

A VIEW OF THE INDICES USED TO ASSESS SPECIES DIVERSITY IN BENTHIC DIATOM ASSOCIATIONS

UNA NOTA SOBRE LOS INDICES USADOS PARA VALORAR LA DIVERSIDAD DE ESPECIES EN ASOCIACIONES DE DIATOMEAS BENTONICAS

David Alfaro Siqueiros-Beltrones

Departamento de Biología Marina
Universidad Autónoma de Baja California Sur
Apartado Postal 23080
La Paz, B.C.S., México

Siqueiros-Beltrones, D.A. (1990). A view of the indices used to assess species diversity in benthic diatom associations. Una nota sobre los índices usados para valorar la diversidad de especies en asociaciones de diatomeas bentónicas. Ciencias Marinas, 16(1): 91-99.

ABSTRACT

Based on the observed behavior of three diversity indices, i.e Shannon-Wiener's H' , Pielou's J' and the complement of Simpson's Index ($1-\alpha$), in several studies of benthic diatom associations, it is concluded that H' reflects better their species diversity, but it is useful to complement the analysis with the other two indices.

RESUMEN

Basado en el comportamiento observado de tres índices de diversidad, i.e. H' de Shannon-Wiener, J' de Pielou y el complemento del Indice de Simpson ($1-\alpha$), en varios estudios de asociaciones de diatomeas bentónicas, se concluye que H' refleja mejor la diversidad de especies, pero es útil complementar el análisis con los otros dos índices.

INTRODUCTION

One of the major problems in ecology deals with the concept of species diversity which is commonly measured by using a variety of indices. Peet (1974) indicated that many authors have suggested diversity indices appropriate for their own studies but none could be considered *a priori* correct for general application.

Margalef (1982) stated that the Shannon-Wiener Index has the advantage of adapting to the usual numerical distributions of the associated species due to its logarithmic

INTRODUCCION

Uno de los principales problemas de la ecología es el referente al concepto de diversidad de especies que comúnmente se mide usando una variedad de índices. Peet (1974) indicó que varios autores han propuesto índices de diversidad apropiados para sus propios trabajos pero ninguno que se podría considerar *a priori* correcto para una aplicación general.

Margalef (1982) afirmó que el Indice de Shannon-Wiener tiene la ventaja de que se adapta a las distribuciones numéricas habi-

form. On the other hand, Washington (1984) in a review of 18 diversity indices, analyzed their applicability and ecological relevance, concluding that many are inadequate, including H' and J' . Unfortunately, there has also been an indiscriminate use of the diversity indices, and as Washington (1984) points out H' has been considered a "magic bullet" by many ecologists. As a result of such misuse, H' and other indices tend to be considered unsuitable for assessing species diversity. This does not include Simpson's Index which he attributes with more biological significance. Although the excellent reviews by Peet (1974) and Washington (1984) were profound and exhaustive, respectively, both approaches are somewhat general and theoretical. The former is focused on the applicability of diversity indices at the community level, and the latter does not consider the type when comparing the applicability of the diversity indices. Another mainly theoretical view was that of Hill (1973) who asserted that Shannon's information theory was essentially intermediate to the total number of species and Simpson's Index (1- λ).

It is a fact that few studies try to be complete at the community level; most ecological studies are done with one or few conspicuous taxonomic groups. This applies to ecological studies of benthic diatom associations which generally exclude other groups, even in cyanobacterial communities (mats) of hypersaline environments (Ehrlich and Dor, 1985; Siqueiros-Beltrones, 1988; Siqueiros-Beltrones, 1990); hence, they are called assemblages, associations or taxocoenoses, which are here considered as synonyms. Many of these studies are focused on the structure of the diatom associations, i.e. species richness and diversity, and dominance.

The purpose of this essay is to make an empirical assessment of the indices used to measure species diversity, specifically those most commonly used in studies of diatom assemblages, such as Shannon-Wiener's H' (Brower and Zar, 1979), Simpson's (1949) diversity index (1- λ), and Pielou's (1969) equitability index (J').

tuales de las especies asociadas debido a su forma logarítmica. Por otro lado, Washington (1984), en una reseña de 18 índices de diversidad, analizó su aplicabilidad y relevancia ecológica, concluyendo que muchos son inadecuados, incluyendo H' y J' . Desgraciadamente, también ha habido un uso indiscriminado de los índices de diversidad y, como lo indica Washington (1984), H' se ha considerado una "bala mágica" por muchos ecólogos. Como resultado de este mal uso, se tiende a considerar H' y otros índices inadecuados para estimar la diversidad de especies. Esto no incluye el Índice de Simpson al cual se le atribuye más importancia biológica. Aunque el excelente trabajo de Peet (1974) fue profundo y el de Washington (1984) exhaustivo, ambos enfoques son generales y teóricos. El primero se centra en la aplicabilidad de índices de diversidad a nivel de comunidad y el segundo no considera el tipo al comparar la aplicabilidad de los índices de diversidad. Otro punto de vista teórico es el de Hill (1973), quien afirmó que la teoría de información de Shannon era esencialmente intermedio entre el número total de especies y el Índice de Simpson (1- λ).

Es un hecho que pocos estudios intentan ser completos a nivel de comunidad; la mayoría de los estudios ecológicos se llevan a cabo con uno o unos pocos grupos taxonómicos conspicuos. Esto se aplica a estudios ecológicos de asociaciones de diatomeas bentónicas que por lo general excluyen otros grupos, aún en comunidades de cianobacterias (tapetes) de ambientes hipersalinos (Ehrlich y Dor, 1985; Siqueiros-Beltrones, 1988; Siqueiros-Beltrones, 1990). Por lo tanto, se llaman conjuntos, asociaciones o taxocenosis, que aquí se consideran sinónimos. Muchos de estos estudios están enfocados en la estructura de las asociaciones de diatomeas, i.e. riqueza de especies y diversidad, y dominancia.

El propósito de este ensayo es el de hacer una evaluación empírica de los índices usados para medir la diversidad de especies, específicamente los usados más comúnmente en estudios de conjuntos de diatomeas, tal como H' de Shannon-Wiener (Brower y Zar, 1979), el índice de diversidad (1- λ) de Simpson (1949) y el índice de equitabilidad (J') de Pielou (1969).

COMPARISON OF INDEX VALUES

In a recent study of the association structure of benthic diatoms conducted in a hypersaline pond known as La Poza in Baja California Sur, Mexico (Siqueiros-Beltrones, 1990), the analysis of the estimated values of three diversity indices, i.e. H' , J' and $(1-\alpha)$, showed that the former two could be misleading when comparing values from different environments.

J' represents the evenness of the distributions of the individuals among the species in a sample, a component of diversity, but it is also considered as a "relative diversity" (Brower and Zar, 1979). On the other hand, Peet (1974) showed that the inclusion of rare species in a sample resulted in a net gain in diversity when using H' but in a loss when using Simpson's Index, which is also known to respond more to changes in the important species; although both consider species richness as well as evenness.

Table I shows the estimated values for H' (using \log_2) from several studies of benthic diatom associations. Some of these studies also reported values of diversity based on Simpson's Index; but their corresponding values of J' had to be estimated and are included. In studies where samples had a low number of species the estimated values for J' and $(1-\alpha)$ were high, while the H' values were comparatively low. This mainly reflects the uniformity of the distribution of individuals among the few taxa. In studies where samples had a high species richness, relatively high values of H' were registered but corresponding J' values lower even than in samples with few taxa. Meanwhile, the estimated values for $(1-\alpha)$ varied little when comparing assemblages and samples with different number of species. For example, Siqueiros-Beltrones *et al.* (1985) obtained an equal value of $(1-\alpha)=0.858$ for a sample with $S=33$ and another with $S=63$, while the estimated H' were 3.42 ($J'=0.678$) and 3.65 ($J'=0.611$), respectively; also, Amspoker (1977b) registered values (not shown in Table I) such as $(1-\alpha)=0.882$ and $H'=4.29$ for $S=64$, and $(1-\alpha)=0.895$ and $H'=3.72$ for $S=28$. Moreover, the $(1-\alpha)$ values for assemblages with few species such as in La Poza and Laguna Figueroa are very similar to those from highly productive environments. While in

COMPARACION DE LOS VALORES DE LOS INDICES

En un estudio reciente de la estructura de las asociaciones de diatomeas bentónicas que se llevó a cabo en una laguna hipersalina llamada La Poza en Baja California Sur, Mexico (Siqueiros-Beltrones, 1990), el análisis de los valores estimados de tres índices de diversidad, i.e. H' , J' y $(1-\alpha)$, mostró que los primeros dos podrían ser engañosos al comparar valores de diferentes ambientes.

J' representa la uniformidad de las distribuciones de los individuos entre las especies en una muestra, una componente de diversidad, pero también se le considera una "diversidad relativa" (Brower y Zar, 1979). Por otro lado, Peet (1974) mostró que la inclusión de especies raras en una muestra da por resultado una ganancia neta en la diversidad al usar H' pero una pérdida al usar el Indice de Simpson que también se sabe que responde más a cambios en las especies importantes, aunque ambos consideran tanto la riqueza de especies como la uniformidad.

La Tabla I muestra los valores estimados para H' (usando \log_2) en varios estudios de asociaciones de diatomeas bentónicas. Algunos de estos estudios también reportaron valores de diversidad basados en el Indice de Simpson, pero se tuvieron que estimar los valores correspondientes de J' y están incluidos. En estudios donde las muestras tenían un valor bajo de especies, los valores estimados para J' y $(1-\alpha)$ fueron altos mientras que los valores de H' fueron relativamente bajos. Esto principalmente refleja la uniformidad de la distribución de individuos entre los pocos taxa. En estudios donde las muestras tenían una alta riqueza de especies, se registraron valores relativamente altos de H' pero los valores correspondientes de J' fueron aún más bajos que en las muestras con pocos taxa. Entretanto, los valores estimados para $(1-\alpha)$ variaron poco al comparar conjuntos con un diferente número de especies; por ejemplo, Siqueiros-Beltrones *et al.* (1985) obtuvieron el mismo valor de $(1-\alpha)=0.858$ para una muestra con $S=33$ y otra con $S=63$, mientras que los valores estimados para H' fueron 3.42 ($J'=0.678$) y 3.65 ($J'=0.611$), respectivamente. Asimismo, Amspoker (1977b) registró valores (no indicados en la Tabla I) como $(1-\alpha)=0.882$

Table I. Values for H' , J' and $1-\lambda$ in several studies of benthic diatom associations. All are average values except (C). S_{sam} = number of species per sample; S_{tot} = total number of species registered; N.E. = not estimated.

Tabla I. Valores de H' , J' y $1-\lambda$ en varios estudios de asociaciones de diatomeas bentónicas. Todos son valores promedio excepto (C). S_{sam} = número de especies por muestra; S_{tot} = número total de especies registradas; N.E. = no estimado.

	Source	H'	J'	$1-\lambda$	S_{sam}	S_{tot}
(A)	Siqueiros-Beltrones (1990) La Poza, Todos Santos B.C.S., Mexico	2.667 2.429 2.722 2.898 2.985 2.867	0.639 0.677 0.680 0.670 0.703 0.663	0.753 0.718 0.819 0.865 0.848 0.836	24 17 24 28 21 27	45
(B)	Siqueiros-Beltrones (1988) Laguna Figueroa, B.C., Mexico	3.000	0.705	N.E.	19	67
(C)	Siqueiros-Beltrones <i>et al.</i> (1985) San Quintín, B.C. Mexico	3.780 3.660 3.420 3.650 4.150 3.630	0.633 0.649 0.678 0.611 0.708 0.657	0.863 0.877 0.858 0.858 0.910 0.883	63 50 33 63 58 41	115
(D)	Whiting (1983) Epiphytic and sediment associated diatoms from Netarts Bay, Oregon USA	2.890 4.490 3.770 4.410	0.633 0.777 0.688 0.778	N.E. N.E. N.E.	23.7 54.8 40.7 52.7	123 epi 282 sed
(E)	Sullivan (1979) Epiphytic diatoms from Mississippi Sound, USA	3.641	0.742	N.E.	30	37
(F)	Amspoker (1977a) Epipsammic diatoms from La Jolla, California, USA	3.280	0.565	0.940	56	93
(G)	Amspoker (1977b) Sediment associated diatoms from Yaquina Estuary, Oregon, USA	4.610 4.080 3.990 3.620	0.768 0.719 0.710 0.650	0.915 0.887 0.869 0.791	64 51 49 47	390
(H)	Main and McIntire (1974) Epiphytic diatoms from Yaquina Estuary, Oregon, USA	3.370	0.654	N.E.	35.5	221
(I)	McIntire and Overton (1971) Attached diatoms from Yaquina Estuary, Oregon, USA	3.110 3.340	0.598 0.623	0.734 0.768	36.5 40.9	256

La Poza H' values a little lower than 3.00 had corresponding (1- α) values above 0.800, Amspoker (1977b) and Siqueiros-Beltrones *et al.* (1985) estimated similar (1- α) values for samples with H' above 3.5; also, McIntire and Overton (1971) obtained (1- α) values around 0.750 for H' values higher than 3.1.

Amspoker (1977a) reported values of (1- α)=0.940 with an H'=3.28 ($J'=0.565$) for S=54 (all average values); compared to most other values this would suggest that Simpson's Index can vary in a way difficult to precise. Rather, what can be asserted is that the H' data were not computed using \log_2 but natural logarithms; this way the H' values would fit better and J' would not be so low. Nevertheless, most of the calculations indicate that Simpson's Index responds strongly to uniformity and very little to S. In this case, although H' reflects the low evenness it does account for the large number of species, reaching values around 4.0 when J' is higher than 0.700 in samples with a high S and being generally below 3.00 in samples with few species, even when J' shows a high uniformity (high relative diversity).

DISCUSSION

Ecosystems with many species can be more stable, while species-poor communities may be unstable due to strong interactions between species (McNaughton, 1978). Margalef (1982) agrees in that systems with many species can be more stable or persistent, but underlies that this is an empirical correspondence with irregularities and exceptions; hypersaline environments with extreme life conditions are such exceptions. Pielou (1975) stated that a stable environment leads to a stable community, which in turn permits a high diversity. According to Margulis *et al.* (1986) microbial mats from hypersaline environments are climax communities cyclically stable but, because the environment is also harsh, the species richness is low and so species diversity is low.

Diatom assemblages with many taxa tend to have a larger proportion of forms with special requirements than those with fewer taxa (McIntire and Overton, 1971). As a rule, hypersaline environments have a much lower species richness (number of species) than the

y H'=4.29 para S=64 y (1- α)=0.895 y H'=3.72 para S=28. Además, los valores de (1- α) para conjuntos con pocas especies como en La Poza y la Laguna Figueroa son muy similares a los de ambientes altamente productivos. Mientras que en La Poza los valores un poco menores que 3.00 tenían valores correspondientes de (1- α) mayores que 0.800, Amspoker (1977b) y Siqueiros-Beltrones *et al.* (1985) estimaron valores similares de (1- α) para muestras con H' mayores que 3.5; también, McIntire y Overton (1971) obtuvieron valores de (1- α) alrededor de 0.750 para valores de H' mayores que 3.1.

Amspoker (1977a) reportó valores de (1- α)=0.940 con un H'=3.28 ($J'=0.565$) para S=54 (todos valores promedio); comparado con la mayoría de los otros valores, esto sugeriría que el Indice de Simpson puede variar en un modo que es difícil de precisar, más bien, lo que se puede afirmar es que los datos de H' no fueron calculados usando \log_2 sino logaritmos naturales; de este modo los valores de H' ajustarían mejor y J' no sería tan bajo. Sin embargo, la mayoría de los cálculos indican que el Indice de Simpson responde bien a la uniformidad y muy poco a S. En este caso, aunque H' refleja mejor la baja uniformidad, explica el alto número de especies, alcanzando valores alrededor de 4.0 cuando J' es mayor que 0.700 en muestras con una S alta y por lo general estando por abajo de 3.00 en muestras con pocas especies, aún cuando J' muestra una alta uniformidad (diversidad relativa alta).

DISCUSION

Los ecosistemas con muchas especies pueden ser más estables, mientras que comunidades pobres en especies pueden ser inestables debido a la fuerte interacción entre especies (McNaughton, 1978). Margalef (1982) concuerda en que sistemas con muchas especies pueden ser más estables o persistentes, pero indica que esto es una correspondencia empírica con irregularidades y excepciones; los ambientes hipersalinos con condiciones de vida extremas son tales excepciones. Pielou (1975) afirmó que un ambiente estable conlleva a una comunidad estable, que a su vez permite una alta diversidad. De acuerdo a Margulis *et al.* (1986), los tapetes microbianos de ambientes hipersalinos son comunidades climax cíclicamente estables pero, como el ambiente tam-

marine diatom assemblages from the seashore (Ehrlich and Dor, 1985) and of highly productive environments, e.g. estuaries and coastal lagoons. Nevertheless, in hypersaline environments it has been observed that the relative abundances of the diatom species are distributed much like in associations with taxa, i.e. few abundant species and more rare or uncommon ones (Ehrlich and Dor, 1985; Brown *et al.*, 1985; Siqueiros-Beltrones, 1988; Siqueiros-Beltrones, 1990).

According to the observed behavior of J' and $(1-\alpha)$ in the various studies reviewed, species diversity in benthic diatom associations with few species may be equal or very approximate to diversity values in associations with many species; meanwhile H' indicates otherwise, even for different samples from the same location. It is also evident that H' is affected by the inclusion of rare or uncommon taxa, contrary to what other authors have suggested (Washington, 1984). The diversity indices of Pielou and Simpson give a better idea about the uniformity within the associations, and because this was similar for the compared studies, the values of J' and $(1-\alpha)$ wrongly suggested a high diversity in the species-poor assemblages. So, based on the studies compared it can be concluded that Shannon-Wiener's Index describes the structure of benthic diatom assemblages better; mainly because it reflects diversity better, based on the number of species and, in accordance with Peet (1974), considering rare and uncommon taxa. It thus permits a better comparison of diatom associations from very different or similar environments, with very different or similar number of species.

McIntire (personal communication) recommends the use of H' (and a redundancy index) when trying to emphasize the occurrence of rare or uncommon species, which implies deleting other indices; this does not mean that Simpson's Index is a bad measure but that it is not suitable for this particular purpose. Furthermore, Hill (1973) indicated that evenness should be regarded as secondary and that J' was not a measure of evenness. Nevertheless, as it is indicated above when comparing assemblages from similar systems, $(1-\alpha)$ and J' help to understand more precisely the different values of H' , based also on the compared number of species in each sample.

bien es severo, la riqueza de especies es baja así que la diversidad de especies es baja.

Los conjuntos de diatomeas con muchas taxa tienden a tener una mayor proporción de formas con requerimientos especiales que los que tienen menos taxa (McIntire y Overton, 1971). Generalmente, ambientes hipersalinos tienen una riqueza de especies (número de especies) mucho menor que los conjuntos de diatomeas marinas de la costa (Ehrlich y Dor, 1985) y de ambientes altamente productivos, e.g. estuarios y lagunas costeras. Sin embargo, en ambientes hipersalinos, se ha observado que las abundancias relativas de las especies de diatomeas son distribuidas en forma similar que en asociaciones con muchas taxa, i.e. pocas especies abundantes y más especies raras o poco comunes (Ehrlich y Dor, 1985; Brown *et al.*, 1985; Siqueiros-Beltrones, 1988; Siqueiros-Beltrones, 1990).

Según el comportamiento observado de J' y $(1-\alpha)$ en los varios estudios analizados, la diversidad de especies en las asociaciones de diatomeas bentónicas con pocas especies puede ser igual o muy aproximada a los valores de diversidad en asociaciones con muchas especies; entretanto, H' indica lo contrario, aún para muestras diferentes de la misma localidad. También es evidente que H' es afectada por la inclusión de especies raras o taxa poco comunes, al contrario de lo sugerido por otros autores (Washington, 1984). Los índices de diversidad de Pielou y Simpson dan una mejor idea de la uniformidad dentro de las asociaciones, y como fue similar para los estudios comparados, los valores de J' y $(1-\alpha)$ erróneamente sugirieron una alta diversidad en los conjuntos pobres en especies. Así, basado en los estudios comparados, se puede concluir que el Índice de Shannon-Wiener describe mejor la estructura de los conjuntos de diatomeas bentónicas, principalmente debido a que refleja mejor la diversidad, basado en el número de especies y, según Peet (1974), considerando taxa raros y poco comunes. De esta manera, permite una mejor comparación de asociaciones de diatomeas de ambientes muy diferentes o similares, con un número de especies muy diferente o similar.

McIntire (comunicación personal) recomienda el uso de H' (y un índice de redundancia) al tratar de enfatizar la ocurren-

From the above, the necessity of applying more than one index to assess species diversity becomes evident, since we can obtain a better concept from the benthic diatom associations being studied. Earlier, Siqueiros-Beltrones *et al.* (1985) concluded that the utilization of several indices offered interesting alternatives for the interpretation of the data. And, at the same time, it permits a more complete comparison with other assemblages, as well as improved precision in the monitoring of such associations or communities.

The statement made by Washington (1984) that many of the diversity indices used are unsatisfactory because they lack any exploration of their biological relevance could constitute a difficulty in the study of benthic diatoms association structure, inasmuch as most of such studies resort to the use of several diversity indices namely H' . Furthermore, Hulbert (1971) had stated earlier that just because H' shows correlation with other properties of the environment it is not evidence that the index is useful. Hill (1973) on the other hand proposed that using the reciprocal of mean proportional abundances characterized diversity better, which include $(1-\alpha)$. Peet (1974) pointed out that Hill's ratios provided a potentially useful method for examining diversity, but until now his approach has not been given the importance it deserves.

Actually none of the diversity indices have the biological meaning they have been attributed with. The correlation that exists between H' and other diversity indices with the variations in community or association structure most certainly requires a fundamental interpretation. For this reason it is imperative to know the particular index characteristics as well as its responses to changes within the community (Peet, 1974); moreover, an idea about the environmental conditions in a particular system should be added.

Goodman (1975, in Washington, 1984) stressed that the use of H' to estimate species diversity is more justifiable when it is used as a comparative index within taxonomically restricted groups. Herrera and Alcolado (1983)

cia de especies raras o poco comunes, lo cual implica excluir otros índices; esto no significa que el Índice de Simpson es una mala medida sino que no es adecuado para este propósito en particular. Además, Hill (1973) indicó que la uniformidad se debería de considerar como secundaria y que J' no era una medida de uniformidad. Sin embargo, como se indicó anteriormente, cuando se comparan conjuntos de sistemas similares, $(1-\alpha)$ y J' ayudan a comprender de forma más precisa los diferentes valores de H' , basado también en el número comparado de especies en cada muestra.

De lo anterior, se hace evidente la necesidad de aplicar más de un índice para evaluar la diversidad de especies, ya que se puede obtener un mejor concepto de las asociaciones de diatomeas bentónicas que se estudian. Anteriormente, Siqueiros-Beltrones *et al.* (1985) concluyeron que el uso de varios índices ofrecía alternativas interesantes para la interpretación de los datos. Al mismo tiempo, permite una comparación más completa con otros conjuntos así como mayor precisión en el monitoreo de tales asociaciones o comunidades.

La afirmación hecha por Washington (1984) de que muchos de los índices de diversidad usados no son satisfactorios porque carecen de una exploración de su relevancia biológica, podría constituir una dificultad en el estudio de la estructura de las asociaciones de diatomeas bentónicas ya que la mayoría de tales estudios recurren al uso de varios índices de diversidad, a saber H' . Además, Hulbert (1971) había afirmado anteriormente que sólo por el hecho de que H' muestra correlación con otras propiedades del ambiente no es evidencia de que el índice sea de utilidad. Hill (1973) por otro lado, propuso que el uso del recíproco de abundancias proporcionales medias caracteriza mejor la diversidad, que incluye $(1-\alpha)$. Peet (1974) indicó que las razones de Hill proporcionaban un método potencialmente útil para examinar la diversidad, pero hasta ahora su planteamiento no ha recibido la importancia que merece.

En realidad ninguno de los índices de diversidad tiene el significado biológico que se les ha atribuido. La correlación que existe entre H' y otros índices de diversidad con las

found H' to be useful in measuring species diversity variations in taxocoenoses of *gorgonaceus* corals caused by water pollution. Diatoms conform a discrete taxonomic group or taxocoenoses, hence, in studies that deal with benthic diatom associations the correlation of H' and the association structure variations is useful, because it permits to compare similar diatom assemblages from different locations. It could also be used to monitor associations that are subject to environmental impact, relying also on other indices and taxonomic analysis.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author gratefully acknowledges Jon Elorduy G. (UABCs) for reviewing the manuscript and contributing with an interesting critique on the present work. Also David McIntire (OSU) for his helpful opinions on the subject and suggestions on an earlier manuscript. I also thank Ana María Escofet (CICESE) for reviewing the manuscript. Sergio Ruiz Córdova and Juan Carlos Pérez Urbiola for processing the final version and correcting several misspelled words in the computer. Daniel Loya has always aided in the computer analyses dealing with diversity indices.

LITERATURE CITED

- Amspoker, M.C. (1977a). The distribution of intertidal epipsammic diatoms on Scripps Beach, La Jolla, Cal., USA. *Botanica Marina*, 20: 227-232.
- Amspoker, M.C. (1977b). Distribution of intertidal diatoms associated with sediments in Yaquina Estuary, Oregon. Ph.D. Thesis, OSU, Corvallis, Oregon, USA, 172 pp.
- Brower, J.E. and Zar, J.H. (1979). Field and laboratory methods for general ecology. Wn. C. Brown Co. Publ., Dubuque, Iowa, 194 pp.
- Brown, S., Margulis, L., Ibarra, S. and Siqueiros, D. (1985). Desiccation resistance and contamination as mechanisms of GAIA. *Bio-systems*, 17: 337-360.

variaciones en la estructura de la comunidad o asociación ciertamente sí requiere una interpretación fundamentada. Por esta razón es imperativo conocer las características particulares del índice así como su respuesta a cambios dentro de la comunidad (Peet, 1974); además, se debería de añadir una idea acerca de las condiciones ambientales en un sistema particular.

Goodman (1975, en Washington, 1984) recalcó que el uso de H' para estimar la diversidad de especies se justifica más cuando se usa como un índice comparativo dentro de grupos taxonómicamente restringidos. Herrera y Alcolado (1983) encontraron que H' era útil en la medición de variaciones en la diversidad de especies en taxocenosis de corales gorgonáceos a causa de la contaminación del agua. Las diatomeas constituyen un grupo taxonómico discreto o taxocenosis, por lo tanto, en estudios que tratan con asociaciones de diatomeas bentónicas, es útil la correlación de H' con las variaciones de la estructura de las asociaciones, ya que permite comparar conjuntos de diatomeas similares de diferentes lugares. También se podría usar en el monitoreo de asociaciones sujetas a impacto ambiental, contando también con otros índices y el análisis taxonómico.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Jon Elorduy G. (UABCs) por la revisión del manuscrito y por contribuir con una crítica interesante al presente trabajo. También a C. David McIntire (OSU) por sus opiniones útiles sobre el tema y sugerencias a un manuscrito anterior. También agradezco a Ana María Escofet (CICESE) la revisión del manuscrito. Sergio Ruiz Córdova y Juan Carlos Pérez Urbiola por el procesamiento de la versión final y la corrección de varias palabras mal escritas. Daniel Loya siempre ha ayudado en el análisis computacional de los índices de diversidad.

Traducido al español por Christine Harris.

- Ehrlich, A. and Dor, I. (1985). Photosynthetic microorganisms of the Gavish Sadkha. In: G.M. Friedman and W.E. Krumbein (eds.), Ecological Studies, 53, Hypersaline Ecosystems, Springer Verlag, pp. 162-182.
- Herrera, M.A. y Alcolado, P.M. (1983). Efectos de la contaminación sobre las comunidades de gorgonáceas al Oeste de la Bahía de la Habana. Ciencias Biológicas, (10): 69-85.
- Hill, M.O. (1973). Diversity and evenness; a unifying notation and its consequences. Ecology, 54(2): 427-432.
- Hulbert, S.H. (1971). The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology, 52: 577-586.
- Main, S. and McIntire, C.D. (1974). The distribution of epiphytic diatoms in Yaquina Estuary, Oregon, USA. Botanica Marina, 17: 88-99.
- Margalef, R. (1982). Ecología. Omega, Barcelona, España, 915 pp.
- Margulis, L., Chase, D. and Guerrero, R. (1986). Microbial communities. Bio-Science, 36(3): 160-170.
- McIntire, C.D. and Overton, W.S. (1971). Distributional patterns in assemblages of attached diatoms from Yaquina Estuary, Oregon. Ecology, 52: 758-777.
- McNaughton, S.J. (1978). Stability and diversity of ecological communities. Nature, 274(5668): 251-252.
- Peet, P.K. (1974). The measurement of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 15: 285-307.
- Pielou, E.C. (1969). An Introduction to Mathematical Ecology. Wiley Inter-Science, New York, 286 pp.
- Pielou, E.C. (1975). Ecological Diversity. Wiley, New York, 165 pp.
- Simpson, E.H. (1949). Measurement of diversity. Nature, 163(4148): 688.
- Siqueiros-Beltrones, D.A. (1988). Diatomeas bentónicas de la Laguna Figueroa, Baja California Sur. Ciencias Marinas, 14(2): 85-112.
- Siqueiros-Beltrones, D.A. (1990). Association structure of benthic diatoms in a hypersaline environment. Ciencias Marinas, 16(1): 101-127.
- Siqueiros-Beltrones, D.A., Ibarra-Obando, S.E. y Loya-Salinas, D.H. (1985). Una aproximación a la estructura florística de las diatomeas epífitas *Z. marina* y sus variaciones temporales en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. Ciencias Marinas, 11(3): 69-88.
- Sullivan, M.J. (1979). Epiphytic diatoms of three seagrasses species in Mississippi Sound. Bulletin of Marine Science, 29(4): 459-464.
- Washington, H.G. (1984). Diversity, biotic and similarity indices. Water Research, 18(6): 653-694.
- Whiting, M.C. (1983). Distributional patterns and taxonomic structure of diatom assemblages in Netarts Bay, Oregon, USA. Ph.D. Thesis, OSU, Corvallis, Oregon, USA, 138 pp.