada de acuerdo con su uso de la poza intermareal. Las categorías de residencia fueron las siguientes: residentes permanentes, oportunistas y transeúntes (Griffiths 2003 a, b). Similarmente, de acuerdo con las afinidades de comportamiento, cada especie fue categorizada como solitaria, gregaria, críptica y territorial (Griffiths 2003a, b). Las categorías de residencia y afinidades comportamentales están relacionadas ya que los residentes permanentes tienden a ser solitarios y crípticos (Gibson and Yoshiyama 1999, White and Brown 2013). Asimismo, los oportunistas tienden a ser gregarios y forman cardúmenes o son solitarios y nadan en la columna de agua cerca de la

of the perimeter (P). Volume was estimated with the following formula:

$$V = SA \times D \quad , \quad (1)$$

where V is the rock pool volume; SA, the surface area of the rock pool, estimated with the average width (W) and length (L) [SA = W × L]; and D is the average rock pool depth. Rock pool volume ranged from 0.01 m³ to 2.79 m³ (Table 1). Rock pool substratum rugosity was calculated by dividing the linear distance (LD) between 2 points of the rock pool by the length of the contoured surface profile (RD) between the same 2 points. We used the following formula to generate a percentage that indicated low (0%) to high (100%) rock pool substratum rugosity (Table 1):

$$1 - [LD/RD] \times 100 \quad . \quad (2)$$

Data analysis

Differences in abundance and species richness of fishes between methods were analyzed using multilevel models based on a Bayesian approach (McElreath 2016) with the rstan package (Stan Development Team 2020). The models included fish abundance as a response variable and the population effects of sampling method, fish residency category (proxy of behavior affinities), rock pool volume, and percentage of rugosity plus the interaction between sampling method and fish residency category. Varying effects of the rock pool ID (1–10) and sampling period (1–13) were also included to account for the dependency structures imposed by the hierarchical design. The models were fitted using a negative binomial distribution to account for overdispersion. Markov chain Monte Carlo (MCMC) sampler was run for 5 chains and 20,000 iterations per chain and a warmup of 2,000 for each chain. Thinning was set to 8, and the priors for the intercept were set to normal (0,10) and slope normal (0,1). Priors for the varying effect were set to (0,1) and the dispersion parameter was (0.01,0.01). The MCMC diagnostics suggested that, for each model, the chains were well mixed and converged on a stable posterior (all *Rhat* values < 1.05). Residuals patterns were tested for normality, dispersion, and variance with the DHARMA package (Hartig 2021). To contrast levels of explanatory variables, intervals of the highest probability compatibility intervals (HPCI) were used as measurements of uncertainty. The Exceedance *P* value was used as a metric for the occurrence of a given event and represents the probability that a certain value will be exceeded in a pre-defined situation (McElreath 2016). Rock pool volumes of 0.1 m³, 0.5 m³, 1.5 m³, and 2.5 m³ and substratum rugosity (%) values of 1%, 10%, and 19% were used as benchmarks to contrast the trends in abundance and species richness estimated with the models. Models for subsets of resident, opportunists, and transient fish were constructed using the sampling method, volume, and rugosity as population effects

superficie, mientras que los transeúntes podrían mostrar cualquier tipo de afinidad comportamental. Para comparar cómo el comportamiento de los peces podría impactar la detección de los peces entre los métodos, se utilizaron las categorías de residencia en las pozas; esta clasificación tiene categorías mutuamente excluyentes y fue considerada como el mejor indicador para la detección de peces por método de muestreo (ver análisis de datos).

Atributos físicos, características estructurales y rugosidad del sustrato de las pozas intermareales

Antes de recolectar los peces, 3 medidas de ancho (W), longitud (L), profundidad (D) y una de perímetro (P) fueron registradas para cada poza. El volumen fue estimado mediante la siguiente fórmula:

$$V = SA \times D \quad , \quad (1)$$

donde V es el volumen de la poza intermareal, SA es el área de la superficie de la poza intermareal, que se estimó con los promedios del ancho (W) y la longitud (L) [SA= W ×L], y D es la profundidad promedio de la poza. El volumen de las pozas intermareales osciló desde 0.01 m³ a 2.79 m³ (Tabla 1). La rugosidad del sustrato de la poza intermareal fue calculada dividiendo la distancia lineal (DL) entre 2 puntos de la poza por la distancia entre los mismos 2 puntos considerando todas las irregularidades de la superficie (RD) entre estos puntos. Aplicamos la siguiente fórmula para generar un porcentaje que indicó de baja (0%) a alta (100%) rugosidad de sustrato de las pozas (Tabla 1):

$$1 - [DL/RD] \times 100 \quad . \quad (2)$$

Análisis de datos

Las diferencias en las abundancias y riqueza de especies de peces por cada método fueron analizadas usando modelos multiniveles basados en un enfoque Bayesiano (McElreath 2016) con el paquete rstan (Stan Development Team 2020). Los modelos incluyeron la abundancia de peces como variable respuesta y los efectos de la población del método de muestreo, la categoría de residencia de los peces (indicador de afinidades de comportamiento), el volumen de las pozas y el porcentaje de rugosidad más la interacción entre el método de muestreo y la categoría de residencia de los peces. Los efectos variantes como código de las pozas (1-10) y periodo de muestreo (1-13) fueron incluidos para considerar la dependencia de las estructuras impuestas por el diseño del modelo jerárquico. Los modelos fueron ajustados usando una distribución binomial negativa para considerar la sobredispersión. El muestreo del método de Montecarlo basado en cadenas de Markov (MCMC, por sus siglas en inglés) fue ejecutado en 5 cadenas y 20,000 iteraciones por cadena y un calentamiento de 2,000 por cada cadena. La disminución fue

Table 1. Metrics of depth (m), width (m), length (m), surface area (m²), volume (m³), substratum rugosity (%), and intertidal height location (m) measured in 10 intertidal rock pools. Standard error (SE). The volume was estimated using the following formula: $V = SA \times D$; where SA is the surface area of the rock pool ($W \times L$) estimated with the average width (W) and length (L), and D is the average rock pool depth; there are no SE for volume values.

Tabla 1. Métricas de profundidad (m), ancho (m), largo (m), área superficial (m²), volumen (m³), rugosidad del sustrato (%) y altura de la poza (m), medidas en 10 pozas intermareales. Error estándar (SE). El volumen de las pozas fue estimado utilizando la siguiente fórmula: $V = SA \times D$; donde SA es el área de la superficie de la poza ($W \times L$), estimada por el promedio del ancho (W) y largo (L), y D es la profundidad promedio de la poza; no se reportan SE para los valores de volumen.

Pool	Depth (m) ± SE	Width (m) ± SE	Length (m) ± SE	Surface area (m ²)	Volume (m ³)	Substratum rugosity (%)	Height (m)
1	0.26 ± 0.17	0.73 ± 0.05	1.30 ± 0.17	0.95	0.25	1	0.96
2	0.23 ± 0.07	0.52 ± 0.05	0.79 ± 0.04	0.41	0.10	9	0.94
3	0.73 ± 0.16	2.12 ± 0.54	1.81 ± 0.39	3.84	2.79	5	0.54
4	0.50 ± 0.02	0.57 ± 0.11	0.88 ± 0.09	0.50	0.25	9	0.66
5	0.28 ± 0.08	1.80 ± 0.54	2.98 ± 0.52	5.35	1.52	1	0.43
6	0.18 ± 0.13	1.57 ± 0.36	1.3.7 ± 0.11	2.16	0.38	19	0.74
7	0.08 ± 0.02	0.08 ± 0.05	1.30 ± 0.24	0.60	0.05	0	0.74
8	0.65 ± 0.03	0.65 ± 0.03	0.78 ± 0.10	0.33	0.22	15	0.43
9	0.06 ± 0.02	0.45 ± 0.05	0.55 ± 0.05	0.25	0.01	7	0.96
10	0.07 ± 0.03	0.17 ± 0.08	0.79 ± 0.15	0.14	0.01	9	0.89

and the rock pool ID (1–10) and sampling period (1–13) as varying effects to determine changes in detection for each group (Table S2–S7).

Changes in assemblage structure and taxonomic distinctiveness related to sampling methods were assessed using a non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis (Quinn and Keough 2002). Abundance of fish species were square root transformed and used to generate a matrix of dissimilarities calculated with the Bray–Curtis distance measure. A “dummy species variable” that contained the value 1 was incorporated to reduce difficulties in the estimation of distance (Clarke et al. 2006). The NMDS was constructed using the *monoMDS* function (nonmetric multidimensional scaling with stable solution from Random starts, axis scaling, and species scores) setting the number of starts to 999 runs and basing the stress on monotonic (non-linear) regression. The correspondence between the ordination distances and observed dissimilarity was assessed via diagnostic plots of stress, goodness of fit tests, and R-squared. These analyses were performed with the Vegan package (Oksanen et al. 2022).

Differences in the structure of fish assemblages detected between sampling methods were tested with the permutational multivariate analysis of variance using the *Adonis* function that generates an R^2 value (effect size), which represents the percentage of variation explained by the

ajustada a 8, y las probabilidades *a priori* para el intercepto fueron ajustadas a normal (0,10) y pendiente normal (0,1). Las probabilidades *a priori* para los efectos variante fueron ajustados a (0,1) y el parámetro de dispersión fue (0.01, 0.01). Las pruebas diagnósticas del MCMC sugieren que, para cada modelo, las cadenas estuvieron bien mezcladas y concurren en una probabilidad posterior estable (todos los valores $Rhat < 1.05$). Los patrones en los residuos fueron evaluados con pruebas de normalidad, dispersión y varianza con el paquete DHARMA (Hartig 2021). Para contrastar los niveles de variables explicativas, se utilizaron los intervalos de compatibilidad de mayor probabilidad (HPCI, por sus siglas en inglés) como medida de incertidumbre. El excedente del valor P fue usado como métrica para la ocurrencia de un evento dado y representa la probabilidad de que un cierto valor será excedido en una situación predefinida (McElreath 2016). El volumen de las pozas de 0.1, 0.5, 1.5 y 2.5 m³ y los valores de rugosidad del sustrato de 1%, 10% y 19% fueron usados como puntos de referencia para contrastar las tendencias en abundancias y riqueza de especies estimadas con los modelos. Los modelos para los subconjuntos de peces residentes, oportunistas y transeúntes fueron construidos usando los métodos de muestreo, el volumen y la rugosidad como efecto poblacional y el código de la poza (1-10) y del periodo de muestreo (1-13) como efectos variantes para determinar cambios en la detección para cada grupo (Tabla S2-S7).

supplied category, and a P value, which determines the statistical significance (Oksanen et al. 2022). The correlation of the species with the sampling methods was obtained with the *envfit* function considering only species with $P < 0.05$ (R Core Team 2019). In addition, the contribution of species to the differences detected between sampling methods was tested via indicator species analyses (De Cáceres et al. 2010). For the analysis, the sampling method was set as classification criteria to compare the observed patterns of species distribution. The phi correlation coefficient was corrected for unequal group sizes generating a $r.g$ value. We selected the influential fish species with values of $r.g > 0.6$ and $P < 0.05$ (De Cáceres and Legendre 2009). All the analyses were conducted in the statistical program R (R Core Team 2019).

RESULTS

General patterns in fish assemblages between sampling methods

We detected more individuals and species with the rock pool bailing method compared to the visual census method (Fig. 2). We detected a total of 1,749 individuals of 14 species with the rock pool bailing and 438 individuals of 8 species with the visual census. In total, the bailing method detected almost 4 times the number of fish and 2 times the number of species detected with the visual census method. The abundance obtained per species with the rock pool bailing method was higher than the abundance recorded using the visual census for all the species except for *Mugil curema* Valenciennes, 1836 (Fig. 2). The 6 additional species detected with the rock pool bailing method, which were undetected with the visual census (*Gobiesox daedaleus* Briggs, 1951; *Ophioblennius steindachneri* Jordan and Evermann, 1898; *Paraclinus beebei*, Hubbs 1952; *Paraclinus monophthalmus* [Günther, 1861], *Rypticus nigripinnis* Gill, 1861; and *Tomicodon* sp1 Brisout de Barneville, 1846), are resident species with cryptic behavior. The rock pool bailing method not only detected higher fish abundance and more species than the visual census method, but also corrected erroneous records of absence (false negatives) of fish in the rock pools obtained with the visual census when fish were subsequently detected with the bailing method. False negatives were recorded with the visual census in 32 sampling events in different sampling periods and rock pools, between June and December for the 10 sampled rock pools.

Fish abundance between the sampling methods, fish residency categories, rock pool volume, and substratum rugosity

The sampling method, residency categories, rock pool volume, and rugosity collectively explained 67% ($R^2 = 0.67$)

Los cambios en la estructura del ensamblaje y la distinción taxonómica relacionada a los métodos de muestreo fueron evaluadas usando un análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) (Quinn y Keough 2002). La abundancia de los peces se transformó mediante raíz cuadrada y usó para generar una matriz de disimilitud, calculada con la medida de distancia de Bray-Curtis. Una “variable de especie ficticia” que contenía el valor 1 se incorporó para reducir las dificultades en la estimación de la distancia (Clarke et al. 2006). El NMDS se construyó con la función *monoMDS* (escalamiento no métrico multidimensional con una solución estable de inicios aleatorios, ejes de escalamiento y puntajes de especies) fijando el número de inicios a 999 iteraciones y basando el estrés en regresión monótonica (no lineal). La correspondencia entre la distancia de ordenación y la disimilitud observada se evaluó a través de un diagnóstico de estrés, pruebas de bondad de ajuste y R-cuadrado. Estos análisis se ejecutaron con el paquete Vegan (Oksanen et al. 2022).

Las diferencias en la estructura del ensamblaje de los peces detectada entre los métodos de muestreo se pusieron a prueba a través de análisis de varianza de permutación múltiples que generan un valor de R^2 (efecto del tamaño), el cual representa el porcentaje de variación explicado por la categoría suplementaria, y un valor P , que determina la significancia estadística (Oksanen et al. 2022). La correlación de las especies con los métodos de muestreo se obtuvo con la función *envfit* considerando solo las especies con $P < 0.05$ (R Core Team 2019). Adicionalmente, la contribución de las especies para las diferencias detectadas entre los métodos de muestreo se evaluó mediante análisis de especies indicadoras (De Cáceres et al. 2010). En el análisis, el método de muestreo se fijó como criterio de clasificación para comparar los patrones observados de la distribución de especies. El coeficiente de asociación de phi fue corregido para grupos de tamaños desiguales generando un valor $r.g$. Seleccionamos las especies de peces influyentes con valores $r.g. > 0.6$ y $P < 0.05$ (De Cáceres y Legendre 2009). Todos los análisis se realizaron en el programa estadístico R (R Core Team 2019).

RESULTADOS

Patrones generales en los ensamblajes de peces entre los métodos de muestreo

Detectamos más individuos y especies con el método de vaciado de las pozas que con el método del censo visual (Fig. 2). Detectamos un total de 1,749 individuos de 14 especies con el vaciado de las pozas y 438 individuos de 8 especies con censos visuales. En total, el método de vaciado detectó casi 4 veces más peces y el doble de especies que las detectadas con el método de censo visual. La abundancia por especies obtenida con el método de vaciado fue mayor que la abundancia registrada con los censos visuales para todas las especies, excepto para *Mugil curema* Valenciennes,

of the variability in fish abundance (Table 2). Rock pool ID and sampling period explained 6% and 4% of the variability, respectively. The model that included rock pool ID and sampling period covariates attained 77% of the variability in abundance. Higher abundances of resident (Exceedance $P = 1.00$), opportunist (Exceedance $P = 0.98$), and transient (Exceedance $P = 0.99$) fish were detected with the bailing method compared with those detected with the visual census method (Tables 3, 4). The rock pool bailing method detected almost 4 times the number of resident fishes, 1.5 times the opportunist fish, and almost 8 times the transient individuals compared with the visual census method (Table 4; Fig. 3a). Despite higher abundances detected with rock pool bailing, statistical differences were not reached for opportunist and transient fish (Table 4).

Rock pool volume was positively associated with higher fish abundance with both detection methods. On average, the bailing method detected more fish than the visual census when rock pool volume increased (Fig. 3b). Differences in fish abundance detected between sampling methods were more evident in larger pools where more fish were detected with the bailing method (Table 5). The impact of rock pool volume on fish detection between the 2 sampling methods remained evident across all fish residency categories. Rock pool bailing consistently detected ~4 times more resident,

1836 (Fig. 2). Las 6 especies adicionales que fueron detectadas solo con la técnica de vaciado de la poza (*Gobiesox daedaleus* Briggs, 1951; *Ophioblennius steindachneri* Jordan y Evermann, 1898; *Paraclinus beebeyi*, Hubbs 1952; *Paraclinus monophthalmus* [Günther, 1861], *Rypticus nigripinnis* Gill, 1861 y *Tomicodon* sp1 Brisout de Barneville, 1846) son especies residentes con comportamiento críptico. El método de vaciado de las pozas no solo detectó más peces y especies que el censo visual, también corrigió registros erróneos de ausencia (falsos negativos) de peces en las pozas que se obtuvieron con el censo visual cuando los peces se detectaron subsecuentemente con el método de vaciado de pozas. Los falsos negativos se registraron con los censos visuales en 32 eventos de muestreo en diferentes periodos de muestreo y pozas, entre junio y diciembre para las 10 pozas intermareales muestreadas.

Abundancia de peces entre los métodos de muestreo, las categorías de residencia de los peces, el volumen de las pozas y la rugosidad del sustrato

El método de muestreo, categorías de residencia, volumen de las pozas y rugosidad colectivamente explicaron el 67% ($R^2 = 0.67$) de la variabilidad en la abundancia de los peces (Tabla 2). Las covariables pozas y eventos de muestreo

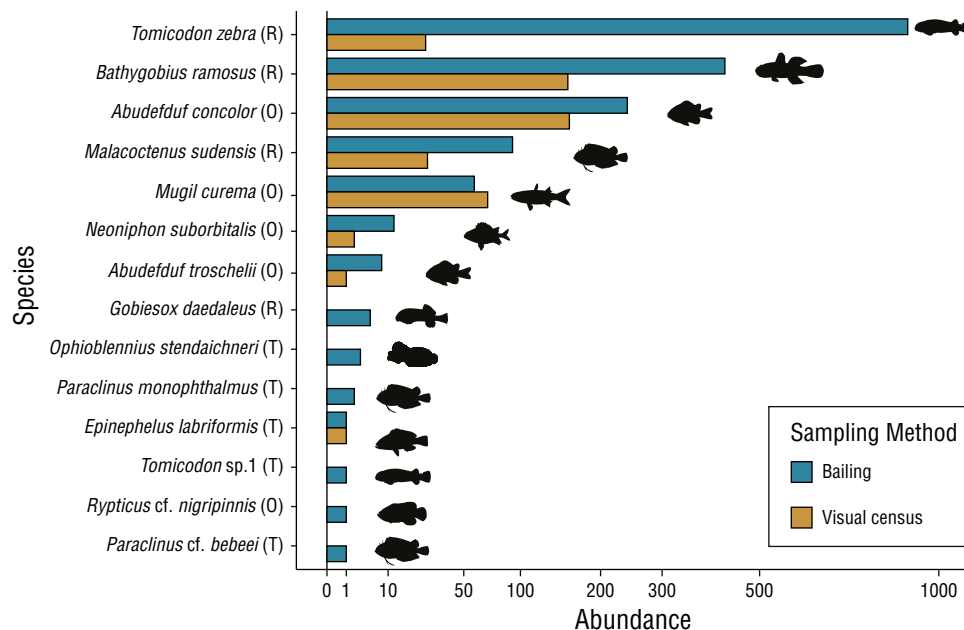


Figure 2. Total abundance by fish species recorded using bailing and visual census in rock pools of El Zonte, 2018. The scale on the X axis has been square root transformed to display abundance values between 0 and 100 and abundances larger than 100. Letters next to species names refer to residency categories: (R) resident, (O) opportunist, (T) transient.

Figura 2. Abundancia total por las abundancias de peces registradas usando el vaciado y el censo visual en las pozas intermareales de El Zonte, 2018. La escala en el eje X se transformó a la raíz cuadrada para ayudar en la visualización de los valores de abundancia entre 0 y 100 y abundancias mayores que 100. Las letras próximas a los nombres de las especies se refieren a las categorías de residencia: (R) residentes, (O) oportunistas y (T) transeúntes.

Table 2. Fish abundance associated to sampling method, residency category, rock pool water volume, rugosity, and varying effects of the sampling event and rock pool ID for all the species ($R^2 = 67\%$). Mean abundance calculated with the model (Estimate), standard error (SE), 95% highest probability compatibility intervals (HPCI); evidence of autocorrelation during the generation of the posterior (*Rhat*) and the values of $\hat{R} \leq 1.05$ indicate low chances of autocorrelation in the sampling of the ESS, where ESS is the effective sample size, which is a metric to measure the amount by which autocorrelation in samples increases uncertainty in comparison to an independent sample.

Tabla 2. Abundancia de los peces asociada al método de muestreo, categoría de residencia, volumen de agua de la poza, rugosidad y efectos variantes de los eventos de muestreo e identificación de las pozas para todas las especies ($R^2 = 67\%$). Abundancia promedio calculada con el modelado (Estimate), error estándar (SE), intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad 95% (HPCI), evidencia de la autocorrelación durante la generación de la probabilidad posterior (*Rhat*) y los valores $\hat{R} \leq 1.05$ indican bajas posibilidades de autocorrelación en el muestreo del tamaño efectivo de la muestra (ESS); ESS es una métrica para medir la cantidad por la que la autocorrelación en las muestras incrementa la incertidumbre en comparación con una muestra independiente.

Term	Estimate	SE	Lower HPCI	Upper HPCI	<i>Rhat</i>	ESS
Intercept	1.510	0.14	1.220	1.770	0.99	10,696
Visual census	-1.580	0.17	-1.930	-1.230	1	11,396
Opportunist	-1.450	0.18	-1.810	-1.100	1	10,585
Transient	-4.740	0.33	-5.400	-4.100	1	11,675
Volume	0.086	0.01	0.060	0.120	1	11,049
Rugosity	-0.070	0.02	-0.126	-0.025	0.99	11,069
Visual census: opportunist	1.150	0.25	0.661	1.650	0.99	11,000
Visual census: transient	-0.590	0.68	-2.020	0.664	0.99	11,205
Reciprocal dispersion	0.870	0.11	0.650	1.090	0.99	10,212
Sigma rock pools: sampling event	0.460	0.40	0	1.190	1	1,738
Sigma rock pools identity	0.470	0.40	0	1.190	1	1,797
Mean_PPD	2.890	0.47	2.070	3.870	0.99	11,281
Log-posterior	0.001	15.39	0.001	-0.003	0.99	10,023

~1.5 times more opportunist, and ~3 times more transient fish in all rock pool volumes (from 0.01 m³ to 2.79 m³) compared to the visual census (Tables S2, S3).

Fish detection decreased with the increase of substratum rugosity for both methods (Fig. 3c). In rock pools with low levels of substratum rugosity (1%), the bailing method detected ~1 species on average, but the chances of detecting at least one individual decreased drastically in areas with higher complexity (19% ~0.43). The visual census method performed poorly on areas with low substratum rugosity (1%) and fish detection declined abruptly in pools with 20% rugosity (Table 5). The reduction in fish detection due to substratum rugosity was associated with fish residency categories. In rock pools with low (1%) to high rugosity (19%) rock pool bailing sampling detected ~4 times more resident, ~1.5 times more opportunist, and ~3 times more transient fish compared to the visual census (Tables S2, S4).

explicaron 6% y 4% de la variabilidad, respectivamente. El modelo que incluyó las covariables de la poza y el evento de muestreo explicó el 77% de la variabilidad en abundancia. Se detectó mayor abundancia de peces residentes (Exceedence $P = 1.00$), oportunistas (Exceedence $P = 0.98$) y transeúntes (Exceedence $P = 0.99$) con el método de vaciado en comparación con el censo visual (Tablas 3, 4). El método de vaciado de la poza logró detectar casi 4 veces más peces residentes, 1.5 veces más peces oportunistas y casi 8 veces más individuos transeúntes que el censo visual (Tabla 4, Fig. 3a). Pese a mayores abundancias detectadas con el vaciado de las pozas, las diferencias estadísticas no fueron apoyadas para peces oportunistas y transeúntes (Tabla 4).

El volumen de las pozas tuvo una correlación positiva con mayores abundancias de peces en ambos métodos. En promedio el método de vaciado detectó más peces que el censo visual cuando el volumen de las pozas incrementó (Fig. 3b).

Fish species richness between sampling methods, residency categories, rock pool volume, and substratum rugosity

The sampling method, fish behavior, rock pool volume, and rugosity influence the detection of fish species and collectively explained 64% ($R^2 = 0.64$) of the variability in species richness (Table 6). Rock pool ID and sampling period explained 4.8% and 3.6% of the variability in fish species richness, respectively. When the variables rock pool and sampling period were included in the model, a total of 72% of the variability in species richness was explained. The bailing method detected more resident ($P = 1.00$), opportunist ($P = 0.95$), and transient ($P = .99$) fish species than the visual census method (Fig. 3d). Likewise, the rock pool bailing method detected on average almost double the species of resident fish, 1.37 times more opportunist species, and almost 5 times more transient species than visual census

Estas diferencias en abundancia de peces entre métodos de muestreo fueron más evidentes en pozas más grandes, donde se detectaron más peces con dicho método (Tabla 5). El impacto del volumen de las pozas en la detección de peces entre los 2 métodos de muestreo se mantuvo para todas las categorías de residencia de los peces. El vaciado de las pozas constantemente detectó ~4 veces más residentes, ~1.5 veces más oportunistas y ~3 veces más peces transeúntes en todos los volúmenes de las pozas (desde 0.01 m³ a 2.79 m³) comparado con el censo visual (Tablas S2, S3).

La detección de los peces disminuyó con el incremento de la rugosidad del sustrato para ambos métodos (Fig. 3c). En las pozas con bajos niveles de rugosidad del sustrato (1%) el método de vaciado detectó ~1 especie en promedio, pero las posibilidades de detectar al menos un individuo disminuyeron drásticamente en áreas con mayor complejidad (19% ~0.43). El censo visual tuvo un desempeño pobre en áreas con baja rugosidad del sustrato (1%) y la detección de

Table 3. Mean fish abundance by method and residency categories. 95% Highest Probability Compatibility Intervals (HPCI). Whenever the ranges of the HPCI between categories do not overlap, significant differences in abundance are supported.

Tabla 3. Abundancia promedio de los peces por método y categorías de residencia. Intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI). Siempre que los rangos del HPCI entre categorías no traslapan, diferencias significativas en las abundancias son apoyadas.

Sampling method and residency category	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI
Bailing and resident	4.5000	3.3000	5.8800
Visual census and resident	0.9200	0.6300	1.2600
Bailing and opportunist	1.0400	0.7100	1.4400
Visual census and opportunist	0.6800	0.4700	0.9600
Bailing and transient	0.0300	0.0100	0.0600
Visual census and transient	0.0040	0.0004	0.0100

Table 4. Contrast of fish abundance of different residency categories captured using the bailing and visual census methods. Contrasts between levels of explanatory variables using the 95% confidence intervals of the highest probability compatibility intervals (HPCI) and exceedance P value, which is the probability that a certain value will be exceeded in a predefined situation and represents a metric for the occurrence of a given event.

Tabla 4. Contraste de la abundancia de los peces de diferentes categorías de residencia capturados usando los métodos de vaciado y el censo visual. Los contrastes entre los niveles de variables explicativas usando el 95% de intervalos de confianza de intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad (HPCI) y el excedente del valor P , el cual es la probabilidad de que cierto valor será excedido en una situación predefinida y representa métrica para la ocurrencia de un evento dado.

Sampling method and residency category	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI	Exceedance P
Bailing and resident/visual census and resident	4.850	3.307	6.75	1
Bailing and opportunist/visual census and opportunist	1.526	0.998	2.12	0.988
Bailing and transient/visual census and transient	8.764	1.446	28.93	0.990

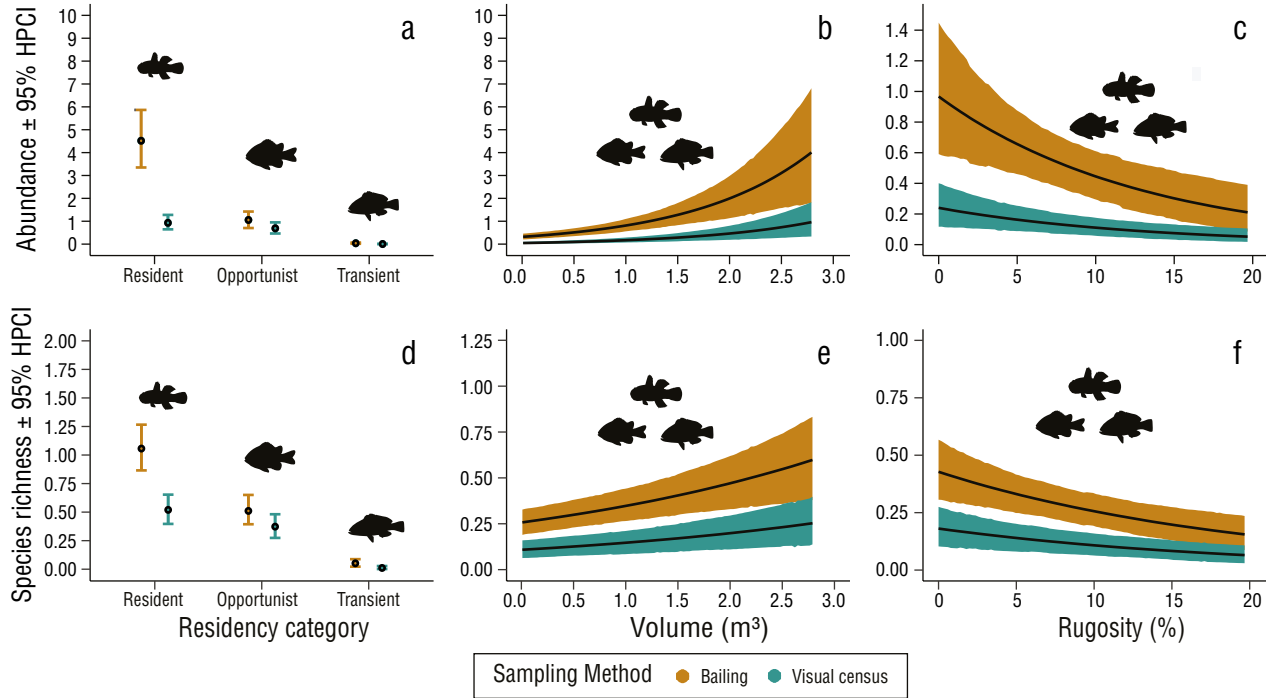


Figure 3. Average abundance and species richness of fish by residency category (see Materials and Methods) (a, d), and rock pool volume recorded using the bailing and visual census methods in rock pools of El Zonte, 2018 (b, e). Whiskers and shaded areas represent 95% confidence intervals of the highest probability compatibility intervals (HPCI).

Figura 3. Abundancia promedio y riqueza de especies de los peces por categoría de residencia (ver Materiales y Métodos) (a, d), volumen de las pozas (b, e) y rugosidad del sustrato de las pozas (c, f) registrada usando el vaciado y el censo visual en las pozas de El Zonte, 2018. Bigotes y áreas sombreadas representan el 95% de intervalos de confianza de intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad (HPCI).

(Fig. 3d) (Tables 5–9). However, statistically significant differences in fish detection between sampling methods were not observed for opportunist and transient species.

The bailing and visual methods detected more fish species in larger pools. On average, the bailing method detected more species than the visual census when rock pool volume increased (Fig. 3e). These differences were more evident in larger pools where more fish were detected with the bailing method than with visual census. In rock pools of 0.5 m³ volume or less, the difference in detection of fishes between methods was small, but in rock pools of 2.5 m³ volume, the bailing method detected ~2 fish species compared to ~1 species detected with the visual census (Fig. 3e, Table 9). General trends in species detection associated with volume were sustained across fish residency categories. The rock pool bailing method detected ~2 more resident species, ~1.3 more opportunist species, and ~3 more transient species than the visual census method (Table S5, S6).

The number of species detected with the bailing and visual census methods decreased when substratum rugosity increased. However, the bailing method consistently detected fish species more effectively than the visual census. In rock pools with rugosity values of 5%, detection of fish species was ~2 times higher with the bailing method than with visual census. This trend was consistent, and in rock pools of

peces declinó abruptamente en pozas con 20% de rugosidad (Tabla 5). La reducción en la detección de peces debido a la rugosidad del sustrato se asoció con las categorías de residencia de los peces. En pozas con baja (1%) a alta rugosidad (19%) el método del vaciado de las pozas detectó ~4 veces más residentes, ~1.5 veces más oportunistas y ~3 veces más peces transeúntes comparados con el censo visual (Tablas S2, S4).

Riqueza de especies de peces entre los métodos de muestreo, las categorías de residencia, el volumen de las pozas y la rugosidad del sustrato

El método de muestreo, el comportamiento de los peces, el volumen de las pozas y la rugosidad afectaron la detección de especies de peces y explicaron el 64% ($R^2 = 0.64$) de la variabilidad en la riqueza de especies (Tabla 6). Las pozas y los periodos de muestreo explicaron el 4.8% y 3.6%, respectivamente. Cuando se incluyeron las variables poza y periodo de muestreo en el modelo, se explicó el 72% de la variabilidad en la riqueza de especies. El método de vaciado detectó más especies de peces residentes ($P = 1.00$), oportunistas ($P = 0.95$) y transeúntes ($P = 0.99$) que los censos visuales (Fig. 3d). Asimismo, el método de vaciado de las pozas detectó en promedio casi el doble de las especies de

Table 5. Mean fish abundance detected by method, volume for rock pools of 0.1, 0.5, 1.5, and 2.5 m³, and substratum rugosity values of 1%, 10%, and 19%. 95% Highest probability compatibility intervals (HPCI). Whenever the ranges of the HPCI between categories do not overlap, significant differences in abundance are supported.

Tabla 5. Promedio de abundancia de peces detectada por método, volumen para pozas de 0.1 m³, 0.5 m³, 1.5 m³ y 2.5 m³ y valores de rugosidad del sustrato de 1%, 10% y 19%. Intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI). Siempre que los rangos del HPCI entre categorías no traslapen, diferencias significativas en las abundancias son apoyados.

Contrast	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI
Volume and method			
Volume 0.1 m ³			
Bailing	0.39	0.27	0.54
Visual census	0.09	0.05	0.15
Volume 0.5 m ³			
Bailing	0.55	0.40	0.74
Visual census	0.13	0.07	0.20
Volume 1.5 m ³			
Bailing	1.37	0.91	1.93
Visual census	0.33	0.17	0.54
Volume 2.5 m ³			
Bailing	3.37	1.71	5.51
Visual census	0.77	0.31	1.38
Rugosity and method			
Rugosity 1%			
Bailing	0.87	0.56	1.27
Visual census	0.21	0.11	0.35
Rugosity 10%			
Bailing	0.43	0.29	0.60
Visual census	0.10	0.05	0.17
Rugosity 19%			
Bailing	0.20	0.08	0.39
Visual census	0.05	0.01	0.10

peces residentes, 1.37 veces más especies oportunistas y casi 5 veces más especies transeúntes que los censos visuales (Fig. 3d) (Tablas 5-9). Sin embargo, no se observaron diferencias estadísticamente significativas en detección de peces entre los métodos de muestreo para las especies oportunistas y transeúntes.

El método de vaciado y el censo visual detectaron más peces en pozas más grandes. En promedio el método de vaciado detectó más especies que el censo visual cuando el volumen de las pozas incrementó (Fig. 3e). Estas diferencias fueron más evidentes en pozas más grandes donde se detectaron más peces con el método de vaciado que con los censos visuales. En pozas con volumen de 0.5 m³ o menos, la diferencia en la detección de peces entre los métodos fue pequeña, pero en pozas con volumen de 2.5 m³, el método de vaciado detectó ~2 especies de peces, mientras que el censo visual detectó ~1 (Fig. 3e, Tabla 9). Las tendencias generales en la detección de especies relacionadas con el volumen se mantuvieron en todas las categorías de residencia de peces. El método de vaciado detectó ~2 especies más de peces residentes, ~1.3 especies más de oportunistas y ~3 especies más de transeúntes que el censo visual (Tabla S5, S6).

El número de especies detectadas con los métodos de vaciado y censo visual disminuyó cuando la rugosidad del sustrato incrementó. Sin embargo, el método del vaciado fue consistentemente más eficiente en la detección de peces que el censo visual. En pozas con valores de rugosidad de 5%, la detección de peces fue ~2 veces más alta con el método de vaciado que con el censo visual. Esta tendencia fue constante y en pozas con 19% de rugosidad, la detección de las especies de peces fue casi ~0.66 veces más baja, para ambos métodos. Pese a esto, el método de vaciado de las pozas tuvo un mejor desempeño que el censo visual (Fig. 3f, Tabla 9). El declive en las especies de peces en cuanto a la rugosidad del sustrato se asoció también a las categorías de residencia. El número de especies adicionales detectado cuando se llevó a cabo el vaciado de pozas fue de ~2 para especies residentes, ~1.3 para oportunistas y ~3 para especies transeúntes comparado al censo visual (Tabla S5, S7).

Estructura de los ensamblajes de peces y composición taxonómica detectada entre métodos de muestreo

Se detectaron diferentes composiciones de comunidades con el análisis de varianza permutacional multivariado aplicado a los ensamblajes de peces registrados con el método de vaciado y el censo visual (Fig. 4, Adonis = 9.0476, g.l. = 1, $P < 0.001$). Los censos visuales detectaron ensamblajes de peces con contribuciones similares de especies residentes y oportunistas. Por otro lado, el método de vaciado detectó ensamblajes de peces con mayores contribuciones de especies residentes que son dominantes en términos de abundancia (Fig. 4). Las especies que caracterizaron los ensamblajes fueron las especies residentes *Bathygobius ramosus* ($r^2 = 0.61$, $P < 0.01$), *Tomicodon zebra* ($r.g = 0.61$, $P < 0.01$) y

Table 6. Fish species richness associated with the sampling method, residency category, rock pool water volume, rugosity, and varying effects of sampling event and rock pool ID for all the species. Mean abundance calculated with the model (Estimate), standard error (SE), 95% highest probability compatibility intervals (HPCI), evidence of autocorrelation during the generation of the posterior (*Rhat*), and the values of $\hat{R} \leq 1.05$ indicate low chances of autocorrelation in the sampling of the effective sample size (ESS); ESS is a metric to measure the amount by which autocorrelation in samples increases uncertainty in comparison to an independent sample.

Tabla 6. Riqueza de especies de peces asociada al método de muestreo, categoría de residencia, volumen de agua de las pozas, rugosidad y efectos de variación del evento de muestreo e identificación de las pozas para todas las especies. Abundancias promedio calculadas con el modelo (Estimate), error estándar (SE), intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI), evidencia de la autocorrelación durante la generación de la probabilidad posterior (*Rhat*) y los valores de $\hat{R} \leq 1.05$ indican bajas probabilidades de autocorrelación en el muestreo del tamaño efectivo de la muestra (ESS); ESS es una métrica para medir la cantidad por la que la autocorrelación en las muestras incrementa la incertidumbre en comparación con una muestra independiente.

Term	Estimate	SE	Lower HPCI	Upper HPCI	<i>Rhat</i>	ESS
Intercept	0.0545	0.0900	-0.1338	0.2440	0.99	11,151
Visual census	-0.7091	0.1446	-0.9959	-0.4307	0.99	11,494
Opportunist	-0.7240	0.1453	-1.0148	-0.4493	0.99	11,196
Transient	-3.0030	0.3324	-3.6718	-2.3800	0.99	11,298
Volume	0.0342	0.0067	0.0170	0.0433	1	10,886
Rugosity	-0.0517	0.0149	-0.0800	-0.0214	1	11,102
Visual census: opportunist	0.3899	0.2256	-0.0406	0.8434	0.99	11,234
Visual census: transient	-0.8329	0.6476	-2.1050	0.3985	0.99	10,867
Reciprocal dispersion	7.5500	1.9700	4.3700	11.7500	0.99	10,825
Sigma rock pools: sampling event	0.0478	0.0620	0.04×10^{-7}	0.1843	0.99	8,535
Sigma rock pools identity	0.0450	0.0622	0.01×10^{-7}	0.1857	0.99	9,468
Mean_PPD	0.4890	0.0379	0.4172	0.5635	1	10,949
Log-posterior	-936.9909	14.4208	-936.617	-908.67267	1.000018	10,978

Table 7. Mean fish species richness by method and residency categories. 95% Highest probability compatibility intervals (HPCI). Whenever the ranges of the HPCI between categories do not overlap, significant differences in abundance are supported.

Tabla 7. Promedio de riqueza de especies de peces por método y categorías de residencia. Intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI). Siempre que los rangos del HPCI entre las categorías no traslapen, diferencias significativas en la abundancia son apoyadas.

Sampling method and residency category	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI
Bailing and resident	1.0561	0.8567	1.2536
Visual census and resident	0.5196	0.3949	0.6507
Bailing and opportunist	0.5120	0.3909	0.6447
Visual census and opportunist	0.3709	0.2683	0.4790
Bailing and transient	0.0525	0.0235	0.0904
Visual census and transient	0.0112	0.0013	0.0281

Table 8. Contrast of fish species richness of different residency categories captured using the bailing and visual census methods. Contrasts between levels of explanatory variables using the 95% confidence intervals of the highest probability compatibility intervals (HPCI) and Exceedance P value, which is the probability that a certain value will be exceeded in a predefined situation; this was used as metric for the occurrence of a given event.

Tabla 8. Contraste de la riqueza de especies de peces de diferentes categorías de residencia usando los métodos de vaciado y el censo visual. Los contrastes entre los niveles de variables explicativas usando el 95% de intervalos de confianza de intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad (HPCI) y el excedente del valor P , el cual es la probabilidad de que cierto valor será excedido en una situación predefinida; este fue usado como métrica para la ocurrencia de un evento dado.

Sampling method and residency category	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI	Exceedance P
Bailing and resident/visual census and resident	2.03	1.501	2.66	1
Bailing and opportunist/visual census and opportunist	1.38	0.936	1.92	0.96
Bailing and transient/visual census and transient	4.67	0.968	14.70	0.99

19% rugosity, fish species detection was almost ~ 0.66 times lower for both methods. Nevertheless, rock pool bailing still performed better than visual census (Fig. 3f, Table 9). The decline in fish species regarding substratum rugosity was also associated with residency categories. Rock pool bailing detected ~ 2 more resident species, ~ 1.3 more opportunist, and ~ 3 more transient species compared to the visual census method (Table S5, S7).

Fish assemblage structure and taxonomic composition detected between sampling methods

Fish assemblages recorded with the bailing and visual census methods yielded different community compositions (Fig. 4, Adonis = 9.0476, d.f. = 1, $P < 0.001$). Visual census detected fish assemblages with similar contribution of resident and opportunist species. On the other hand, the bailing method detected fish assemblages with higher contributions of resident species that dominated in terms of abundance (Fig. 4). The species that characterized the assemblages were the resident species *Bathygobius ramosus* ($r^2 = 0.61$, $P < 0.01$), *Tomicodon zebra* ($r.g = 0.61$, $P < 0.01$), and *Malacoctenus sudensis* ($r^2 = 0.34$, $P < 0.01$), which were detected in higher abundances with the bailing method, and the opportunist species *Abudefduf concolor* ($r^2 = 0.28$, $P < 0.01$) and *M. curema* ($r^2 = 0.55$, $P < 0.01$), which were equally detected with the visual census and bailing methods. The indicator species analysis detected that the resident species *B. ramosus* ($r.g = 0.17$, $P < 0.05$) and *T. zebra* ($r.g = 0.20$, $P < 0.01$) were typical species that appear to have been detected mainly by the rock pool bailing method.

DISCUSSION

The sampling methods showed different estimates of abundance, species richness, and composition and structure of assemblages. The bailing method consistently detected more fish species and individuals than visual census. The

Malacoctenus sudensis ($r^2 = 0.34$, $P < 0.01$), las cuales se detectaron en altas abundancias usando el método de vaciado, y las especies oportunistas *Abudefduf concolor* ($r^2 = 0.28$, $P < 0.01$) y *M. curema* ($r^2 = 0.55$, $P < 0.01$), las cuales fueron detectadas igualmente con los censos visuales y el método de vaciado. El análisis de especies indicadoras detectó que los residentes *B. ramosus* ($r.g = 0.17$, $P < 0.05$) y *T. zebra* ($r.g = 0.20$, $P < 0.01$) fueron especies típicas que parecen ser detectadas principalmente por el método del vaciado.

DISCUSIÓN

Los métodos de muestreo generaron diferentes estimadores de abundancia, riqueza de especies y composición y estructura de ensamblajes. El método de vaciado consistentemente detectó más especies e individuos que el censo visual. El censo visual subestimó grandemente la abundancia y riqueza de especies de peces y detectó 75% menos individuos de peces y 40% menos especies comparado con el vaciado de las pozas. El censo visual ha dejado de ser tan utilizado como método de muestreo ya que consistentemente subestima la abundancia y riqueza de especies (Christensen y Winterbottom 1981, Brock 1982, Ackerman y Bellwood 2000, Alzate et al. 2014). La magnitud de las diferencias indica que el 50% de los individuos y el 40% de las especies son pasadas por alto aún con los métodos de censo visual más exhaustivos (Ackerman y Bellwood 2000). Griffiths (2005) detectó diferencias con mayores magnitudes en los sistemas de pozas intermareales con 80-87% menos abundancia y 50-66% menor riqueza de especies con el censo visual que el vaciado de pozas, asimismo Wong et al. (2019) detectaron 70% menor abundancia y 33% menos especies con el censo visual que con el vaciado de las pozas. Estas deficiencias del censo visual demandan una reconsideración de la aplicación del censo visual en el muestreo de peces de pozas intermareales.

El censo visual frecuentemente falló en la detección de peces que posteriormente se registraron durante el vaciado de

Table 9. Mean fish species richness detected by method, volume for rock pools of 0.1 m³, 0.5 m³, 1.5 m³, and 2.5 m³ and substratum rugosity values of 1%, 10%, and 19%. 95% Highest probability compatibility intervals (HPCI). Whenever the ranges of the HPCI between categories do not overlap, significant differences in abundance are supported.

Tabla 9. Promedio de la riqueza de especies de peces detectada por método, volumen por pozas intermareales de 0.1 m³, 0.5 m³, 1.5 m³, 2.5 m³ y valores de rugosidad de 1%, 10% y 19%. Intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI). Siempre que los rangos del HPCI entre las categorías no traslapen, se respaldan diferencias significativas en la abundancia.

Contrast	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI
Sampling method			
Bailing	0.57	0.48	0.65
Visual census	0.32	0.26	0.38
Volume and method			
Volume 0.1 m ³			
Bailing	0.48	0.39	0.57
Visual census	0.27	0.21	0.33
Volume 0.5 m ³			
Bailing	0.54	0.46	0.63
Visual census	0.30	0.24	0.36
Volume 1.5 m ³			
Bailing	0.73	0.59	0.87
Visual census	0.41	0.32	0.50
Volume 2.5 m ³			
Bailing	0.98	0.72	1.27
Visual census	0.55	0.39	0.73
Rugosity and method			
Rugosity 1%			
Bailing	0.77	0.62	0.92
Visual census	0.43	0.34	0.53
Rugosity 10%			
Bailing	0.48	0.40	0.57
Visual census	0.27	0.21	0.33
Rugosity 19%			
Bailing	0.30	0.19	0.42
Visual census	0.17	0.11	0.24

visual census method largely underestimated fish abundance and species richness, and detected 75% fewer fish individuals and 40% fewer species compared to the rock pool bailing method. The visual census has been disfavored as a sampling method since it has consistently underestimated abundance and species richness (Christensen and Winterbottom 1981, Brock 1982, Ackerman and Bellwood 2000, Alzate et al. 2014). The magnitude of the differences indicates that 50% of individuals and 40% of species are overlooked even with the most exhaustive visual census methods (Ackerman and Bellwood 2000). Griffiths (2005b) detected differences with larger magnitudes in rock pool systems, with the visual census showing 80–87% less abundance and 50–66% lower species richness than rock pool bailing, as did Wong et al. (2019) with 70% lower abundance and 33% fewer species detected with the visual census. These deficiencies of the visual census method call for a reconsideration of applying visual census when sampling intertidal rock pool fishes.

Visual census frequently failed to detect fish that were subsequently recorded during rock pool bailing, which recorded a false negative result for visual census (recording absences when fish were present). However, the bailing method was not infallible; in very few cases, fish, such as *M. curema*, were detected during visual census but were not detected with the bailing method. This could be due to fish retreating and hiding in crevices during the bailing of rock pools. In some cases, fish stay hidden or get trapped in crevices when the pool is being bailed and their detection or capture is unsuccessful. Alternatively, this result can represent potential double counting bias since *M. curema* tends to form schools, and using visual census on this species might overestimate abundance (Ward-Paige et al. 2010). Despite these drawbacks, fish detection was higher with the rock pool bailing method compared to the visual census method; therefore, the rock pool bailing method is a more accurate technique to assess intertidal fish.

The rock pool bailing method detected almost 4 times more resident fish than the visual census method. With the visual census, resident fish were constantly underrepresented in all levels of rock pool volume and substratum rugosity. The inconsistencies in detection of fishes between methods also generated discrepancies in the assemblages recorded between both methods. The similar contribution of resident and opportunist species in assemblages described with the visual census evidenced the weaknesses of resident species detection with this method. Fish behavior can affect sampling detectability, and our results support that visual census were biased towards opportunist species that frequently show traits that can be easily observed. Ethological traits are the most influential factors in fish detection during the visual census method (MacNeil et al. 2008, Colton and Swearer 2010), and resident fishes in intertidal systems are not an exception.

The detection of cryptic species has been the weakness of sampling methods in marine environments (Brock 1982,

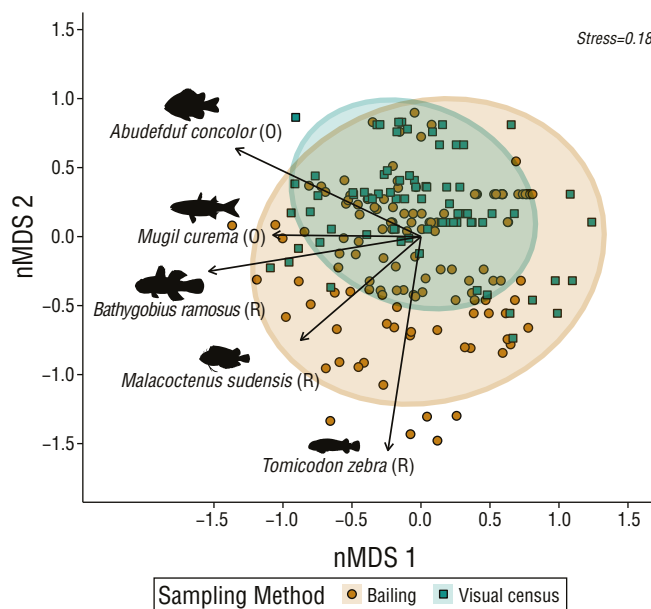


Figure 4. Fish assemblages detected with bailing and visual census in 10 rock pools sampled 13 times between June and December 2018 in El Zonte, El Salvador, based on a non-metric dimensional scaling (nMDS). Total abundance data were square root transformed, and dissimilarities are based on a Bray–Curtis similarity index metric, ellipses display 95% confidence intervals. Residents (R), opportunists fish species (O).

Figura 4. Ensamblajes de los peces detectados con el vaciado y el censo visual en 10 pozas intermareales muestreadas 13 veces entre junio y diciembre de 2018 en El Zonte, El Salvador, basados en un escalamiento dimensional no-métrico (nMDS). Datos de la abundancia total fueron transformados a raíz cuadrada y las disimilitudes están basadas en el índice de similitud de Bray-Curtis, las elipses muestran el 95% de intervalos de confianza. Residentes (R), oportunistas (O).

las pozas, lo cual generó un resultado de falso negativo para los censos visuales (registros de ausencias cuando si había presencia de peces). No obstante, el método del vaciado no fue infalible y en muy pocos casos, como en el de *M. curema*, los peces fueron detectados en el censo visual, pero no con el método de vaciado. Esto podría deberse a que los peces se esconden en grietas durante la ejecución del método del vaciado. En algunos casos, los peces se mantienen escondidos o quedan atrapados en las grietas cuando la poza se está vaciando y su detección o captura es ineficaz. Por otra parte, este resultado podría representar el sesgo de conteo doble porque *M. curema* tiende a formar pequeños cardúmenes y el uso del censo visual en esta especie podría sobreestimar la abundancia (Ward-Paige et al. 2010). Pese a estos inconvenientes, la detección de peces con el método de vaciado fue alta comparada con los censos visuales, por lo que el método de vaciado de las pozas es una mejor técnica para muestrear ensamblajes de peces intermareales.

El vaciado de las pozas detectó casi 4 veces más peces residentes que los censos visuales. Cuando se aplicó el censo

Ackerman and Bellwood 2000, Godinho and Lotufo 2010, Davis et al. 2018). Nocturnal species are not only inactive, but also hidden during diurnal visual census, causing a steep decline in the probability of their detection specially when using the visual census method. The differences between the bailing and visual census methods were less marked for opportunist and transient fishes. Thus, visual census could be suitable to study and quantify fish diversity for diurnally active opportunist and transient species and could potentially be applied as a complementary technique instead of a stand-alone method. However, the use of the visual census in rock pool habitats should be conducted with caution, as our results coincide with previous findings (Christensen and Winterbottom 1981, Griffiths 2005a, Wong et al. 2019); visual census estimates were inaccurate, biased towards opportunist and transient fishes, and less reliable than the rock pool bailing method.

Both methods detected less species and individuals in rock pools with higher rugosity, but samplings with the bailing method constantly yielded better results than the visual census method. The extent to which rugosity affects fish detection can be linked to fish behavior, as cryptic resident fish might retreat in burrows when observers are present and during the bailing process, whereas opportunist and transients are less likely to hide in burrows than residents. Changes in rugosity provide more refuges and microhabitats that can sustain higher abundances and more fish species (Davis 2000, Griffiths et al. 2006, González-Murcia et al. 2020). Unfortunately for sampling purposes, substratum rugosity reduces sampling accuracy because areas of high substratum rugosity provide greater shelter mostly for cryptic fishes, which compromises the detection of individuals (Brock 1982). In some systems, severe underestimations of up to 82% less species richness and 73% abundance have been attributed to habitat complexity (Willis 2001). Furthermore, higher habitat complexity can increase the likelihood that species will be erroneously identified, counted, and quantified and that target species estimation will be affected (Brock 1982).

Rock pool bailing alone appears to be effective enough for sampling intertidal fishes reducing the bias towards opportunist and transient species. This method offers many advantages and provides opportunities to collect more information from target species. Ichthyocides can be used, but they may have detrimental impacts on enclosed systems such as rock pools. Visual census underestimates abundance and species richness and produces inaccurate estimations; however, it may need to be used whenever other sampling methods are not suitable. Visual census can also overlook large individuals of secretive species and underrepresent size classes in rock pool fishes (Griffiths 2005a, Griffiths et al. 2006). Consequently, data from visual census in intertidal rock pool fishes should be analyzed cautiously.

El Zonte is an area with low intertidal fish diversity (González-Murcia et al. 2020), whereas other intertidal

visual, los peces residentes se sub-representaron constantemente en todos los niveles de volumen y rugosidad de sustrato de las pozas. Las inconsistencias en la detección de los peces entre ambos métodos también generaron discrepancias en los ensamblajes registrados entre ambos métodos. La contribución similar de especies residentes y oportunistas en los ensamblajes descrita con el censo visual evidenció la debilidad de la detección de especies residentes con este método. El comportamiento de los peces puede afectar la detección durante el muestreo, y nuestros resultados indican que el censo visual está sesgado hacia peces oportunistas que regularmente presentan características fácilmente observables. Se ha reconocido que las características etológicas son el aspecto más influyente en la detección de peces durante el censo visual (MacNeil et al. 2008, Colton y Swearer 2010) y los peces residentes en los sistemas intermareales no son la excepción.

La detección de especies crípticas ha sido la debilidad de los métodos de muestreo en ambientes marinos (Brock 1982, Ackerman y Bellwood 2000, Godinho y Lotufo 2010, Davis et al. 2018). Las especies nocturnas no solamente son inactivas, sino que se esconden durante el censo visual diurno lo que causa un declive abrupto en las probabilidades de su detección, especialmente cuando se aplica el método de censo visual. Las diferencias entre el método de vaciado y el censo visual fueron menos marcadas para peces oportunistas y transeúntes. Por tanto, el censo visual podría ser adecuado para estudiar y cuantificar la diversidad de peces diurnamente activos para especies oportunistas y transeúntes y quizás ser aplicado como una técnica complementaria en lugar de un método independiente. El uso del censo visual en hábitats de pozas intermareales debería ser ejecutado con precaución ya que nuestros resultados coinciden con hallazgos previos (Christensen y Winterbottom 1981, Griffiths 2005, Wong et al. 2019); los estimados del censo visual fueron imprecisos, sesgados hacia peces oportunistas y transeúntes y menos confiables que el método de vaciado de las pozas.

Ambos métodos detectaron menos especies e individuos en pozas con mayor rugosidad, pero el muestreo de vaciado de pozas produjo mejores resultados que el censo visual. El grado en el que la rugosidad afecta la detección de peces puede estar enlazado al comportamiento de los peces, ya que los peces residentes crípticos se pueden refugiar en madrigueras cuando los observadores están presentes y durante el proceso de vaciado, mientras que los oportunistas y transeúntes son menos dados a esconderse en madrigueras que los residentes. Los cambios en la rugosidad proveen más refugios y microhábitats que pueden permitir mayores abundancias y más especies de peces (Davis 2000, Griffiths et al. 2006, González-Murcia et al. 2020). Desafortunadamente para propósitos de muestreo, la rugosidad del sustrato reduce la precisión del muestreo porque las áreas de alto relieve del sustrato proveen mayores refugios, principalmente para peces crípticos, lo que complica la detección de los individuos (Brock 1982). En algunos sistemas, severas

areas have higher abundance and species richness of resident, opportunist, and transient species (González-Murcia et al. 2012, González-Murcia et al. 2016). We suspect that the inaccuracies of using the visual census in intertidal areas with higher diversity would be magnified. Emerging technologies can ameliorate or supplement the accuracy of visual census (Colton and Swearer 2010, Dorman et al. 2012, Harasti et al. 2015, Davis et al. 2018). Alternative techniques are not free from the drawbacks of the visual census (Colton and Swearer 2010, Davis et al. 2018). The efficacy of these methods in intertidal areas of the Tropical Eastern Pacific needs to be assessed and validated. Modelling functions have been used to correct inequalities between sampling methods (Christensen and Winterbottom 1981). Due to the high variability within intertidal systems, we consider that modelling, extrapolation, and prediction of abundance and species occurrence must be conducted with prudence.

In conclusion, we contrasted the rock pool bailing and visual census methods with respect to how accurately these detect intertidal rock pool fishes with different residency categories under different levels of rock pool volume and substratum rugosity. The bailing method yielded higher abundances and species richness in pools of different volumes and rugosity levels compared to visual census. The rock pool bailing method reduced the rate of false negatives as it accurately detected fish that were not detected with the visual census. Resident fish that have solitary and cryptic behavior were the most underestimated group using visual census, which resulted in descriptions of completely different assemblages. We demonstrated that the bailing method generates higher estimates of biodiversity in terms of abundance and species richness in intertidal habitats. Therefore, compared to the visual census, rock pool bailing is clearly a more accurate method for scientific studies. Information obtained from the visual census method for exploratory analysis or as a methodology to set baselines or provide information on biodiversity inventories must be analyzed with caution. For the estimates derived from the visual census, the caveats previously discussed must be acknowledged and rock pool physical traits need to be stated to understand the scope of the biodiversity estimates. We expect that these results will raise awareness on the outcomes generated by different sampling methodologies in intertidal rock pool systems and provide insights into the suitability of the sampling techniques to achieve either research or conservation goals.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was funded by the Natural History Museum of El Salvador and Fundación Naturaleza El Salvador. The authors thank Julio Delgado for his support in logistics and E. Rauda, J. Benavides, D. Láinez, E. Novoa, A.M. Rivera, C. Rodríguez, and D. Lobos for their field assistance. We express our gratitude to E. Echeverría for their logistic support and to E. González and E. Menéndez for their technical

subestimaciones de hasta 82% menor riqueza de especies y 73% de abundancia se han atribuido a la complejidad de hábitat (Willis 2001). Conjuntamente, la mayor complejidad de hábitat puede incrementar la probabilidad de identificar, contar y cuantificar peces erróneamente y de subestimar especies objetivo (Brock 1982).

El vaciado de las pozas intermareales por sí solo parece ser lo suficientemente efectivo para el muestreo de peces intermareales reduciendo el sesgo hacia especies oportunistas y transeúntes. Este método ofrece muchas ventajas y provee oportunidades para recolectar más información de las especies objetivo. Los ictiocidas pueden ser usados, pero podrían tener impactos perjudiciales en sistemas cerrados como las pozas. El censo visual subestima la abundancia y riqueza de especies y produce estimaciones arriesgadas; no obstante, podría ser usado cuando otros métodos de muestreo no sean adecuados. Los censos visuales pueden pasar por alto individuos grandes de especies sigilosas e infrarrepresentar clases de tamaño en peces de pozas intermareales (Griffiths 2005, Griffiths et al. 2006). Consecuentemente, los datos generados con el censo visual de peces de pozas intermareales se deben analizar cuidadosamente.

El Zonte es un área con baja diversidad de peces intermareales (González-Murcia et al. 2020) y otras áreas intermareales tienen mayores abundancias y riqueza de especies residentes, oportunistas y transeúntes (González-Murcia et al. 2012, González-Murcia et al. 2016). Sospechamos que las fallas del censo visual podrían ser agravadas en áreas intermareales con mayor diversidad. Las tecnologías emergentes pueden mejorar o suplementar la exactitud del censo visual (Colton y Swearer 2010, Dorman et al. 2012, Harasti et al. 2015, Davis et al. 2018). Sin embargo, estas técnicas alternativas no son infalibles a los inconvenientes del censo visual (Colton y Swearer 2010, Davis et al. 2018). La eficacia de estos métodos en áreas intermareales del Pacífico Oriental Tropical necesita ser evaluada y validada. Las funciones del modelado han sido usadas para corregir las diferencias entre los métodos de muestreo (Christensen y Winterbottom 1981). Debido a la alta variabilidad dentro de los sistemas intermareales, consideramos que el modelado, la extrapolación y la predicción de abundancia y ocurrencia de especies debe ser realizado con prudencia.

En conclusión, contrastamos los métodos de vaciado y el censo visual en las pozas intermareales con respecto a su exactitud en la detección de peces intermareales de diferentes categorías de residencia y bajo diferentes niveles de volumen de pozas y rugosidad del sustrato. Con el método de vaciado se obtuvieron registros mayores de abundancia y de riqueza de especies en pozas con diferentes niveles de volumen y rugosidad comparado con el censo visual. El método de vaciado de las pozas detectó certeramente peces que no fueron detectados en las pozas con el censo visual, lo cual redujo la tasa de falsos negativos. Los peces residentes que tienen comportamiento solitario y críptico fueron el grupo más subestimado usando el censo visual que resultó

support and equipment maintenance. SGM expresses his gratitude to M. Murcia-Orellana for her advice and support. In memory of S. Gonzalez-Rosales whose ideas, contributions, and enthusiasm had a strong legacy on SGM. The study was conducted under the research permit MARN-DEV-GVS-AIMA-104-2018 of the Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales (MARN) de El Salvador.

All the authors declare no competing interests.

REFERENCES

- Ackerman JL, Bellwood DR 2000. Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Mar Ecol Prog Ser.* 206:227-237.
<https://doi.org/10.3354/meps206227>
- Ackerman JL, Bellwood DR. 2002. Comparative efficiency of clove oil and rotenone for sampling tropical reef fish assemblages. *J Fish Biol.* 60:893-901.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb02416.x>
- Almada VC, Faria C. 2004. Temporal variation of rocky intertidal resident fish assemblages – patterns and possible mechanisms with a note on sampling protocols. *Rev Fish Biol Fisher.* 14:239-250.
<https://doi.org/10.1007/s11160-004-6750-7>
- Alzate A, Zapata FA, Giraldo A. 2014. A comparison of visual and collection-based methods for assessing community structure of coral reef fishes in the Tropical Eastern Pacific. *Rev Biol Trop.* 62(S1):359-371.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v62i0.16361>
- Andrades R, Machado FS, Reis-Filho JA, Macieira RM, Giarrizzo T. 2018. Intertidal Biogeographic Subprovinces: local and regional factors shaping fish assemblages. *Front Mar Sci.* 5:412.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00412>
- Arndt E, Fricke R. 2019. Intertidal fishes of Mauritius with special reference to shallow tidepools. *Biodivers Data J.* 7:e36754.
<https://doi.org/10.3897/BDJ.7.e36754>
- Barreiros JP, Bertoincini Á, Machado L, Hostim-Silva M, Santos RS. 2004. Diversity and seasonal changes in the ichthyofauna of rocky tidal pools from Praia Vermelha and São Roque, Santa Catarina. *Braz Arch Biol Technol.* 47(2):291-299.
<https://doi.org/10.1590/S1516-89132004000200017>
- Bellwood DR, Hemingson CR, Tebbett SB. 2020. Subconscious biases in coral reef fish studies. *BioScience.* 70(7):621-627.
<https://doi.org/10.1093/biosci/biaa062>
- Brock RE. 1982. A critique of the visual census method for assessing coral reef fish Populations. *Bull Mar Sci.* 32(1):269-276.
<https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/1982/00000032/00000001/art00019?crawler=true>
- Castellanos-Galindo GA, Giraldo A, Rubio EA. 2005. Community structure of an assemblage of tidepool fishes on a tropical eastern Pacific rocky shore, Colombia. *J Fish Biol.* 67(2):392-408.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00735.x>
- Castellanos-Galindo GA, Giraldo A, Zapata FA. 2014. Tidepool fish assemblages of Gorgona Island, Colombian Pacific coast: a local and regional comparison. *Rev Biol Trop.* 62(S1):373-390.
<https://doi.org/10.15517/RBT.V62I0.16362>
- Christensen MS, Winterbottom R. 1981. A correction factor for, and its application to, visual censuses of littoral fish. *S Afr J Zool.* 16(2):73-79.
<https://doi.org/10.1080/02541858.1981.11447736>
- Clarke KR, Somerfield PJ, Chapman MG. 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray–Curtis coefficient for denuded assemblages. *J Exp Mar Biol Ecol.* 330(1):55-80.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.017>
- Colton MA, Swearer SE. 2010. A comparison of two survey methods: differences between underwater visual census and baited remote underwater video. *Mar Ecol Prog Ser.* 400:19-36.
<https://doi.org/10.3354/meps08377>
- Cunha FEA, Monteiro-Neto C, Nottingham MC. 2007. Temporal and spatial variations in tidepool fish assemblages of the northeast coast of Brazil. *Biota Neotrop.* 7(1):bn03307012007.
<https://doi.org/10.1590/S1676-06032007000100016>
- Daniel MJ, Boyden, CR 1975. Diurnal variations in physico-chemical conditions within intertidal rockpools. *Fld Stud.* 4:161-176.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue parcialmente financiada por el Museo de Historia Natural de El Salvador y la Fundación Naturaleza El Salvador. Agradecemos a Julio Delgado por su apoyo en logística y a E. Rauda, J. Benavides, D. Láinez, E. Novoa, A.M. Rivera, C. Rodríguez y D. Lobos por su asistencia en campo. A E. Echeverría por su apoyo en gestión y a E. González y E. Menéndez por el apoyo técnico y mantenimiento de equipo. A M. Murcia-Orellana por el apoyo a SGM. En memoria de S. González-Rosales cuyas ideas, contribuciones y entusiasmo dejaron un fuerte legado en SGM. Esta investigación se llevó a cabo bajo el permiso de colecta MARN-DEV-GVS-AIMA-104-2018 del Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales (MARN) de El Salvador.

Todos los autores declaran no tener intereses en competencia.

Traducido al español por los autores.

- Davis JLD. 2000. Spatial and seasonal patterns of habitat partitioning in a guild of southern California tidepool fishes. *Mar Ecol Prog Ser.* 196:253-268. <https://doi.org/10.3354/meps196253>
- Davis TR, Larkin MF, Harasti D. 2018. Application of non-destructive methods for assessing rock pool fish assemblages on Lord Howe Island, Australia. *Reg Stud Mar Sci.* 24:251-259. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.09.002>
- De Cáceres M, Legendre P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology.* 90(12):3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- De Cáceres M, Legendre P, Moretti M. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos.* 119(10):1674-1684. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18334.x>
- Dorman SR, Harvey ES, Newman SJ. 2012. Bait effects in sampling coral reef fish assemblages with stereo-BRUVs. *PLoS One.* 7:e41538. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041538>
- Faria C, Almada V. 1999. Variation and resilience of rocky intertidal fish in western Portugal. *Mar Ecol Prog Ser.* 184:197-203. <https://doi.org/10.3354/meps184197>
- Galvan DE, Venerus LA, Irigoyen AJ. 2009. The reef-fish fauna of the Northern Patagonian Gulfs, Argentina, South-western Atlantic. *Open Fish Sci J.* 2(1):90-98. <http://doi.org/10.2174/1874401X00902010090>
- Gibson RN. 1999. Methods for studying intertidal fishes. In: Horn MH, Martin KLM, Chotkowski MA (eds.), *Biology of intertidal fishes: Life in two Worlds.* San Diego (CA): Academic Press. p. 7-25.
- Gibson RN, Yoshiyama RM. 1999. Intertidal fish communities. In: Horn MH, Martin KLM, Chotkowski MA (eds.), *Biology of intertidal fishes: Life in two Worlds.* San Diego (CA): Academic Press. p. 264-296.
- Godinho WO, Lotufo TMC. 2010. Local v. microhabitat influences on the fish fauna of tidal pools in north-east Brazil. *J Fish Biol.* 76(3):487-501. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02501.x>
- González-Murcia S, Marín-Martínez C, Ayala-Bocos A. 2012. Intertidal rock pool ichthyofauna of El Pital, La Libertad, El Salvador. *Check List.* 8(6):1216-1219. <https://doi.org/10.15560/8.6.1216>
- González-Murcia S, Chicas Batres F, Lovo MH. 2016. Community structure and height distribution of intertidal rock poolfish in Los Cóbano, El Salvador. *Pan-Am J Aquat Sci.* 11(3):227-242; [accessed 2023 January 24]. [https://panamjas.org/pdf_artigos/PANAMJAS_11\(3\)_227-242.pdf](https://panamjas.org/pdf_artigos/PANAMJAS_11(3)_227-242.pdf)
- González-Murcia S, Erdmann S, Alvarado-Larios R. 2020. Is this rock pool suitable habitat? Fish diversity in intertidal rock pools of El Zonte, El Salvador. *Rev Mex Biodivers.* 91:e913099. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3099>
- Griffiths RA. 2005a. Sampling rare or elusive species. In: Thompson WL (ed.) *Concepts, designs and techniques for estimating population parameters.* Washington (DC, USA): Island Press. 32(4):374. <https://doi.org/10.1017/S0376892906262921>
- Griffiths SP. 2003a. Rockpool ichthyofaunas of temperate Australia: species composition, residency and biogeographic patterns. *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* 58(1):173-186. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(03\)00073-8](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(03)00073-8)
- Griffiths SP, West RJ, Davis AR. 2003b. Effects of intertidal elevation on the rockpool ichthyofaunas of temperate Australia. *Environ Biol Fishes.* 68:197-204. <https://doi.org/10.1023/B:EBFI.0000003870.76842.d0>
- Griffiths SP. 2005b. The use of clove oil as an anaesthetic and method for sampling intertidal rockpool fishes. *J Fish Biol.* 57(6):1453-1464. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02224.x>
- Griffiths SP, Davis AR, West RJ. 2006. Role of habitat complexity in structuring temperate rockpool ichthyofaunas. *Mar Ecol Prog Ser.* 313:227-239. <https://doi.org/10.3354/meps313227>
- Harasti D, Gallen C, Malcolm H, Tegart P, Hughes B. 2014. Where are the little ones: distribution and abundance of the threatened serranid *Epinephelus daemeli* (Günther, 1876) in intertidal habitats in New South Wales, Australia. *J Appl Ichthyol.* 30(5):1007-1015. <https://doi.org/10.1111/jai.12446>
- Harasti D, Malcolm H, Gallen C, Coleman MA, Jordan A, Knott NA. 2015. Appropriate set times to represent patterns of rocky reef fishes using baited video. *J Exp Mar Biol Ecol.* 463:173-180. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2014.12.003>
- Hartig F. 2021. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level/Mixed) Regression Models. Viena (Austria): The Comprehensive R Archive Network; [accessed 2021 Dec 8]. <https://cran.r-project.org/web/packages/DHARMA/vignettes/DHARMA.html>
- Irigoyen AJ, Galván DE, Venerus LA, Parma AM. 2013. Variability in abundance of temperate reef fishes estimated by visual census. *PLoS One.* 8(4):e61072. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061072>
- MacNeil MA, Graham NAJ, Conroy MJ, Fonnesebeck CJ, Polunin NVC, Rushton SP, Chabanet P, McClanahan TR. 2008. Detection heterogeneity in underwater visual-census data. *J Fish Biol.* 73(7):1748-1763. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02067.x>
- Mahon R, Mahon SD. 1994. Structure and resilience of a tidepool fish assemblage at Barbados. *Environ Biol Fish.* 41:171-190. <https://doi.org/10.1007/BF02197843>
- Malard LA, McGuigan K, Riginos C. 2016. Site fidelity, size, and morphology may differ by tidal position for an intertidal fish, *Bathygobius cocosensis* (Perciformes-Gobiidae), in Eastern Australia. *PeerJ.* 4:e2263. <https://doi.org/10.7717/peerj.2263>
- McElreath R. 2016. *Statistical rethinking: a Bayesian course with examples in R and Stan.* London: CRC Press. 469 p.
- [MARN] Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2018. *Almanaque astronómico y marino 2018.* El Salvador (Centro América): Dirección General del Observatorio Ambiental, Ministerio de Medio Ambiente y Recursos Naturales (MARN). 71 p.
- Moring JR. 1970. Use of the anesthetic quinaldine for handling Pacific coast intertidal fishes. *Trans Amer Fish Soc.* 99(4):802-805. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1970\)99<802:UOTAQF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1970)99<802:UOTAQF>2.0.CO;2)
- Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, et al. 2022. *Vegan: Community Ecology Package.* R package version 2.6-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Quinn G, Keough M. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists.* Cambridge: Cambridge University Press. 553 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511806384>
- R Core Team. 2019. *R: A language and environment for statistical computing.* Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing; [accessed 2023 December 8]. <https://www.R-project.org/>
- Stan Development Team. 2020. *Package "rstan", RStan: the R Interface to Stan.* R Package version 2.21.2; [accessed 2023 December 8]. <http://mc-stan.org/>

- Ward-Paige C, Mills Flemming J, Lotze HK. 2010. Overestimating fish counts by non-instantaneous visual censuses: consequences for population and community descriptions. *PLoS One*. 5(7):e11722.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011722>
- White GE, Brown C. 2013. Site fidelity and homing behaviour in intertidal fishes. *Mar Biol*. 160:1365-1372.
<https://doi.org/10.1007/s00227-013-2188-6>
- Wilding TA, Gibson RN, Sayer MDJ. 2001. Procedural Guideline No. 4-4 Sampling fish in rockpools. Scotland (UK): UK Marine Sacs Project. *Marine Monitoring Handbook*. p. 363-368.
- Willis T. 2001. Visual census methods underestimate density and diversity of cryptic reef fishes. *J Fish Biol*. 59(5):1408-1411.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb00202.x>
- Wong MYL, Gordon P, Pajmans KC, Rees MJ. 2019. Finding rockpool fishes: a quantitative comparison of non-invasive and invasive methods for assessing abundance, species richness and assemblage structure. *Environ Biol Fishes*. 102:81-94.
<https://doi.org/10.1007/s10641-019-0846-3>

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1. List of voucher specimens deposited in the Natural History Museum of El Salvador (Museo de Historia Natural de El Salvador, MUHNES).

Tabla S1. Lista de especímenes recolectados depositados en el Museo de Historia Natural de El Salvador (MUHNES).

Catalogue number	Order (Nelson 2016)	Family	Scientific name
40-1022	MUGILIFORMES	Mugilidae	<i>Mugil curema</i>
40-1023	BERYCIFORMES	Holocentridae	<i>Neoniphon suborbitalis</i>
40-1024	PERCIFORMES	Blenniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i>
40-1034	GOBIIFORMES	Pomacentridae	<i>Abudefduf troschelii</i>
40-1035	HOLOCENTRIFORMES	Holocentridae	<i>Neoniphon suborbitalis</i>
40-1036	MUGILIFORMES	Mugilidae	<i>Mugil curema</i>
40-1037	BLINIIFORMES	Labrisomidae	<i>Paraclinus beebei</i>
40-1038	GOBIIFORMES	Gobiesocidae	<i>Tomicodon zebra</i>
40-1039	GOBIIFORMES	Gobiesocidae	<i>Tomicodon zebra</i>
40-1040	GOBIIFORMES	Gobiesocidae	<i>Gobiesox daedaleus</i>
40-1041	GOBIIFORMES	Gobiesocidae	<i>Tomicodon zebra</i>
40-1042	GOBIIFORMES	Gobiesocidae	<i>Tomicodon zebra</i>
40-1043	GOBIIFORMES	Gobiesocidae	<i>Tomicodon zebra</i>
40-1044	PERCIFORMES	Labridae	<i>Halichoeres notospilus</i>
40-1045	PERCIFORMES	Serranidae	<i>Epinephelus labriformis</i>
40-1046	BLINIIFORMES	Labrisomidae	<i>Malacoctenus sudensis</i>
40-1047	PERCIFORMES	Serranidae	<i>Rypticus nigripinnis</i>
40-1048	GOBIIFORMES	Gobiesocidae	<i>Tomicodon zebra</i>
40-1049	BLINIIFORMES	Blenniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i>
40-1050	GOBIIFORMES	Gobiidae	<i>Bathygobius ramosus</i>
40-1051	PERCIFORMES	Serranidae	<i>Epinephelus labriformis</i>
40-1052	BLINIIFORMES	Blenniidae	<i>Ophioblennius steindachneri</i>
40-1053	HOLOCENTRIFORMES	Holocentridae	<i>Neoniphon suborbitalis</i>
40-1054	PERCIFORMES	Labrisomidae	<i>Paraclinus monophthalmus</i>

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S2. Relationship of fish abundance and the predictors sampling method, rock pool water volume, and rugosity and the random factors sampling event and rock pool ID for subsets of species classified as residents, opportunists, and transients. 95% Highest probability compatibility intervals (HPCI), evidence of autocorrelation during the generation of the posterior probability (*Rhat*) where values of $\hat{R} \leq 1.05$ indicate low chances of autocorrelation in the sampling the effective sample size (ESS); ESS is a metric to measure the amount by which autocorrelation in samples increases uncertainty in comparison to an independent sample.

Tabla S2. Relación de la abundancia de los peces y los predictores del método de muestreo, volumen de agua de la poza, rugosidad y los factores aleatorios del evento de muestreo y la identificación de las pozas para subconjuntos de especies clasificados como residentes, oportunistas y transeúntes. Intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI), autocorrelación de las evidencias durante la generación de la probabilidad posterior (*Rhat*) donde los valores de $\hat{R} \leq 1.05$ indican bajas oportunidades de autocorrelación en el muestreo del tamaño efectivo de la muestra (ESS); ESS es una métrica para medir la cantidad por la que la autocorrelación en las muestras incrementa la incertidumbre en comparación con una muestra independiente.

Term*/Behavior subgroups	Estimate	SE	Lower HPCI	Upper HPCI	<i>Rhat</i>	ESS
Abundance resident species						
Intercept (bailing census)	1.68	0.13	1.43	1.92	1.00	10,062
Visual census	-1.45	0.18	-1.81	-1.11	1.00	11,088
Volume	0.08	0.01	0.06	0.11	1.00	10,889
Rugosity	-0.05	0.02	-0.10	-0.01	1.00	10,975
Reciprocal dispersion	0.88	0.23	0.60	1.38	1.00	6,271
Sigma rock pools: sampling event	0.05	0.13	0.00	0.37	1.00	6,674
Sigma rock pool identity	0.05	0.13	0.00	0.38	1.00	6,920
Mean_PPD	5.90	1.19	3.98	8.47	1.00	10,875
Log-posterior	-1,327.00	20.86	-1,366.02	-1,284.18	1.00	7,579
Abundance opportunist species						
Intercept (bailing census)	-0.68	0.14	-0.96	-0.42	1.00	11,377
Visual census	-0.29	0.20	-0.69	0.08	1.00	11,251
Volume	0.03	0.01	0.01	0.05	1.00	11,083
Rugosity	-0.07	0.02	-0.11	-0.02	1.00	11,166
Reciprocal dispersion	2.65	1.11	1.09	5.07	1.00	11,228
Sigma rock pools: sampling event	0.02	0.06	0.00	0.15	1.00	10,816
Sigma rock pool identity	0.02	0.05	0.00	0.14	1.00	11,135
Mean_PPD	0.51	0.07	0.38	0.66	1.00	11,312
Log-posterior	-985.87	16.66	-1,018.97	-953.72	1.00	11,259
Abundance transient species						
Intercept (bailing census)	-8.89	3.43	-16.32	-3.87	1.00	11,268
Visual census	-0.92	0.72	-2.31	0.51	1.00	10,945
Volume	0.27	0.12	0.10	0.54	1.00	11,220
Rugosity	-0.60	0.47	-1.60	0.14	1.00	1,143

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S2 (Cont.)

Term*/Behavior subgroups	Estimate	SE	Lower HPCI	Upper HPCI	<i>Rhat</i>	ESS
Reciprocal dispersion	0.75	0.70	0.07	2.32	1.00	11,156
Sigma rock pools: sampling event	0.09	0.83	0.00	1.59	1.00	10,386
Sigma rock pool identity	0.09	0.85	0.00	1.67	1.00	11,127
Mean_PPD	0.03	0.03	0.00	0.07	1.00	11,088
Log-posterior	-773.31	16.61	-805.96	-741.56	1.00	10,594

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S3. Estimate of fish abundance for subsets of species classified as residents, opportunists, and transient species compared for subsets of rock pool volume (0.1, 0.5, 1.5, 2.5 m³) and sampling method. 95% Highest probability compatibility intervals (HPCI). Whenever the ranges of the HPCI do not overlap, significant differences in abundance are supported.

Tabla S3. Estimadores de la abundancia de los peces para subconjuntos de especies clasificadas como residentes, oportunistas y transeúntes comparados para subconjuntos de volumen en las pozas (0.1, 0.5, 1.5, 2.5 m³) y método de muestreo. Intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI). Siempre que los rangos del HPCI entre las categorías no traslapan, se respaldan diferencias significativas en la abundancia.

Contrast	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI
Resident: volume/sampling:method			
Volume 0.1 m ³			
Bailing	3.68	2.75	4.74
Visual census	0.86	0.59	1.15
Volume 0.5 m ³			
Bailing	5.17	3.97	6.54
Visual census	1.21	0.84	1.62
Volume 1.5 m ³			
Bailing	12.07	8.63	16.08
Visual census	2.82	1.78	3.99
Volume 2.5 m ³			
Bailing	28.07	16.40	42.32
Visual census	6.55	3.45	10.54
Opportunist: volume/sampling:method			
Volume 0.1 m ³			
Bailing	1.35	0.82	2.02
Visual census	0.90	0.55	1.39
Volume 0.5 m ³			
Bailing	1.83	1.17	2.64
Visual census	0.90	0.77	1.79
Volume 1.5 m ³			
Bailing	3.85	2.00	6.84
Visual census	2.57	1.28	4.39
Volume 2.5 m ³			
Bailing	8.12	2.18	19.33
Visual census	5.38	1.67	12.92

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S3 (Cont.)

Contrast	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI
Transients: volume/sampling:method			
Volume 0.1 m ³			
Bailing	0.00	0.00	0.00
Visual census	0.00	0.00	0.00
Volume 0.5 m ³			
Bailing	0.00	0.00	0.01
Visual census	0.00	0.00	0.00
Volume 1.5 m ³			
Bailing	0.00	0.00	0.04
Visual census	0.00	0.00	0.01
Volume 2.5 m ³			
Bailing	0.04	0.00	0.27
Visual census	0.01	0.00	0.10

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S4. Estimate of fish abundance for subsets of species classified as residents, opportunists, and transient species compared for subsets of rock pool substratum rugosity (1%, 10%, 19%) and sampling method. 95% Highest probability compatibility intervals (HPCI). Whenever the ranges of the HPCI do not overlap, significant differences in abundance are supported.

Tabla S4. Estimadores de la abundancia de los peces para subconjuntos de especies clasificadas como residentes, oportunistas y transeúntes comparados para subconjuntos de la rugosidad del sustrato de las pozas (1%, 10%, 19%) y el método de muestreo. Intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI). Siempre que los rangos del HPCI entre las categorías no traslapen, se respaldan diferencias significativas en la abundancia.

Contrast	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI
Resident: rugosity/sampling:method			
Rugosity 1%			
Bailing	7.32	5.15	9.96
Visual census	1.71	1.16	2.41
Rugosity 10%			
Bailing	4.51	3.23	5.89
Visual census	1.06	0.67	1.45
Rugosity 19%			
Bailing	2.77	1.35	4.61
Visual census	0.65	0.27	1.12
Opportunist: rugosity/sampling:method			
Rugosity 1%			
Bailing	2.84	1.64	4.47
Visual census	1.90	1.07	3.01
Rugosity 10%			
Bailing	1.48	0.87	2.23
Visual census	0.99	0.60	1.55
Rugosity 19%			
Bailing	0.77	0.26	1.57
Visual census	0.52	0.17	1.05
Transients: rugosity/sampling:method			
Rugosity 1%			
Bailing	0.00	0.00	0.03
Visual census	0.00	0.00	0.01
Rugosity 10%			
Bailing	0.00	0.00	0.01
Visual census	0.00	0.00	0.00
Rugosity 19%			
Bailing	0.00	0.00	0.01
Visual census	0.00	0.00	0.00

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S5. Relationship of fish species richness and the predictors sampling method, rock pool water volume, and rugosity and the random factors sampling event and rock pool ID for subsets of species classified as residents, opportunists, and transients. 95% Highest probability compatibility intervals (HPCI); evidences autocorrelation during the generation of the posterior probability (*Rhat*) where values of $\hat{R} \leq 1.05$ indicate low chances of autocorrelation in the sampling of the effective sample size (ESS); ESS is a metric to measure the amount by which autocorrelation in samples increases uncertainty in comparison to an independent sample.

Tabla S5. Relación de la riqueza de especies de peces y los predictores del método de muestreo, volumen de agua de la poza, y rugosidad y los factores aleatorios del evento de muestreo y la identificación de las pozas para subconjuntos de especies clasificadas como residentes, oportunistas y transeúntes. Intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI), evidencias de la autocorrelación durante la generación de la probabilidad posterior (*Rhat*) donde los valores de $\hat{R} \leq 1.05$ indican bajas oportunidades de autocorrelación en el muestreo del tamaño efectivo de la muestra (ESS); ESS es una métrica para medir la cantidad por la que la autocorrelación en las muestras incrementa la incertidumbre en comparación con una muestra independiente.

Term*/behavior subgroups	Estimate	SE	Lower HPCI	Upper HPCI	<i>Rhat</i>	ESS
Richness resident species						
Intercept (bailing census)	1.68	0.13	1.43	1.92	1.00	10,062
Visual census	-1.45	0.18	-1.81	-1.11	1.00	11,088
Volume	0.08	0.01	0.06	0.11	1.00	10,889
Rugosity	-0.05	0.02	-0.10	-0.01	1.00	10,975
Reciprocal dispersion	0.88	0.23	0.60	1.38	1.00	6,271
Sigma rock pools: sampling event	0.05	0.13	0.00	0.37	1.00	6,674
Sigma rock pool identity	0.05	0.13	0.00	0.38	1.00	6,920
Mean_PPD	5.90	1.19	3.98	8.47	1.00	10,875
Log-posterior	-1,327.00	20.86	-1,366.02	-1,284.18	1.00	7,579
Richness opportunist species						
Intercept (bailing census)	-0.68	0.14	-0.96	-0.42	1.00	11,377
Visual census	-0.29	0.20	-0.69	0.08	1.00	11,251
Volume	0.03	0.01	0.01	0.05	1.00	11,083
Rugosity	-0.07	0.02	-0.11	-0.02	1.00	11,166
Reciprocal dispersion	2.65	1.11	1.09	5.07	1.00	11,228
Sigma rock pools: sampling event	0.02	0.06	0.00	0.15	1.00	10,816
Sigma rock pool identity	0.02	0.05	0.00	0.14	1.00	11,135
Mean_PPD	0.51	0.07	0.38	0.66	1.00	11,312
Log-posterior	-985.87	16.66	-1,018.97	-953.72	1.00	11,259
Richness transient species						
Intercept (bailing census)	-8.89	3.43	-16.32	-3.87	1.00	11,268
Visual census	-0.92	0.72	-2.31	0.51	1.00	10,945
Volume	0.27	0.12	0.10	0.54	1.00	11,220
Rugosity	-0.60	0.47	-1.60	0.14	1.00	1,143
Reciprocal dispersion	0.75	0.70	0.07	2.32	1.00	11,156

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S5 (Cont.)

Term*/behavior subgroups	Estimate	SE	Lower HPCI	Upper HPCI	<i>Rhat</i>	ESS
Sigma rock pools: sampling event	0.09	0.83	0.00	1.59	1.00	10,386
Sigma rock pool identity	0.09	0.85	0.00	1.67	1.00	11,127
Mean_PPD	0.03	0.03	0.00	0.07	1.00	11,088
Log-posterior	-773.31	16.61	-805.96	-741.56	1.00	10,594

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S6. Estimate of fish species richness for subsets of species classified as residents, opportunists, and transient species compared for subsets of rock pool volume (0.1, 0.5, 1.5, 2.5 m³) and sampling method. 95% Highest probability compatibility intervals (HPCI). Whenever the ranges of the HPCI do not overlap, significant differences in species richness are supported.

Tabla S6. Estimadores de la riqueza de especies de peces para subconjuntos de especies clasificadas como residentes, oportunistas y transeúntes comparados para los subconjuntos del volumen de la poza (0.1, 0.5, 1.5, 2.5 m³) y método de muestreo. Intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI). Siempre que los rangos del HPCI entre las categorías no traslapan, se respaldan diferencias significativas en riqueza de especies.

Contrast	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI
Resident: volume/sampling:method			
Volume 0.1 m ³			
Bailing	1.02	0.83	1.23
Visual census	0.50	0.38	0.63
Volume 0.5 m ³			
Bailing	1.14	0.94	1.34
Visual census	0.56	0.42	0.69
Volume 1.5 m ³			
Bailing	1.47	1.19	1.80
Visual census	0.72	0.54	0.92
Volume 2.5 m ³			
Bailing	1.91	1.37	2.54
Visual census	0.94	0.64	1.29
Opportunist: volume/sampling:method			
Volume 0.1 m ³			
Bailing	0.45	0.32	0.59
Visual census	0.34	0.23	0.45
Volume 0.5 m ³			
Bailing	0.50	0.37	0.65
Visual census	0.38	0.27	0.50
Volume 1.5 m ³			
Bailing	0.66	0.47	0.88
Visual census	0.50	0.34	0.68
Volume 2.5 m ³			
Bailing	0.87	0.51	1.31
Visual census	0.65	0.38	1.01

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S6 (Cont.)

Contrast	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI
Transients: volume/sampling:method			
Volume 0.1 m ³			
Bailing	0.00	0.00	0.00
Visual census	0.00	0.00	0.00
Volume 0.5 m ³			
Bailing	0.00	0.00	0.01
Visual census	0.00	0.00	0.00
Volume 1.5 m ³			
Bailing	0.00	0.00	0.03
Visual census	0.00	0.00	0.01
Volume 2.5 m ³			
Bailing	0.03	0.00	0.18
Visual census	0.01	0.00	0.08

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S7. Estimate of species richness for subsets of species classified as residents, opportunists, and transient species compared for subsets of rock pool substratum rugosity (1%, 10%, 19%) and sampling method. 95% Highest probability compatibility intervals (HPCI). Whenever the ranges of the HPCI do not overlap, significant differences in species richness are supported.

Tabla S7. Estimadores de la riqueza de especies para subconjuntos de especies clasificadas como residentes, oportunistas y transeúntes comparados para los subconjuntos de la rugosidad del sustrato de las pozas (1%, 10%, 19%) y método de muestreo. Intervalos de compatibilidad de la más alta probabilidad de 95% (HPCI). Siempre que los rangos del HPCI entre las categorías no traslapan, se respaldan diferencias significativas en la riqueza de especies.

Substratum rugosity and method	Estimate	Lower HPCI	Upper HPCI
Resident: rugosity/sampling:method			
Rugosity 1%			
Bailing	1.48	1.15	1.87
Visual census	0.72	0.53	0.95
Rugosity 10%			
Bailing	1.00	0.78	1.22
Visual census	0.49	0.36	0.63
Rugosity 19%			
Bailing	0.67	0.38	1.00
Visual census	0.33	0.18	0.50
Opportunist: rugosity/sampling:method			
Rugosity 1%			
Bailing	0.74	0.50	0.55
Visual census	0.56	0.37	0.78
Rugosity 10%			
Bailing	0.41	0.28	0.55
Visual census	0.31	0.21	0.43
Rugosity 19%			
Bailing	0.23	0.10	0.40
Visual census	0.17	0.07	0.30
Transients: rugosity/sampling:method			
Rugosity 1%			
Bailing	0.00	0.00	0.03
Visual census	0.00	0.00	0.01
Rugosity 10%			
Bailing	0.00	0.00	0.01
Visual census	0.00	0.00	0.00
Rugosity 19%			
Bailing	0.00	0.00	0.00
Visual census	0.00	0.00	0.00