



Deposição Subaquática Diferencial de Pólen e Esporos
Differential Subaquatic Deposition of Pollen and Spores

Cynthia Fernandes Pinto da Luz

*Secretaria do Meio Ambiente de São Paulo, Instituto de Botânica, Núcleo de Pesquisa em Palinologia,
Avenida Miguel Estéfano 3687, 04301-012, São Paulo, Brasil*

Email: cyluz@yahoo.com.br

Recebido em: 25/10/2012 Aprovado em: 18/07/2013

DOI: http://dx.doi.org/10.11137/2013_1_85_91

Resumo

O presente trabalho pretende apresentar a importância de realizar uma rigorosa análise espacial de taxas diferenciais de deposição de pólen e esporos em ambientes subaquáticos para uma melhor correlação com a vegetação de origem. A análise espacial da deposição de palinóforos em sedimentos superficiais de fundo de corpos aquáticos exibe padrões diferenciados de local para local e relaciona-se com a sedimentologia. Os resultados obtidos através da análise palinológica destes sedimentos são relacionados com as principais influências ambientais na sedimentação subaquática de pólen e esporos, ou seja, a batimetria, correntes e ventos dominantes.

Palavras-chave: sedimentos superficiais; ambiente aquático; Palinologia

Abstract

The present paper intends to show the importance of performing a rigorous analysis of the differential spatial rates of deposition of pollen and spores in underwater environments to a better correlation with the vegetation of origin. The spatial analysis of palynomorphs deposition in the surface layer of bottom sediments of water bodies shows different patterns from site to site and may be helpful in studies of sedimentology. The results of pollen analysis of these sediments are related to the major environmental influences on subaquatic sedimentation of pollen and spores, i.e., bathymetry, prevailing currents and winds.

Keywords: surface sediments; aquatic environment; Palynology

1 Introdução

Os registros da vegetação atual e pretérita podem ser preservados onde pólen e esporos se acumularam ao longo do tempo como microfósseis. Como o oxigênio é o agente principal de destruição da matéria orgânica, para que pólen ou esporos sejam preservados após a sedimentação, o ambiente de deposição deve ser isento desse elemento (ou apresentar pequena concentração), ou seja, um ambiente anaeróbico como, p. ex., o subaquático. Incorporados ao líquido como partículas do tamanho de silte e argila, ficam sujeitos às mesmas leis de movimento de partículas materiais em um fluido, sofrendo as diversas influências da dinâmica da circulação da água.

A análise palinológica de depósitos modernos e fósseis acumulados em sedimentos subaquáticos é uma rica fonte de informação ecológica até mesmo porque indiretamente, em muitos casos, o índice climático está contido nos dados biológicos obtidos das assembléias esporo-polinicas. No entanto, no transporte aquático não existe uma sedimentação uniforme e contínua de grãos de pólen e esporos e estes podem sofrer ressuspensões ou deposição temporária além do local de amostragem, assim como passar por vários desgastes e rupturas que os destroem antes mesmo de suas conversões em microfósseis. Apesar de que qualquer alteração nas frequências e concentrações de pólen e esporos pode indicar mudança na batimetria e no volume de água, não obrigatoriamente a alteração está relacionada com as variações climáticas. Mudanças nos processos deposicionais que levam a alterações na acumulação e preservação de palinóforos em sedimentos submersos, deslocamentos do espelho de água afetando a sucessão da flora local e alterações na distância de determinados tipos de vegetação em relação ao sítio deposicional, entre outros, são exemplos de interferências na frequência de pólen e esporos recuperados de sedimentos submersos que podem dificultar a interpretação da flora pretérita e do clima através da Palinologia. No presente trabalho são abordados estudos sobre deposição diferencial de grãos de pólen e esporos em ambientes subaquáticos com o objetivo de retratar os mecanismos que interferem em sua sedimentação e que, por isso, a assembléia de pólen e esporos recuperada do registro sedimentar de testemunhos de sondagem não deve ser diretamente interpretada nos diagramas palinológicos como um reflexo exato da vegetação parental e do clima.

2 Processos Diferenciais Primários - Produção Esporo-Polinica e Representação da Vegetação em Sedimentos Superficiais Subaquáticos

Vários autores (Hopkins, 1959; Havinga, 1964; Traverse & Ginsburg, 1966; Janssen, 1973; Davis, 1968; Andersen, 1970; Davis *et al.*, 1971; Davis & Brubaker, 1973; Janssen, 1973; Lehman, 1975; Birks *et al.*, 1976; Webb *et al.*, 1978; Heusser, 1978; Parsons *et al.*, 1980; Jacobson & Bradshaw, 1981; Davis *et al.*, 1984; Niklas, 1985; Bradshaw & Webb, 1985; Prentice 1985, 1988; Prentice *et al.*, 1987; Calcote & Davis, 1989; Jackson, 1990, 1994; Sugita, 1993; Campbell, 1999) demonstraram o cuidado a ser tomado na interpretação de mudanças temporais vistas em assembléias esporo-polinicas modernas e fósseis, pois, para que correspondessem diretamente às mudanças na vegetação, as condições ambientais deveriam se conservar constantes. Uma série de fatores afeta pólen e esporos depois de suas quedas do ar para o solo ou para a água, na sua conversão em microfósseis. Incluem-se aqueles que chegam a destruí-los. Como não existe uma constância entre a taxa de dispersão e a taxa de acumulação de grãos de pólen e esporos nos sedimentos, não há como se fazer uma correlação direta da assembléia de pólen e esporos recuperada do registro sedimentar com a produtividade de cada planta-fonte. Os padrões observados nas curvas dos diagramas palinológicos não podem ser interpretados diretamente como um reflexo exato da vegetação parental. Há necessidade de se avaliar detalhadamente a área fonte de pólen e esporos e os padrões de deposição na atualidade em diversos ambientes para servirem de base aos estudos paleoecológicos. O conceito de área fonte vem das considerações de von Post (1967) a partir de um 'transect' realizado na Suécia que considerou a localização e o espaçamento do sítio deposicional em relação ao transporte polínico de longa distância. Modelos de transferência de pólen do ambiente para um lago foram traçados por Tauber 1965, 1977, assinalando os vários componentes (Figura 1). Diferenças na eficiência da dispersão de grãos de pólen e esporos significam que muitos dos que são encontrados no depósito sedimentar podem ter tido origem de plantas localizadas em uma ampla superfície geográfica, trazidos pelos ventos, pelos rios ou por enxurradas.

Portanto, a análise percentual do registro palinológico necessita de conhecimentos relativos à abundância entre as plantas existentes no sítio deposicional, tanto a nível local quanto regional, ajudando a esclarecer sobre os problemas relativos aos casos de super-representação e de sub-

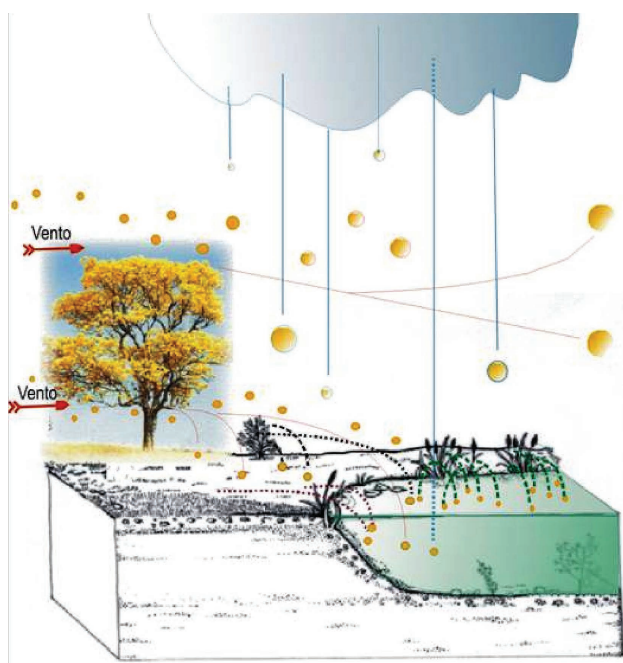


Figura 1 Desenho esquemático modificado do Modelo de Transferência de pólen do ambiente para um lago de TAUBER (1965, 1977). A cor vermelha indica o componente do dossel mais o componente do espaço entre troncos ($C_c + C_t$), a cor verde indica o componente gravitacional (C_g), a cor marrom indica o componente hidráulico (C_w) e, a cor azul indica o componente assentado pela chuva (C_r).

representação de determinados tipos de esporos e pólen no sedimento.

A produção de pólen e esporos da área fonte é uma forma de descrever a abundância das plantas na paisagem. Os dados obtidos corroboram o conhecimento empírico de que lagos menores são especialmente apropriados para a reconstrução da vegetação local, enquanto que os lagos maiores são mais adequados para a reconstrução da vegetação regional.

Outro ponto importante de se reconhecer com relação à deposição esporo-polinica é a distância entre as várias áreas fontes na paisagem e o ponto central da bacia sedimentar. As ressuspensões e o redirecionamento do sedimento podem gerar altas taxas de deposição nas áreas mais profundas (*sediment focusing*), ampliando as diferenças da deposição na totalidade da bacia. Em relação aos componentes locais, assume-se que muito do pólen depositado deriva de plantas hidrófitas que crescem dentro de um lago. Como pólen e esporos de plantas locais geralmente são super-representados no depósito sedimentar, qualquer mudança temporal em suas frequências e concentrações pode indicar mudanças na batimetria e no volume de água. Mas

nem sempre. A análise palinológica de sedimentos da borda de lagoas pode fornecer informações sobre as mudanças da vegetação aquática resultante de distúrbios na sucessão ecológica e no nível de água.

3 Processos Diferenciais Secundários de Sedimentação, Preservação e Retrabalhamento de Grãos de Pólen e Esporos

Os processos deposicionais em bacias de drenagem são os principais causadores de interferências nos registros palinológicos. Mesmo em ambientes com sedimentação estável, estudos de deposição esporo-polinica demonstraram que no sentido horizontal as percentagens de palinomorfos mostraram padrões diferenciados de ponto para ponto. As diferenças espaciais na abundância de grãos de pólen e esporos sedimentados podem ser muito marcantes entre corpos hídricos, inclusive sem tributários e distando poucos metros um do outro. Em depósitos fluviais, lacustres e lagunares isso se dá porque espacialmente as variações nas taxas de acumulação esporo-polinica ao longo do tempo são influenciadas entre outros fatores pelas diferenças sazonais no recebimento de pólen e esporos e pela seletividade e triagem hidráulica dos vários tipos de palinomorfos em suspensão na água, de acordo com suas diferentes morfologias e densidades que ocasionam diferenças nas velocidades de submersão. Somam-se a isso as características físico-químicas inerentes a cada ambiente como a intensidade das correntes aquáticas e os movimentos verticais da água (sazonais e diários) originados pelas variações na temperatura e densidade. Influenciam também os tipos de sedimentos depositados no fundo e seus movimentos de uma parte para outra da bacia, assim como a batimetria e a intensidade e direção dos ventos predominantes que podem causar ressuspensão dos materiais previamente depositados.

3.1 Velocidade de Submersão

A sedimentação espacial diferencial em lagos em função da velocidade de submersão dos grãos de pólen se dá devido às diferenças no tamanho de cada um. Por exemplo, um pólen ou esporo com até 100 μm de diâmetro, afunda mais rapidamente que o de *Cecropia* que têm apenas 5 μm (baixa velocidade de submersão = menor tamanho), estando, portanto sujeito a vários mecanismos durante a deriva. Dificilmente, os grãos de pólen de tamanho pequeno atingirão o fundo de lagos no mesmo ano em que foram produzidos. Depositam-se preferencialmente nas bor-

das rasas dos lagos. Já nos sedimentos mais centrais e profundos ou na desembocadura de rios, são depositados preferencialmente os grãos mais pesados.

3.2 Raios de Deposição

A proporção do influxo polínico em uma bacia lacustre é mais alta do que a deposição polínica no ponto central da bacia. O raio do diâmetro da deposição esporo-polínica é muitas vezes maior para grãos de pólen e esporos mais leves do que o dos mais pesados e os mais pesados podem apresentar diferenças mais acentuadas nas porcentagens de deposição em relação à área total de uma bacia lacustre. Pequenas diferenças na velocidade de submersão de cada tipo de palinomorfo causam grandes efeitos na distribuição desses em ambientes aquáticos.

3.3 Ventos

A série de vértices de longos eixos paralelos formada na superfície da água e na direção do vento predominante causa diferentes tipos de distribuição de partículas. Essa distribuição se dá conforme as velocidades de submersão de cada uma e, somente podem afundar se essa velocidade de submersão for maior do que o máximo da velocidade ascendente da água. Mesmo com a influência de ventos predominantes de uma única direção, a deposição polínica no sedimento de fundo de reservatórios de água varia entre os táxons, tanto nas margens quanto no centro do reservatório, demonstrando uma diferenciação complexa de acumulação de acordo com os vários ambientes.

3.4 Correntes de Epilímnio

As correntes superficiais mais quentes e menos densas afetam os padrões de deposição de palinomorfos nos sedimentos de lagos.

3.5 Batimetria

A distribuição espacial diferencial de pólen e esporos é influenciada também pela batimetria e a efetiva capacidade de serem depositados de acordo com suas velocidades de submersão. Há uma tendência de áreas mais profundas de um lago acumularem sedimentos mais rapidamente

do que áreas mais rasas, resultando dessa maneira em grandes variações nas taxas de acumulação de palinomorfos entre amostras.

3.6 Ressuspensões e Redirecionamento dos Sedimentos

O retrabalhamento de palinomorfos é geralmente um indicador de um ambiente instável. Após a sedimentação, a ressuspensão de palinomorfos previamente depositados e a convergência desses para outras partes das bacias de drenagem devido aos fluxos aquáticos e dos ventos, também causa alterações em suas frequências, tanto na área central quanto nas margens. Os processos internos de um lago podem acarretar redistribuição e mistura das partículas previamente depositadas através da ressuspensão e o redirecionamento do sedimento (*sediment focusing*).

Os processos de retrabalhamento e de remoção dos grãos de pólen e esporos mais antigos são operados ou por uma completa remoção do sedimento e redeposição total, ou por uma remoção parcial e deposição parcial da fração retrabalhada (nesse caso uma parte dos grãos de pólen e esporos são destruídos durante o trânsito), com variantes entre esses extremos. São quatro os processos fundamentais que podem operar no retrabalhamento diferencial: ressuspensão diferencial do depósito original, transporte diferencial, captura diferencial no depósito receptor, e preservação diferencial durante o trânsito.

3.7 Preservação Diferencial

Grãos de pólen e esporos estão sujeitos a vários processos de desgaste e deterioração, desde o momento da deiscência das anteras e dos esporângios até a ocasião da deposição. A preservação diferencial no depósito sedimentar atua de acordo com cada tipo de palinomorfo e de acordo com a quantidade de esporopolenina da exina, o que pode levar à destruição antes ou mesmo durante sua incorporação no sedimento. Durante períodos erosivos do ambiente, pólen e esporos podem ser incorporados nos sedimentos de rios e lagos através da lavagem do solo periférico pelas chuvas. Como resultado, a assembléia de pólen e esporos proveniente da vegetação contemporânea pode ser pouco representativa por causa da introdução do componente mais antigo

e retrabalhado. Essa assembléia de palinórfos retrabalhados geralmente se apresenta com diversos graus de deterioração na exina. A análise do grau de deterioração de pólen e esporos é muito importante na avaliação das condições de sedimentação. Os maiores danos ocorridos durante o transporte subaquático provavelmente se originam da oxidação e ressecamento em áreas de deposição temporárias ao longo do caminho ou durante secas intensas do ambiente, expondo-os ao ar. O potencial de oxirredução (Eh) do ambiente deposicional também afeta no sentido de que os sedimentos com baixo Eh são mais favoráveis à preservação do pólen. O efeito desfavorável do pH dos solos na preservação de pólen e esporos ocorre em pH superior a 6.0 (solos alcalinos) quando geralmente não são preservados. O ataque bioquímico de bactérias e fungos também exerce papel muito importante.

3.8 Deterioração

São quatro tipos de deterioração em grãos de pólen e esporos. A corrosão se caracteriza pela exina completamente perfurada ou parcialmente removida, deixando exposta uma superfície de aparência escabrada, usualmente devido à atividade microbiana. O ataque microbiano, particularmente por bactérias anaeróbicas, pode continuar em sedimentos úmidos e alagados, mas com uma taxa muito reduzida. Uma redução geral na espessura da exina caracteriza a degradação. Esse tipo de deterioração é mais frequente em grãos de pólen e esporos com exinas mais finas. Em sua forma extrema, isto pode resultar em que os elementos de ornamentação da exina se tornam indefinidos, sem estruturas. A degradação implica em exposição dos grãos de pólen e esporos ao ar, resultando numa oxidação química. Em turfeiras e lagos, os grãos de pólen podem sofrer este tipo de desgaste devido a períodos de seca. Os danos mecânicos são caracterizados por rupturas, quebras ou dobras nas exinas, não mostrando reduções, afinamentos ou perfurações. Dão-se devido ao estresse físico ao qual grãos de pólen e esporos foram expostos como, por exemplo, em colisões durante o transporte fluvial ou ainda pela compactação dos sedimentos. Nos grãos de pólen e esporos obscurecidos pode ter havido infiltração de minerais cristalizados *in situ*.

3.9 Transporte

O transporte esporo-polinico vai influenciar a super-representação ou a sub-representação de

determinados táxons nas assembléias palinológicas e em sedimentos de ambientes aquáticos. De forma geral temos:

Transporte por rios e córregos - Grande quantidade de pólen e esporos pode ser trazida por esses fluxos aquáticos e geralmente corresponde à vegetação das respectivas bacias hidrográficas. Estudos mostraram que os sedimentos recolhidos de dentro do canal principal possuem uma assembléia polínica representativa de montanhas distantes enquanto que os periféricos ao canal central representam a vegetação próxima. O deslocamento de material das margens, de bancos arenosos e de barras existentes no caminho de um rio, pode introduzir também pólen e esporos de plantas locais (componente local) na assembleia polínica, assim como ocasionar a ressuspensão desses depósitos. Um rio ramificado receberá mais pólen e esporos das margens do que um rio com uma calha retilínea.

Transporte em lagos - Durante a flutuação, pólen e esporos ficam sujeitos à ação dos ventos. Aqueles com baixa velocidade de submersão depositam-se preferencialmente nas áreas rasas das margens. O sedimento contendo pólen e esporos pode se mover para partes profundas do lago (*sediment focusing*), abaixo da ação das ondas. Os depósitos de pólen e esporos em lagos sem tributários são muito mais influenciados pelas plantas de dispersão anemófila.

Transporte em deltas e estuários - Deve-se ter muito cuidado ao se pesquisar em ambientes marinhos por causa das distorções nos espectros dos palinórfos devido à complexidade dos padrões deposicionais. Pólen e esporos são transportados pelas correntes marinhas e depositados juntamente com o silte. As ondas são fatores importantes na redistribuição dos palinórfos. Os grãos de pólen e esporos carregados por rios perenes são depositados geralmente próximos à desembocadura do rio, em deltas, dominando os das plantas que crescem em suas margens. Geralmente a deposição obedece a gradientes decrescentes de concentração e em relação ao tamanho do palinomorfo desde a desembocadura dos rios até para dentro do mar (Figura 2). Os que se depositam longe da costa são os que flutuam por mais tempo. No entanto, sedimentos de deltas podem apresentar baixa concentração de palinórfos, enquanto que mais distantes da costa podem ocorrer altas concentrações. É explicado pela turbulência hidráulica de cada local, pois a deposição polínica nesses ambientes é controlada primariamente pelas correntes marinhas e por uma triagem hidráulica

(*sorting*) de acordo com os tamanhos dos grãos de pólen. Na assembléia esporo-polinica pode ocorrer percentual alto de grãos de pólen e esporos corroídos, degradados e com danos mecânicos. Em estuários, o retrabalhamento e a mistura de sedimentos causada pela turbulência das ondas do mar torna quase impossível a análise palinológica.

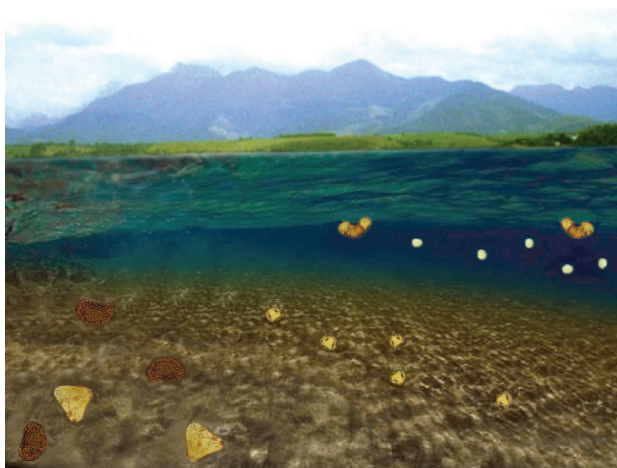


Figura 2 Representação geral da deposição diferencial na desembocadura de um rio: pólen e esporos de tamanho grande se depositam preferencialmente no delta, próximo à desembocadura; os de tamanho médio se depositam em áreas de transição da profundidade do delta e, os menores e aqueles com cavidades ôcas como o pólen bisacado de *Pinus* e *Podocarpus* continuam a flutuar para mais longe, se depositando conforme as correntes ou, no caso de lagos rasos, na margem oposta à direção dos ventos dominantes.

4 Métodos de Amostragem e Análise Palinológica

A deposição subaquática moderna de pólen e esporos pode ser estudada através da coleta dos sedimentos superficiais (dois a cinco primeiros centímetros) realizada por diversos equipamentos como dragas, garrafas e cilindros de sondagem do tipo “Mondsee”. É importante que as coletas sejam realizadas em um gradiente horizontal (*transect*) retirando-se material tanto das margens quanto do centro do sítio deposicional. Devem ser tomadas paralelamente à direção dos ventos predominantes, levando-se em consideração o sentido das correntes preferenciais existentes. Em testemunhos de sondagem, se não houver retrabalhamento ou perda de material, o sedimento do topo corresponde à deposição das últimas décadas. O número de amostras é estabelecido em função da extensão do local. Durante a preparação química das amostras utiliza-se uma série de reagentes para retirar os

detritos orgânicos e inorgânicos e para concentrar os palinomorfos nas lâminas de microscopia. A contagem de grãos de pólen e esporos considera as frequências relativas e absolutas dos palinomorfos, seja por percentagem ou por concentração introduzindo esporos ou pólen exóticos. Deve-se observar mais de uma lâmina. Conta-se mais de 300 grãos de pólen por amostra. Nos trópicos, geralmente, esse número tem que ser maior para que sejam notados até os raros (subrepresentados no sedimento). Os resultados são apresentados sob a forma de diagramas. Separam-se os elementos regionais dos elementos locais. Os diagramas são plotados em diferentes programas de computação (Polldata, C2, Tilia).

5 Conclusões

Os fundamentos da sedimentação diferencial em ambientes aquáticos vêm sendo investigados há bastante tempo pelos palinólogos, entretanto implicações na preservação do registro esporo-polinico não são totalmente levadas em consideração nas interpretações das mudanças da vegetação e do clima. A abordagem da variável “espaço” em pesquisas palinológicas de sedimentos quaternários ainda é negligenciada, tanto em relação à dimensão temporal da vegetação, quanto à falta de uma avaliação espacial prévia da deposição esporo-polinica. A falta desse conhecimento muitas vezes acarreta em má escolha do local de amostragem ocasionando problemas nas interpretações devido a inversões de camadas sedimentares e ausência de deposição de palinomorfos nos testemunhos. Os distúrbios na sedimentação ocasionados pelas mudanças hidrológicas trazem alterações tanto na quantidade quanto na qualidade do material depositado no tempo. Os pontos fundamentais a se entender é que no transporte aquático não existe uma dispersão contínua e nem deposição uniforme dos palinomorfos. Estes podem sofrer ressuspensões ou deposição temporária além do local de amostragem, assim como passar por vários desgastes e rupturas, constituindo-se em um importante indicador ambiental. Não é menos importante conhecer as possíveis variáveis espaciais na deposição dos palinomorfos, incluindo-se indubitavelmente a influência da batimetria, dos ventos e das correntes subaquáticas. A reconstrução do clima através da imagem de uma vegetação primitiva por meio da Palinologia de sedimentos constitui-se em um problema altamente complexo.

6 Referências

- Andersen, S.T. 1970. The relative pollen productivity and pollen representation of North European trees, and correction factors for tree pollen spectra determined by surface pollen analyses from forests. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, 96, Serie II*: 7-99.
- Birks, H. H.; Whiteside, M. C.; Stark, D. M. & Bright, R. C. 1976. Recent paleolimnology of three lakes in northwestern Minnesota. *Quaternary Research, 6*: 249-272.
- Bradshaw, R. H. & Webb, T. 1985. Relationships between contemporary pollen and vegetation data from Wisconsin and Michigan, USA. *Ecology, 66*: 721-737.
- Calcote, R.R. & Davis, M.B. 1989. Comparison of pollen in surface samples of forest hollows with surrounding forests. *Bulletin of the Ecological Society of America, 70*: 1-75.
- Campbell, I.D. 1999. Quaternary pollen taphonomy; examples of differential redeposition and differential preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 149*: 245-256.
- Davis, M.B. 1968. Pollen grains in lake sediments: redeposition caused by seasonal water circulation. *Science, 162*: 796-799.
- Davis, M.B.; Brubaker, L.B. & Beiswenger, J.M. 1971. Pollen grains in lake sediments: pollen percentages in surface sediments from southern Michigan. *Quaternary Research, 1*: 450-467.
- Davis, M.B.; Moeller, R.E. & Ford, J. 1984. Sediment focusing and pollen analysis. In: *Lake sediments and environmental history*, HAWORTH, E.Y. & LUND, J.W.G., (eds) p. 261-293, Leicester. University Press, ISBN 0816613648, Leicester, England
- Davis, M.B. & Brubaker, L.B. 1973. Differential sedimentation of pollen grains in lakes. *Limnology and Oceanography, 18*: 635-646.
- Havinga, A.J. 1964. Investigation into the differential corrosion susceptibility of pollen and spores. *Pollen et Spores, 6*: 621-635.
- Heusser, L.E. 1978. Spores and pollen in the marine realm. In: *Introduction to marine micropaleontology*, Haq, B.U. & Boersma A., pp. 327-339, Elsevier Science, ISBN 0444002677, New York, United States of America.
- Hopkins, J.S. 1950. Differential flotation and deposition of coniferous and deciduous tree pollen. *Ecology, 31*: 633-641.
- Jacobson, G.L. & Bradshaw, R.H.W. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research, 6*: 80-96.
- Jackson, S.T. 1990. Pollen source area and representation in small lakes of the northeastern United States. *Review of Palaeobotany and Palynology, 63*: 53-76.
- Jackson, S.T. 1994. Pollen and spores in quaternary lake sediments as sensors of vegetation composition: theoretical models and empirical evidence. In: *Sedimentation of organic particles*, TRAVERSE, A., (ed.) p. 253-286, Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Janssen, C.R. 1973. Local and regional pollen deposition. In: *Quaternary Plant ecology*, Birks, H.J.B. & West, R.G., (eds.) p. 31-42, Blackwell, Oxford, England.
- Lehman, J.T. 1975. Reconstructing the rate of accumulation of lake sediment: the effect of sediment focusing. *Quaternary Research, 5*: 541-550.
- Niklas, K.J. 1985. The aerodynamics of wind pollination. *Botanical Review, 51*: 328-386.
- Parsons, R. W., Prentice, I. C. & Saarnisto, M. 1980. Statistical studies on pollen representation in Finnish lake sediments in relation to forest inventory data. *Annales Botanici Fennici, 17*: 379-393.
- Prentice, I.C. 1985. Pollen representation, source area, and basin size: toward a unified theory of pollen analysis. *Quaternary Research, 23*: 76-86.
- Prentice, I.C. 1988. Records of vegetation in time and space: the principles of pollen analysis. In: *Vegetation History*, HUNTLEY, B. & WEBB, T., (eds.) p. 17-42, Kluwer Academic Publishers, ISBN 9061931886, Dordrecht, Netherlands.
- Prentice, I. C.; Berglund, B. E. & Olsson, T. 1987. Quantitative forest-composition sensing characteristics of pollen samples from Swedish lakes. *Boreas, 16*: 43-54.
- Sugita, S. 1993. A model of pollen source area for an entire lake surface. *Quaternary Research, 39*: 239-244.
- Tauber, H. 1965. Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, 89*: 1-69.
- Tauber, H. 1977. Investigations of aerial pollen transport in a forested area. *Dansk Botanisk Arkiv, 32*: 1-121.
- Traverse, A. & Ginsburg, R.N. 1966. Palynology of the surface sediments of Great Bahama Bank, as related to water movement and sedimentation. *Marine Geology, 4*: 417-459.
- von Post, L. 1967. Forest tree pollen in South Swedish peat bog deposits. *Pollen et Spores, 9*: 375-401.
- Webb, T.; Yeracaris, G.Y. & Richard, P. (1978). Mapped patterns in sediments samples of modern pollen from southeastern Canada and northeastern United States. *Geographie Physique et Quaternaire, 32(2)*: 163-176.