

Influência da seca severa em indicadores de águas superficiais

Influence of severe drought on surface water indicators

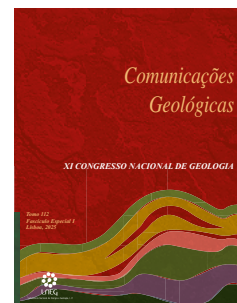
M. D. Sequeira^{1,2*}, A. O. Tavares^{1,2}, A. Castilho^{1,3}, P. A. Dinis^{1,4}

DOI: <https://doi.org/10.34637/ba3s-sv17>

Recebido em 30/09/2023 / Aceite em 07/05/2024

Publicado online em abril de 2025

© 2025 LNEG – Laboratório Nacional de Energia e Geologia IP



Artigo original
Original article

Resumo: Durante a seca que afetou Portugal no ano hidrológico de 2021/2022, foram realizadas cinco campanhas de monitorização das águas superficiais na bacia hidrográfica do Rio Mondego. A amostragem ocorreu de março a novembro de 2022 e os indicadores de qualidade da água medidos foram comparados com um fundo geoquímico criado a partir de dados abertos. Durante o período de seca, as águas superficiais parecem tendencialmente mais alcalinas potencialmente devido à menor diluição ou a uma influência bicarbonatada proveniente de águas subterrâneas. No mesmo período as concentrações de NO₂ tenderam a aumentar, quase sempre acima de teores normais. No início do ano hidrológico seguinte, com eventos de chuva intensa, e um aumento do escoamento, erosão e transporte de partículas do solo, notou-se um aumento da turbidez, com valores acima do normal, associado a concentrações excessivas de Al, Fe e Mn, enquanto se verificou o regresso aos valores normais de pH e NO₂.

Palavras-chave: Seca, qualidade de água superficial, parâmetros físico-químicos, fundo geoquímico.

Abstract: During the drought that affected Portugal in the hydrological year 2021/2022, five monitoring campaigns of surface waters were conducted in the Mondego River basin. These monitoring campaigns took place from March to November 2022 and involved measurements of electric conductivity, pH, and turbidity. Additionally, samples were collected for the chemical analysis of major and minor ions, as well as metals and metalloids. The results from these campaigns were then compared with a geochemical background created from open data for nearby quality stations. The reduced water availability, and consequently, the dilution capacity, coupled with an increased influence of groundwater on surface water, appears to have led to shifts towards more alkaline waters and an increase in NO₂ concentrations. Reduced precipitation also restricts the mobilization of soil elements into water bodies, resulting in lower concentrations of certain metals (Al, As, Fe, and Mn) in surface water. In the post-drought period, at the beginning of the rainy season, increased runoff, erosion, and sediment transport seem to have caused an increase in surface water turbidity and concentrations of Al, Fe, and Mn above normal levels. However, during this same period, as water availability increases and the course's dilution capacity improves, water flow enhances surface water aeration, and NO₂ concentrations return to normal levels.

Keywords: Drought, surface water quality, physical chemical parameters, geochemical background.

⁴ MARE - Marine and Environmental Sciences Centre, Department of Earth Sciences, University of Coimbra, Rua Silvío Lima – Pólo II 3030-790, Portugal

* Corresponding author / Autor correspondente: mario.sequeira@uc.pt

1. Introdução

Os processos de seca têm vindo a manifestar-se de forma mais intensa, prolongada e recorrente (IPCC, 2021), exercendo influência sobre as águas superficiais (Pedro-Monzonis *et al.*, 2015). A qualidade das águas é assim afetada de diversas formas, entre as quais se destacam, a diminuição da disponibilidade hídrica e a alteração dos fluxos (Van Loon, 2015), o aumento da presença de poluentes, agravando os riscos ecológicos associados à escassez de água (Vicente-Serrano *et al.*, 2020) e a perturbação dos padrões de distribuição de constituintes que influenciam a qualidade da água, levando à acumulação durante períodos secos e à libertação posterior em condições húmidas (Mosley, 2015). Consequentemente, a compreensão da interação entre a seca e a qualidade da água assume uma relevância crucial, visando atenuar os impactos potenciais e assegurar uma gestão eficaz dos recursos hídricos.

Apesar de existirem alguns estudos focados na relação entre secas e as características físico-químicas das águas superficiais (Caruso, 2002; Mosley *et al.*, 2012), estes apresentaram frequentemente resultados divergentes sobre o impacto das secas (Mosley, 2015), com alguns atribuindo maior influência a fatores alternativos na qualidade da água (Van Vliet Zwolsman, 2008).

O presente trabalho visa contribuir para a diminuição destas lacunas, concentrando-se nos efeitos da seca de 2021/2022 em Portugal e suas implicações na qualidade da água superficial. Ao comparar os dados de 5 campanhas de monitorização realizadas em 6 cursos de água na bacia hidrográfica do Mondego com um fundo geoquímico (FG) construído com base em dados abertos previamente registados, há o potencial de identificar os principais indicadores de qualidade da água superficial impactados pela seca.

2. Metodologia

O estudo foi desenhado após um período de significativo défice de precipitação em Portugal continental durante os primeiros meses do ano hidrológico de 2021/2022, que atingiu um ponto crítico em fevereiro, quando a maior parte do país se apresentava em seca hidrológica moderada a grave, e mais de metade das barragens do

¹ Department of Earth Sciences, University of Coimbra, Rua Silvío Lima – Pólo II 3030-790, Portugal

² CES - Centre for Social Studies, University of Coimbra, Colégio de S. Jerónimo, Largo D. Dinis, Apartado 3087, 3000-995, Coimbra, Portugal

³ CGEO - Geosciences Centre, Department of Earth Sciences, University of Coimbra, Rua Silvío Lima – Pólo II 3030-790, Portugal

país apresentava capacidade total de armazenamento inferior a 50% (União Europeia, 2022).

As áreas de drenagem selecionadas para o estudo pertencem à bacia hidrográfica do Mondego, localizada no centro de Portugal (Figura 1). Foram conduzidas cinco campanhas de monitorização ao longo do período que abrangeu o ano hidrológico de 2021/2022 até ao início do ano hidrológico seguinte (Figura 2). As três primeiras campanhas ocorreram com um intervalo de duas semanas, durante a metade do ano hidrológico de 2021/2022, enquanto a quarta campanha foi realizada durante o período mais seco. A quinta campanha ocorreu no início do segundo ano hidrológico. Em cada campanha os parâmetros físico-químicos como a condutividade elétrica (CE), o pH e a turbidez (Turb) foram medidos *in situ*. Adicionalmente, foram realizadas colheitas de amostras de água superficial para a análise de concentração de elementos maiores e menores (Br, Ca, Cl, K, Mg, Na, NO₂, NO₃, P₂O₅, e SO₄) e de metais e metalóides (Al, As, Br, Cd, Fe, Mn, Ni e Pb).

Devido à natureza generalizada do processo de seca hidrológica não é possível a seleção de cursos de água de controle para avaliação das alterações da qualidade da água. Assim, os resultados das campanhas

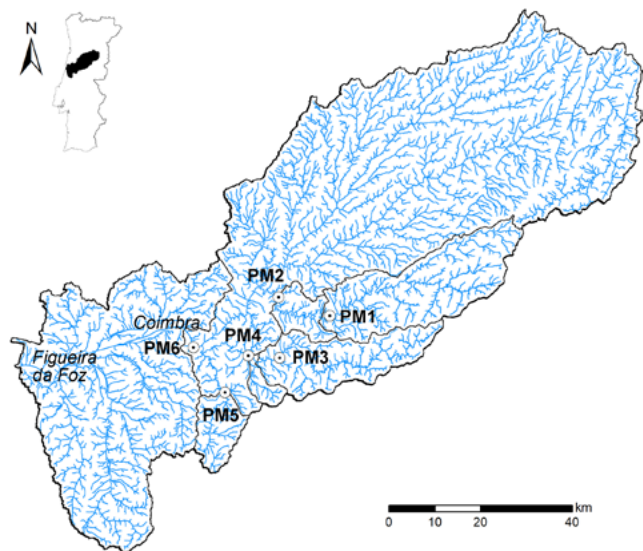


Figura 1. Localização dos pontos de monitorização (PM) e delimitação das áreas de captação respetivas na bacia hidrográfica do Mondego.

Figure 1. Monitoring points (PM) locations and delimitation of the respective catchment areas in the Mondego river basin.

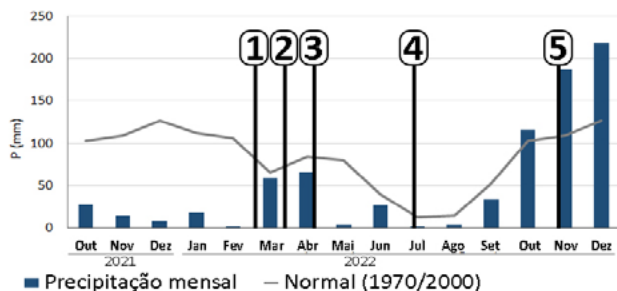


Figura 2. Dados das campanhas com a precipitação mensal (mm) em comparação com a precipitação normal (1970/2000).

Figure 2. Campaign dates with monthly precipitation (mm) compared to normal precipitation (1970/2000).

de monitorização foram comparados com um FG, criado a partir de dados das estações da rede de monitorização da Agência Portuguesa do Ambiente, para os mesmos locais que os da amostragem.

Os limites superior e inferior do FG foram calculados usando o método ‘MAD’ (desvio absoluto mediano) (Reiman *et al.*, 2005), segundo a fórmula:

$$FG = \text{Mediana} \pm 2 \times MAD$$

O FG foi comparado a 3 escalas, variando entre a bacia de captação até à escala de rio e regional. Foi dada prioridade sempre à escala mais detalhada, sendo esta aumentada quando a condição em que $N \geq 50$ para um parâmetro específico num ponto de amostragem não possa ser cumprida (Sequeira *et al.*, 2020).

3. Resultados

Os resultados revelaram que as concentrações de Br, Cd, Ni e Pb estiveram sempre abaixo do limite de deteção estabelecidos pelos métodos utilizados. É também de ressaltar que apenas uma amostra, obtida durante a quarta campanha, apresentou concentrações mensuráveis de P₂O₅ (0,18 mg/l) excedendo o limite superior do FG de 0.074 mg/l. Efetuando as comparações entre os dados obtidos nas campanhas de monitorização e os valores de referência dos FG, identificam-se distintos padrões ao longo do período de estudo (Tabela 1). Durante o período de seca, alguns dos níveis de pH da água superficial mantêm-se geralmente acima dos valores de referência, assim como o NO₂, que apresentam um crescimento contínuo. Neste mesmo período, observa-se que as concentrações de alguns metais (Al, As e Mn) permaneceram abaixo dos valores do limite inferior dos FG. Durante a campanha realizada no Verão, observa-se uma tendência de aumento na turbidez da água, juntamente com concentrações elevadas de Fe e Mn, que excederam os FG, destacando-se um retorno às concentrações normais de NO₂. No período das chuvas, no início do segundo ano hidrológico, a turbidez e as concentrações de Al e Fe também ultrapassaram os limites superiores dos FG.

De destacar que não foram observadas tendências em relação à CE assim como aos restantes elementos maiores para os períodos analisados. No entanto, um dos pontos de monitorização, localizado no Rio Dueça (PM2), apresenta águas muito mineralizadas, particularmente em Ca, Cl, Mg e SO₄, e por consequência uma maior CE relativamente às restantes águas analisadas. É igualmente importante salientar que durante a construção dos FG para este ponto de monitorização a escala utilizada foi maioritariamente regional, uma vez que este curso de água é pouco monitorizado. Por consequência, muitos dos valores de referência são excedidos neste curso de água, devido à fragilidade desta metodologia relativamente a escalas superiores (Sequeira *et al.*, 2020).

4. Discussão

Durante períodos de seca, a concentração de sais e minerais dissolvidos pode aumentar devido a diminuição dos níveis de água nos cursos, provocando um aumento da CE da água superficial (Li *et al.*, 2018). No entanto, é necessário reconhecer que a variação da CE não é unicamente influenciada pela disponibilidade hídrica, havendo outros fatores significativos na variação deste parâmetro (Li *et al.*, 2017).

Estudos prévios documentaram efeitos divergentes quanto à relação entre o pH e a seca, abrangendo desde relações insignificantes (Caruso, 2002) até uma diminuição do pH (Mosley *et al.*, 2012). No entanto, também foram previamente documentados resultados semelhantes aos encontrados, onde se verifica um aumento no pH durante a seca,

Tabela 1. Resultados das análises das águas superficiais contrastadas com os fundos geoquímicos determinados.

Table 1. Results of the analysis of the surface water contrasted with the determined geochemical backgrounds.

Ref	CE	pH	Turb	Ca	Cl	K	Mg	Na	NO2	NO3	Si	SO4	Al	As	Fe	Mn
PM1.1	39,9	7,2	1,42	2,3	6,0	0,8	1,4	6,3	0,015	1,10	4,3	3,3	5,0	1,0	25,0	1,0
PM1.2	32,6	7,29	1,49	1,9	5,3	0,5	1,4	4,8	0,035	0,50	3,5	2,9	5,0	1,0	25,0	1,0
PM1.3	40,2	7,47	1,48	2,3	5,6	0,6	2,0	5,3	0,130	0,50	3,2	4,9	5,0	1,0	25,0	1,0
PM1.4	61,6	8,14	2,18	4,7	8,0	1,0	2,6	7,1	0,015	2,90	3,0	6,4	5,0	1,0	50,0	1,0
PM1.5	277,9	8,60	4,23	53,0	14,0	2,0	12,0	9,8	0,015	1,90	2,7	37,0	5,0	1,0	25,0	1,0
PM1.6	89,1	9,10	3,32	8,6	10,0	1,5	3,2	8,4	0,140	1,60	2,0	9,0	14,0	1,0	25,0	1,0
PM2.1	136,9	6,9	3,81	2,2	8,0	0,5	1,3	4,4	0,100	1,70	3,2	4,8	5,0	1,0	25,0	1,0
PM2.2	35,7	7,16	3,11	1,8	7,0	0,5	1,5	4,9	0,090	1,30	3,5	4,3	5,0	1,0	25,0	1,0
PM2.3	37,4	7,49	2,46	1,8	7,0	0,5	1,8	5,0	0,090	1,20	3,5	5,4	5,0	1,0	25,0	1,0
PM2.4	61,9	7,95	2,05	7,0	8,0	0,9	2,3	6,8	0,100	2,60	3,7	6,4	5,0	1,0	25,0	3,0
PM2.5	285,6	8,40	2,31	49,0	12,0	1,7	10,0	6,9	0,070	3,00	3,6	31,0	5,0	1,0	25,0	2,0
PM2.6	113,3	8,80	1,67	1,1	10,0	1,5	2,7	8,1	0,080	3,00	1,9	8,0	5,0	1,0	25,0	4,0
PM3.1	21,8	7,3	0,68	1,1	3,7	0,4	0,7	3,2	0,230	1,20	2,8	1,0	26,0	1,0	25,0	1,0
PM3.2	35,9	7,20	2,16	1,8	6,9	0,7	1,5	4,9	0,460	1,10	3,3	4,0	5,0	1,0	25,0	3,0
PM3.3	35,7	7,31	1,72	1,6	5,6	0,4	1,7	4,5	0,200	0,50	3,9	4,3	5,0	1,0	25,0	1,0
PM3.4	49,2	7,36	1,00	3,4	7,2	0,8	2,2	5,9	0,210	2,50	3,7	5,3	5,0	1,0	25,0	2,0
PM3.5	292,4	8,34	1,25	48,0	12,3	1,7	10,0	8,6	0,220	2,30	3,5	34,0	5,0	1,0	25,0	3,0
PM3.6	86,8	8,70	2,57	7,3	9,5	1,4	2,8	8,0	0,240	3,10	1,7	7,6	5,0	1,0	25,0	3,0
PM4.1	122,2	6,8	5,06	2,1	8,0	1,0	1,7	7,6	0,015	0,50	3,4	3,3	36,0	4,0	13,0	18,0
PM4.2	31,1	6,18	2,29	1,4	3,6	0,4	1,0	2,5	0,015	0,50	2,7	1,0	15,0	1,0	120,0	33,0
PM4.3	115,6	6,93	0,75	4,1	7,0	1,1	2,9	7,6	0,015	0,50	2,8	5,2	22,0	1,0	180,0	5,0
PM4.4	144,4	6,92	5,38	6,2	8,0	1,9	3,9	12,0	0,031	0,50	2,4	5,0	28,0	3,0	270,0	29,0
PM4.5	641,4	7,75	4,81	58,0	16,0	2,7	19,0	12,0	0,015	0,50	4,0	28,0	5,0	1,0	130,0	50,0
PM4.6	90,2	7,70	9,60	3,8	8,0	1,6	1,7	7,7	0,015	1,30	1,5	9,0	31,0	1,0	140,0	39,0
PM5.1	28,7	6,8	23,03	1,4	4,0	0,5	1,0	4,2	0,015	2,50	3,4	1,0	190,0	1,0	160,0	8,0
PM5.2	26,3	6,87	14,83	1,4	4,4	0,6	1,0	4,1	0,015	1,30	3,0	1,0	180,0	2,0	370,0	60,0
PM5.3	50,1	6,60	14,71	3,5	5,9	0,7	1,9	5,0	0,015	3,10	4,2	3,8	120,0	1,0	110,0	6,0
PM5.4	46,6	6,96	5,34	2,7	6,9	0,8	2,0	6,0	0,015	4,20	4,3	4,0	170,0	1,0	170,0	6,0
PM5.5	254,4	7,72	11,21	52,0	11,0	1,5	6,8	6,1	0,015	3,50	3,8	18,0	330,0	1,0	400,0	44,0
PM5.6	58,5	7,39	5,96	3,3	8,9	1,6	1,6	7,0	0,046	2,90	3,3	4,7	240,0	2,0	350,0	43,0

* Valores em negrito excedem os limites superiores ou inferiores do FG. Unidades da CE em $\mu\text{S/cm}$, Turb em NTU, elementos maiores em mg/l e elementos menores em $\mu\text{g/l}$. PMx.y.: Ponto de Monitorização y, Campanha x.

sendo atribuído esse aumento a uma redução na diluição e à influência da água subterrânea rica em bicarbonatos (Zieliński *et al.*, 2009). No decorrer do período de seca, à medida que o fluxo de água diminui e os sedimentos em suspensão se depositam, ocorre uma potencial diminuição na turbidez (Mosley *et al.*, 2012). Entretanto, com o aumento do fluxo de água e concentrações elevadas de sedimentos em suspensão após o início das primeiras chuvas, é possível observar um significativo aumento na turbidez (Sequeira *et al.*, 2022).

Quanto aos íons maiores, durante o período de seca é comum um aumento destes devido a uma limitação na diluição ou influência de águas subterrâneas mais salinas (Hudson *et al.*, 1978) ou uma variação insignificante (Li *et al.*, 2018). Destacam-se, no entanto, as concentrações elevadas de NO_2 durante o período de seca, que aumentaram constantemente, podendo estas estar associadas à

aplicação de fertilizantes e descargas de fontes pontuais (Sprague, 2005).

O Al encontra-se predominantemente à superfície sob formas insolúveis, aderindo firmemente a partículas do solo (Qadir *et al.*, 2005). Durante períodos de seca, a escassez de água restringe a mobilidade do Al, levando a baixas concentrações na água de superfície. O Fe e o Mn também apresentam mobilidade reduzida em épocas de seca devido à limitação de água, o que dificulta o processo de oxidação. Isso mantém o Fe e o Mn em seus estados de oxidação mais baixos, Fe(II) e Mn(II), que têm uma maior afinidade por se ligarem às partículas do solo, impedindo a sua lixiviação na água de superfície por meio do escoamento (Reimann e Caritat, 2012). As chuvas ocasionais durante o verão podem ter contribuído para um potencial aumento nas concentrações de Fe e Mn. Com o início das primeiras chuvas após

o período de seca, o aumento no escoamento, erosão e transporte de partículas ligadas a Al, Fe e Mn, faz aumentar as concentrações destes elementos nas águas superficiais (Gill, 2015).

A ausência de As, Cd, Ni e Pb nas águas superficiais ao longo do período de monitorização pode ser explicada por estes metais terem tendência a se ligar a sedimentos e material particulado nos cursos de água (Akindele *et al.*, 2020), assim como a condições geoquímicas capazes de influenciar a mobilidade e solubilidade desses elementos (Peng *et al.*, 2009).

5. Conclusões

Este estudo proporcionou uma visão abrangente das alterações na qualidade da água relativamente ao processo de seca que se verificou em Portugal durante o ano hidrológico de 2021/2022, em particular na bacia hidrográfica do Rio Mondego.

Durante o período de seca, a reduzida precipitação impede a mobilização de muitos elementos do solo para as linhas de água e a disponibilidade hídrica é reduzida, com conseqüente redução na capacidade de diluição. Ao mesmo tempo, a influência de água subterrânea sobre a água superficial aumenta. Assim, a seca parece ser responsável por alterações nas águas superficiais, tornando o seu pH mais básico e aumentando a presença de NO₂, ao mesmo tempo que as concentrações de alguns metais (Al, As, Fe e Mn) passaram a ser muito reduzidas.

No período pós-seca, durante as primeiras chuvas, o aumento do escoamento, erosão e transporte de partículas do solo faz aumentar a concentração de alguns metais nos cursos de água, destacando-se o Al, Fe e Mn, a par de aumento da turbidez. No entanto, seja devido à disponibilidade hídrica, seja devido à maior aeração da água superficial, promovendo processos de nitrificação, verifica-se redução da concentração de NO₂. A deteção de concentrações elevadas de NO₂ durante o período de seca, e sua relação com fontes pontuais de contaminação ou de práticas agrícolas, enfatiza a importância de entender a influência desses fatores na dinâmica dos cursos de água em função de condições de disponibilidade hídrica.

Agradecimentos

Este estudo insere-se no projeto de doutoramento “Monitorização das águas superficiais para avaliar os motores da alteração do uso e ocupação do solo”, financiado pela Fundação para a Ciência e a Tecnologia (2020.05101.BD). Foi também desenvolvida no âmbito do projeto RiskAquaSoil “Plano de gestão do risco atlântico na água e no solo” cofinanciado pelo Fundo Europeu de Desenvolvimento Regional (FEDER) através do Programa de Cooperação INTERREG Espaço Atlântico, com referência EAPA_272/2016.

Referências

Akindele, E. O., Omisakin, O. D., Oni, O. A., Aliu, O. O., Omoniyi, G. E., Akinpelu, O. T., 2020. Heavy metal toxicity in the water column and benthic sediments of a degraded tropical stream. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **190**: 110153.

Caruso, B. S., 2002. Temporal and spatial patterns of extreme low flows and effects on stream ecosystems in Otago, New Zealand. *Journal of Hydrology*, **257**(1-4): 115-133.

Gill, R., 2015. *Chemical Fundamentals of Geology and Environmental Geoscience* (3rd ed.). John Wiley & Sons.

Hudson, L. D., Schaeffer, D. J., Tucker, W. J., Ettinger, W. H., 1978. 1976 Illinois drought: Evidence for improved water quality. *Environmental*

Management, **2**: 555-559.

IPCC, 2021. *Climate change 2021: The physical science basis: Working group I contribution to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge.

Li, S., Bush, R.T., Mao, R., Xiong, L., Ye, C., 2017. Extreme drought causes distinct water acidification and eutrophication in the Lower Lakes (Lakes Alexandrina and Albert), Australia. *Journal of Hydrology*, **544**: 133-146.

Li, T., Li, S., Liang, C., Bush, R. T., Xiong, L., Jiang, Y., 2018. A comparative assessment of Australia's Lower Lakes water quality under extreme drought and post-drought conditions using multivariate statistical techniques. *Journal of Cleaner Production*, **190**: 1-11.

Mosley, L. M., 2015. Drought impacts on the water quality of freshwater systems; review and integration. *Earth-Science Reviews*, **140**: 203-214.

Mosley, L. M., Zammit, B., Leyden, E., Heneker, T. M., Hipsey, M. R., Skinner, D., Aldridge, K. T., 2012. The impact of extreme low flows on the water quality of the Lower Murray River and Lakes (South Australia). *Water Resources Management*, **26**: 3923-3946.

Pedro-Monzonis, M., Solera, A., Ferrer, J., Estrela, T., Paredes-Arquiola, J., 2015. A review of water scarcity and drought indexes in water resources planning and management. *Journal of Hydrology*, **527**: 482-493.

Peng, J. F., Song, Y. H., Yuan, P., Cui, X. Y., Qiu, G. L., 2009. The remediation of heavy metals contaminated sediment. *Journal of hazardous materials*, **161**(2-3): 633-640.

Qadir, M., Schubert, S., Steffens, D., 2005. Phytotoxic substances in soils. In: Hillel, D. (Ed.), *Encyclopedia of soils in the environment*, 216-222. Elsevier.

Reimann, C., Caritat, P. D., 2012. *Chemical elements in the environment: Factsheets for the geochemist and environmental scientist*. Springer Science & Business Media.

Reimann, C., Filzmoser, P., Garrett, R. G., 2005. Background and threshold: critical comparison of methods of determination. *Science of the total environment*, **346**(1-3): 1-16.

Sequeira, M. D., Castilho, A. M., Dinis, P. A., Tavares, A. O., 2020. Impact assessment and geochemical background analysis of surface water quality of catchments affected by the 2017 portuguese wildfires. *Water*, **12**(10): 2742.

Sequeira, M. D., Castilho, A., Tavares, A. O., Dinis, P., 2022. The rural fires of 2017 and their influences on water quality: An assessment of causes and effects. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, **20**(1): 32.

Sprague, L.A., 2005. Drought effects on water quality in the south platte river basin, colorado 1. *Journal of the American Water Resources Association*, **41**(1): 11-24.

Van Loon, A.F., 2015. Hydrological drought explained. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, **2**(4): 359-392.

Van Vliet, M.T.H., Zwolsman, J.J.G., 2008. Impact of summer droughts on the water quality of the Meuse river. *Journal of Hydrology*, **353**(1-2): 1-17.

Vicente-Serrano, S. M., Quiring, S. M., Pena-Gallardo, M., Yuan, S., Dominguez-Castro, F., 2020. A review of environmental droughts: Increased risk under global warming? *Earth-Science Reviews*, **201**: 102953.

Zieliński, P., Gorniak, A., Piekarski, M.K., 2009. The effect of hydrological drought on chemical quality of water and dissolved organic carbon concentrations in lowland rivers. *Polish journal of ecology*, **57**(2): 217-227.