

ASPECTOS TAFONÔMICOS EM PALINOLOGIA DE QUATERNÁRIO

Soraia Girardi Bauermann*

Marleni Marques-Toigo**

Hermann Behling***

Paulo Cesar Pereira das Neves*

Abstract

Palynology is the branch of science that studies pollen grains and spores, being mainly based on the morphologic differences presented by these palynomorphs concerning size, shape, number of openings and ornamentation of sporoderm. Pollen grains, after their production and liberation, are dispersed in the atmosphere. And, when deposited, through the times, at places that propitiate its preservation, they go on registering changes in the vegetable communities inhabiting a certain area. The understanding of phenomena that influence the relation between vegetation and an appropriate pollinic spectrum becomes more complex in tropical areas due to specific biological diversity and to the varied pollination systems. So, this revision aims at selecting known elements about production, liberation, transport and sedimentation of pollen grains and spores, as a means of supplying subsidies for the understanding of taphonomic processes, which may occur in quaternary sporomorphs, and their issues in pollinic assemblies.

Key words: *palynology, taphonomy, sporomorphs.*

* Universidade Luterana do Brasil-ULBRA, Canoas/RS. E-mail: sbauermann@bol.com.br

** Universidade Federal do Rio Grande do Sul – UFRGS, Porto Alegre/RS.

*** Center for Tropical Marine Ecology, Bremen, Germany.

Pesquisas	Botânica	Nº 52	2002	p. 223-239
-----------	----------	-------	------	------------

Resumo

Palinologia é a ciência que estuda grãos de pólen e esporos, baseando-se, sobretudo, nas diferenças morfológicas que estes esporomorfos apresentam no que diz respeito ao tamanho, formato, número de aberturas e ornamentação da esporoderme. Os grãos de pólen são dispersos na atmosfera e, quando depositados em ambientes que propiciam sua preservação, registram, ao longo do tempo geológico, as mudanças ocorridas nas comunidades vegetacionais que habitaram determinadas regiões. O entendimento dos fenômenos que atuam na relação entre a vegetação e o espectro polínico depositado torna-se mais complexo em regiões tropicais e subtropicais devido à diversidade biológica específica existente e aos variados sistemas de polinização. Assim, este trabalho tem por objetivo selecionar dados sobre produção, liberação, transporte e sedimentação de grãos de pólen e esporos como forma de fornecer subsídios para o entendimento dos processos tafonômicos que podem ocorrer em esporomorfos quaternários e suas conseqüências nas associações polínicas.

Palavras-chave: *palinologia, tafonomia, esporomorfos.*

Introdução

Desde a Antigüidade os grãos de pólen são utilizados, pois já na Babilônia os agricultores, empiricamente, agitavam as inflorescências umas nas outras, para aumentar a produtividade de suas colheitas. Posteriormente, foi estabelecido o processo de polinização, através da descoberta das partes estaminadas e pistiladas das plantas. Com a invenção do microscópio as primeiras formas polínicas começaram a ser descritas. Mais tarde houve a determinação das camadas exina e intina nos esporomorfos, e identificaram-se cerca de 2.200 tipos diferentes de pólen. Porém, somente anos depois a palinologia ganhou importância, pois foi reconhecida como ciência (Châteauneuf & Reyre, 1974).

Os esporomorfos, quando preservados em sítios deposicionais adequados, tendem a refletir a vegetação existente ao redor destes; conseqüentemente, as variações ocorridas nas comunidades vegetacionais serão detectadas nas associações polínicas neles preservadas. O conhecimento dos processos que atuam na produção, liberação, transporte e sedimentação de grãos, constitui uma importante ferramenta para a interpretação de dados palinológicos. O presente trabalho objetiva demonstrar a integração e compreensão dos conceitos básicos, os quais irão fornecer subsídios para o entendimento dos processos tafonômicos, que podem ocorrer em esporomorfos quaternários, e suas conseqüências nas associações palinológicas. A tafonomia aqui tratada segue o conceito básico de Efremov (1940), ou seja, as leis que governam a transição dos restos orgânicos da biosfera para os sítios deposicionais.

Estrutura da esporoderme

Os esporomorfos em geral possuem uma parede composta por duas camadas denominadas de exina, a mais externa, e intina, a mais interna. A exina é formada pela sexina (dividida em "tectum" e columela), que é a camada ornamentada, e nexina (camada basal), sem ornamentação. As diferenças existentes na forma, ornamentação e estrutura da exina fornecem caracteres úteis para estudos taxonômicos, os quais, somados aos tipos de aberturas existentes, propiciam a correlação com as espécies ocorrentes na vegetação. A intina é de natureza celulósica, como a parede celular dos vegetais, sendo facilmente degradada. Apresenta-se de forma bastante semelhante entre os diversos grupos taxonômicos, não sendo, portanto, capaz de fornecer características diferenciais úteis à taxonomia.

A exina é constituída por esporopolenina, uma mistura de vários grupos químicos que incluem derivados de ácidos graxos e anéis fenólicos oxigenados, os quais indicam uma homologia com a cutina e a suberina (Scott, 1994 *apud* Santos, 2000). Estudos realizados por Kawase & Takahashi (1995 *apud* Santos, 2000) sugerem um modelo hipotético de estrutura química, formada por carbono, hidrogênio e oxigênio, a qual possui uma cadeia principal, comum a todos os grãos de pólen, composta por um polímero alifático e cadeias laterais formadas por vários compostos, sobretudo aromáticos, que podem variar conforme os diferentes táxons. Logo, as diferenças morfológicas existentes na esporopolenina poderiam ser resultantes das diferenças nos compostos químicos que formam as cadeias laterais (Santos, 2000).

A exina é extremamente resistente à degradação (biológica ou química), pois as substâncias orgânicas que a constituem dificilmente sofrem algum tipo de fermentação, uma vez que a degradação intramolecular destes compostos é dificultada pela ocorrência de um pequeno número de moléculas de oxigênio (Rheinheimer, 1987). No entanto, em ambientes aeróbios ou sujeitos a altas temperaturas (acima de 300°C), a exina fica sujeita a ação química e os grãos de pólen são destruídos. Os raros processos de degradação biológica que podem ocorrer são realizados por bactérias e fungos. Denominam-se *perfurações* aquelas onde há utilização do conteúdo protoplasmático e *rosetas* as causadas pela degradação da exina. Em alguns casos pode ocorrer amassamento da esporoderme devido à formação de minerais autigênicos (pirita ou calcita), sobre a exina, a qual se deforma nos pontos em que os cristais se precipitaram (Tschudy, 1969).

Durante as etapas de preparação do material palinológico os grãos de pólen são expostos à acetólise, que tem por função promover a retirada do conteúdo protoplasmático polínico, permitindo uma acurada visualização da esporoderme. Algumas espécies, entretanto, possuem uma esporoderme frágil (*Ocotea*, *Araucaria* e *Apocynaceae*), que pode ser afetada durante essa etapa do processamento. Por essa razão estes grãos mostram-se sub-representados nos espectros polínicos (Behling *et al.*, 1997).

Produção de esporomorfos

As interpretações das associações polínicas pretéritas dependem das possíveis analogias entre a chuva polínica e a vegetação atual de uma determinada área (Fall, 1992). O entendimento dos fenômenos que atuam na relação entre a vegetação e o espectro polínico depositado é mais complexo em regiões tropicais e subtropicais devido a grande diversidade biológica. Em regiões temperadas, onde predominam espécies anemófilas, existe uma relação praticamente linear entre a composição da vegetação e os elementos constituintes do espectro polínico. Nas regiões tropicais e subtropicais, esta relação pode ser prejudicada devido à presença de plantas entomófilas, as quais possuem agentes polinizadores bastante eficazes, ou então por produzirem pouco pólen.

As associações polínicas preservadas nos sedimentos estão sujeitas, entre outros, à ação de vários fatores como: quantidade de grãos de pólen produzidos nas anteras, tipos e quantidade de flores, modo de dispersão e condições de preservação. Certos fatores físicos também devem ser considerados, pois a temperatura, a umidade e o fotoperíodo podem atuar na produção polínica. Até mesmo a incidência solar deve ser considerada como um destes fatores, uma vez que nas árvores existe uma relação diretamente proporcional entre diâmetro da copa e produção polínica (Molina *et al.*, 1996).

As flores variam muito em tamanho, forma e cor. Cada um destes fatores apresenta uma função especial durante o processo de polinização. A organização das inflorescências e a posição espacial das flores também são consideradas adaptações que podem aumentar as chances de polinização. Quanto mais atraentes e especializadas, mais as flores serão visitadas pelos insetos. Logo, qualquer pequena variação que cause maior atração entre os agentes polinizadores terá uma vantagem imediata na síndrome de entomofilia.

Liberação de esporomorfos

Qualquer que seja o tipo de animal utilizado como vetor, os grãos de pólen com dispersão entomófila apresentarão certas características comuns como: superfície ornamentada, presença de camada de óleo ("pollenkitt"), menor produção de grãos, tamanho geralmente grande, formação de díades, tétrades, mássulas e políneas. A especificidade entre planta e polinizador, bem como uma menor produção polínica, fazem com que estes esporomorfos não sejam comuns nos espectros polínicos (Vincens *et al.*, 1997; Hjelle, 1997; Moore *et al.*, 1998). Colinvaux *et al.* (1999), trabalhando com dispersão polínica na Floresta Amazônica, demonstraram que grãos zoófilos possuem uma distribuição que, no máximo, pode alcançar uns 50 m de distância da árvore que os produziu.

Na dispersão abiótica (anemofilia ou hidrofília) os grãos exibem determinadas características como: superfície lisa, ausência de viscosidade (o "pollenkitt", se existente, está depositado nas cavidades da exina), grande produção de

grãos, tamanho normalmente pequeno (entre 20 e 30 micrômetros), formato arredondado e presença de sacos aeríferos. A polinização efetuada pelo vento é sempre um processo de grande desperdício, uma vez que seu sucesso está sujeito às leis da probabilidade (Dafni, 1981) e, por isso, tais grãos são facilmente encontrados nas análises polínicas.

A hidrofília é considerada uma condição secundária em relação às plantas modernas, pois aceita-se que os macrófitos aquáticos derivaram de plantas terrestres. E, talvez, em consequência dessa derivação, alguns pólenes de macrófitos aquáticos sejam anemófilos, como os de *Potamogeton* e *Myriophyllum*, enquanto os de *Nymphaea* e *Alisma* são entomófilos. Tal fato é evidenciado em trabalhos palinológicos, uma vez que, dentre os macrófitos aquáticos, *Myriophyllum* é um dos poucos grãos que pode ser registrado em análises polínicas. Na síndrome hidrófila normalmente encontramos grãos com extrema redução da exina, o que os torna bastante sensíveis ao processo de acetólise. Esta característica, aliada ao fato de que em macrófitos aquáticos é muito comum a reprodução vegetativa, diminui a presença desses grãos em análises polínicas. Embora ocorram diferenças morfológicas entre os grãos, conforme a síndrome de polinização, não existe necessariamente uma correlação linear entre morfologia polínica e modo de polinização. Quanto ao tamanho, há uma sobreposição considerável entre grãos anemófilos e entomófilos. Existem também grãos lisos que são polinizados por insetos e grãos ornamentados que são anemófilos como certos representantes da família Asteraceae – subtribo Ambrosinae (Smith, 1990).

Por outro lado, as polinizações anemófilas e entomófilas não são, de forma invariável, mutuamente exclusivas. Algumas espécies, denominadas de anfífilas ou anemófilas facultativas (Smith, 1990), são polinizadas pelo vento e por insetos. Este intercâmbio entre síndromes de polinização é observado, sobretudo, em espécies onde a adaptação à polinização por insetos é generalizada e não envolve o desenvolvimento de estruturas associadas a um tipo específico de polinizador. As flores generalistas, via de regra, possuem anteras livremente expostas ao meio ambiente e, quantitativamente, a produção polínica nestas espécies é comparável às anemófilas (Cronquist, 1988). Myrtaceae é um exemplo característico desse tipo de comportamento, embora a família seja entomófila, pois seus grãos são encontrados em análises polínicas de mel (Nair, 1964), os mesmos também são normalmente registrados em análises polínicas de sedimentos modernos e pretéritos (Nair *et al.*, 1986).

Em linhas gerais, sob o ponto de vista evolutivo, consideram-se os grãos uniaperturados como primitivos e os triaperturados como evoluídos. O tipo de abertura seguiu uma progressão evolutiva no sentido colpado, colporado e, por último, porado. Quanto à síndrome de polinização aceita-se, embora não seja consenso entre todos os pesquisadores, que a anemofilia é uma condição secundária (associada à redução floral) enquanto a polinização zoófila é considerada mais primitiva. Finalizando, supõe-se que tenha havido um grupo de plantas, com grãos do tipo anassulcado, que formaram o grupo das Pré-Angiospermas. Posteriormente, este estoque de plantas passou por vários processos de desenvolvi-

mento evolutivo resultando numa série de linhas filogenéticas expressas na morfologia polínica, onde observa-se que grãos uniaperturados são constantes entre as Liliopsida e umas poucas Magnoliopsida, enquanto grãos triaperturados estão intimamente ligados às Magnoliopsida. Portanto, estudos em palinologia, além de poderem detectar as mudanças ocorridas nas comunidades paleovegetacionais, refletem, através da morfologia polínica diferenciada, os processos evolutivos ocorridos ao longo da história geológica, nos variados grupos taxonômicos.

Transporte de esporomorfos

As informações que podem ser extraídas das associações polínicas fósseis estão intimamente relacionadas com o grau de dados disponíveis a respeito da preservação e do aporte de grãos de pólen nos vários sítios deposicionais. Portanto, para o adequado entendimento e interpretação dos espectros polínicos fósseis é importante o conhecimento dos principais modelos de transporte polínico (Moore *et al.*, 1998).

A enorme quantidade de pólen, produzida por plantas anemófilas, após a liberação flutua no ar por um período, que pode ser maior ou menor, antes de ser depositado. Esta flutuação de massas de pólen, denominada chuva polínica, pode ser depositada em diferentes locais e em diferentes anos, devido aos ventos e à turbulência atmosférica.

Alguns modelos de transporte de grãos têm sido propostos por diferentes pesquisadores, sobretudo para as comunidades vegetacionais das regiões temperadas. Para as regiões tropicais e subtropicais existem ainda poucos dados disponíveis sobre fenologia (Newstron & Frankie, 1994) e dispersão polínica para que se possa propor uma modelagem.

Um dos primeiros pesquisadores a sugerir padrões de transporte polínico foi Tauber (1967). Com o avanço dos estudos palinológicos consideram-se, atualmente, cinco principais vetores pelos quais os grãos podem chegar a um sítio deposicional: via tronco ou fuste – é a rota utilizada pelos grãos que caem das árvores além do pólen de arbustos e ervas; via dossel – trata-se dos grãos produzidos nas árvores e que tanto podem cair sob forma de chuva polínica ou serem transportados a longas distâncias através das correntes de ar; via chuva polínica – é constituída pelos grãos que caem sob a forma de chuva; via local – é o caminho dos grãos de plantas aquáticas ou demais componentes que crescem no próprio local ou nas suas vizinhanças e via secundária – trata-se dos grãos que são carregados pela água.

Transporte através do vento

A dispersão e deposição eólica podem ser grandemente influenciadas pela ação de fatores físicos e climáticos como: temperatura, precipitação pluviométrica

ca, turbulência e o próprio vento. Normalmente, considera-se como ventos de superfície aqueles que podem atingir uma altura aproximada de 20 m e cujas velocidades aumentam com a altura, ou seja, os ventos que passam sobre a vegetação herbácea possuem uma velocidade menor do que aqueles que sopram na copa das árvores. Por outro lado, os ventos de maior velocidade, ao se encontrarem com as árvores, agem como se tivessem encontrado um obstáculo, isto é, sofrem desaceleração e sobre as árvores formam-se pequenas áreas de turbulência, que são movimentos de ventos em formato circular (Salgado-Labouriau, 1994).

Os grãos de pólen que constituem os componentes da chuva polínica e do dossel são os que conseguem atingir as maiores altitudes e passam a viajar em alturas acima da copa das árvores onde os ventos atingem uma velocidade estimada de 4-10 m/s. Estes são grãos que conseguem ser transportados por grandes distâncias, como os das espécies arbóreas anemófilas e os que possuem sacos aeríferos, os quais depositam-se, geralmente, quando a massa de ar perde velocidade ou devido à ação das chuvas. Existem, também, algumas espécies de árvores cujos grãos entomófilos estão expostos a uma altura tal que uma parcela dos mesmos é capturada pelas correntes de ar turbulento e, em consequência, sua deposição se dará em locais distantes da área fonte (Jackson, 1994).

Os grãos de espécies herbáceas anemófilas costumam ser transportados por pequenas distâncias, pois são levados pelas massas de ar do estrato inferior as quais atingem pequenas velocidades (aproximadamente 0,5-1,5 m/s). Entretanto, deve-se considerar a possibilidade de que alguns destes grãos possam ser capturados pelas correntes de convecção e ser transportados por longas distâncias (Tauber, 1967).

Há ainda uma porção de ventos, com velocidades em torno de 2-6 m/s, que passam entre os troncos das árvores, transportando grãos que fazem parte da via tronco ou fuste. Esta situação pode ser evidenciada em matas de coníferas onde as árvores são espaçadas ou em matas tropicais decíduas. Porém, em matas úmidas e com densidade arbórea alta, o vento não consegue penetrar e, portanto, este modo de dispersão polínica torna-se ineficaz. Além disso, estudos realizados por Raynor *et al.* (1974, 1975) não conseguiram identificar com clareza o papel desempenhado por esta via de transporte, pois, segundo estes autores, há um contínuo intercâmbio de pólen ao longo do gradiente vertical das florestas.

Pode-se estabelecer uma relação aproximada entre a via de transporte e a distância percorrida pelos grãos. Os pólenes de vegetação herbácea depositam-se no próprio local onde vivem ou no máximo são transportados num raio de distância de 0,5 km (Krasilov, 1975; Bradley, 1985). No caso do Estado do Rio Grande do Sul, esses grãos merecem uma atenção especial, uma vez que 37% da superfície total do estado corresponde aos campos naturais (Boldrini, 1997) constituídos por uma grande diversidade florística onde ocorrem aproximadamente 800 espécies de gramíneas e 200 de leguminosas (Mohrdeiek, 1980).

Alguns grãos, como os dispersos pelo dossel, pela via tronco ou fuste ou através da água, conseguem viajar, em média, de 0,5 a 10 km (Krasilov, 1975) e são considerados extra-locais.

Os grãos de espécies arbóreas anemófilas são normalmente dispersos pelas vias de chuva polínica ou de dossel e conseguem viajar maiores distâncias, ou seja, são transportados no intervalo de 10 a 100 km (Krasilov, 1975) e constituem os representantes da vegetação regional.

Existem ainda outros grãos que conseguem flutuar por mais de 100 km e formam o grupo dos grãos transportados a longas distâncias ou também denominados de extra-regionais. No Rio Grande do Sul, por exemplo, é costumeiro encontrarem-se grãos de *Alnus* e *Nothofagus* que são transportados pelo vento Mi-nuano (ventos de Sudoeste) desde o noroeste argentino até o sul do Brasil (Roth, 1990; Neves, 1991, 1998).

Levando-se em consideração as categorias de pólen conforme a distância percorrida pelos mesmos, pode-se inferir que o tamanho da área a ser estudada irá refletir a vegetação local, extra-local ou regional. Jacobson & Bradshaw (1981), trabalhando com dispersão polínica relacionaram o modo de dispersão, o tamanho do sítio deposicional e com o provável tipo de vegetação que estará representado nas análises polínicas. Em sítios deposicionais de tamanho pequeno haverá uma excelente representatividade dos grãos oriundos da vegetação local. Em locais de áreas maiores haverá grandes chances de serem encontrados grãos da vegetação extra-local e regional, o que propicia uma reconstituição fitofisionômica mais abrangente e fidedigna. Sobretudo em estudos que têm por objetivo reconstituições paleoclimáticas, o tamanho do sítio deposicional reveste-se de muita importância, uma vez que pequenas áreas podem apenas estar refletindo efeitos locais e não mudanças climáticas de grandes amplitudes.

Transporte através da água

Até o momento poucos estudos foram realizados sobre transporte hídrico de esporomorfos e, em condições de laboratório, o número de pesquisas é ainda menor. Isto deve-se ao fato de que inicialmente os estudos em palinologia foram basicamente realizados em turfeiras (Langerheim, 1901; Weber, 1918 *apud* Saenz, 1978), onde a principal fonte de pólen é a via aérea. Com o avanço das pesquisas palinológicas, novos sítios deposicionais passaram a ser estudados. Assim, somente mais tarde o transporte polínico através da água adquiriu maior importância. O transporte fluvial é a principal fonte de pólen para depósitos de planícies de inundação, estuários, lagunas, deltas e depósitos marinhos. Todavia, o entendimento dos fatores tafonômicos que atuam durante o transporte de palinomorfos, em ambientes hidrodinâmicos, tem apresentado controvérsias e não há, ainda, resultados consensuais.

Para a maioria dos autores o grão de pólen, após umedecido, está sujeito aos processos hidrodinâmicos, comportando-se como qualquer outra partícula clástica e, por seu tamanho diminuto, praticamente inexistem problemas de abrasão mecânica durante o transporte na água. Groot (1966) conseguiu relacionar o número de grãos de pólen transportados pelas correntes fluviais e a quantidade

de partículas em suspensão, demonstrando que os dois são dispersos de modo similar. Logo, a variação na quantidade de grãos, em ambientes aquáticos, regula-se basicamente por três fatores: velocidade de fluxo no sítio deposicional, quantidade de grãos depositados na superfície da água e velocidade de fluxo dos rios tributários.

Experimentos realizados por Holmes (1990), mostraram que em rios com velocidade de fluxo acima de 0,30 m/s, a distribuição dos grãos em suspensão torna-se uniforme tanto na profundidade quanto na distância, ao longo do canal. Entretanto, Tschudy (1969) e Holmes (1990) consideram que o tamanho dos esporomorfos depositados diminui a medida em que aumenta a distância transportada e que grãos bissacados, embora grandes, são capazes de boiar por períodos maiores de tempo, devido à presença de sacos aeríferos. Este mesmo comportamento foi também encontrado em alguns esporomorfos, como por exemplo no gênero *Lycopodium*, o qual possui na esporoderme uma cobertura oleaginosa que propicia, a estes tipos de esporos, um tempo maior de flutuação, permitindo-lhes, dessa forma, serem transportados por grandes distâncias (Balick & Beitel, 1988). Além disso, segundo Havinga (1964), os esporos têm uma maior resistência à oxidação do que determinados grãos de pólen e, vivem justamente em ambientes úmidos, o que os predispõe ao transporte hídrico. A conjunção destes fatores se traduz no fato de que, normalmente, há uma boa representatividade de esporomorfos em ambientes fluviais e/ou lacustres conforme pode ser observado nos trabalhos de Cordeiro (1991), Meyer *et al.* (2000) e Bauermann *et al.* (2000). Por outro lado, experimentos realizados por Hopkins (1950), utilizando grãos monocarpados ou monoporados demonstraram que estes são rapidamente incorporados à água já que incham, devido à absorção de água pelas aberturas, e, portanto, estão sujeitos a transporte em pequenas distâncias.

A quantidade de grãos depositados na superfície da água, possui relação direta com os seguintes fatores: proximidade da vegetação, tipos de comunidades vegetacionais, fenologia e quantidade de pólen produzida por espécie. Woo *et al.* (1998) trabalhando em uma laguna, identificaram a vegetação marginal como a principal fonte de grãos de pólen. A concentração polínica depositada vai diminuindo paulatinamente até um limite de 5-7 km da área-fonte. Assim, os rios tributários podem atuar no sentido de diluir a influência de uma determinada assembléia polínica, ou, mascarar resultados, caso tragam um grande aporte de esporomorfos oriundos de comunidades vegetacionais não existentes ou raras na área fonte.

Contudo, mesmo após a deposição, os grãos de pólen ainda estão sujeitos à ação de fatores físicos que podem ocasionar um novo transporte dos mesmos. Por exemplo, alguns pólenes podem ser arrastados novamente por alguma corrente fluvial mais turbulenta, como ocorre em períodos de chuvas mais intensas ou podem, inicialmente, ter permanecido aderidos a partículas sedimentares de tamanho grande, podendo, inclusive, voltar a se misturar com as pequenas partículas em suspensão.

Ambientes de sedimentação

Grãos de pólen disponíveis para estudos palinológicos podem ser encontrados nos mais variados ambientes. Porém, no momento de realizar interpretações sobre as associações polínicas fósseis, é importante ter o conhecimento da natureza do sítio deposicional, pois o tipo de sedimento afeta o modo de preservação e o transporte dos mesmos. Os principais ambientes deposicionais que podem ser considerados propícios para trabalhos em palinologia de Quaternário, são o marinho, o lacustre, o fluvial e o turfáceo.

Ambiente marinho

O transporte dos grãos de pólen até o mar realiza-se através de ventos e/ou de corrente fluvial. Os grãos transportados via aérea podem ser carregados no mar até o limite aproximado de 50-100 km e, segundo Erdtman (1943) e Dyakowska (1948), 90% destes são depositados até o limite máximo de 100 km mar adentro.

As correntes fluviais formam uma importante fonte de material polínico para sedimentos marinhos. Durante os estágios de mar regressivo, há uma maior área de Plataforma Continental emersa e, conseqüentemente, um maior aporte de sedimentos finos e de grãos de pólen e esporos. Por outro lado, durante estágios de mar transgressivo diminui a área plataformal e a influência fluvial no registro sedimentológico torna-se menor. O estudo polínico de sedimentos marinhos possui um papel importante na reconstrução paleoambiental, uma vez que podem ser obtidos testemunhos bastante profundos e de boa qualidade, os quais não estão sujeitos à oxidação causada por fortes secas, como pode ocorrer em outros tipos de ambiente (Behling *et al.*, 2000).

Ambiente lacustre

Em lagos há dois principais caminhos de chegada de grãos de pólen: via aérea e via aquática. O transporte de grãos pelo ar é importante, sobretudo, para lagos onde são válidos os princípios básicos estabelecidos por Jacobson & Bradshaw (1981), ou seja, em lagos de tamanho pequeno, com menos de 100 m de diâmetro, haverá um predomínio de grãos de origem local ou extra-local. À medida que o lago tem sua área aumentada haverá maior representatividade de componentes regionais e/ou extra-regionais.

O registro dos grãos anemófilos, em sedimentos oriundos de fundo de lago, pode estar influenciado também pela vegetação existente ao redor do mesmo. Se nas margens do lago estiver crescendo vegetação herbácea, os efeitos das correntes aéreas serão maiores. Porém, se ele estiver rodeado por florestas, pode ser que as árvores atuem como um quebra-vento, dificultando a deposição de certos grãos anemófilos (McLennan & Mathewes, 1984). A presença de espécies arbóreas próximas da margem dos lagos não assegura, entretanto, que os

grãos estarão representados nos registros polínicos, uma vez que eles podem ser preferencialmente transportados pelos ventos turbulentos ou serem entomófilos. Nos sistemas estuarinos, por outro lado, o modo de deposição normalmente está na dependência do tipo de assembléia polínica transportada pelos rios tributários, uma vez que os mesmos são os principais vetores de distribuição dos grãos de pólen depositados neste tipo de ambiente (Debusk Jr., 1997).

Após a deposição dos grãos de pólen no corpo d'água, eles ainda podem sofrer outros tipos de processos físicos como resuspensão e mistura. Em lagos de zonas frias e com grande profundidade é comum o aquecimento diferencial da coluna de água, o que pode ocasionar correntes de convecção fazendo com que alguns grãos passem a flutuar novamente. Independentemente da temperatura e clima, as margens de um lago estão sujeitas à ação do vento e das ondas, que também ocasionam resuspensão e mistura de material polínico. Davis (1968), trabalhando em um lago de 10.000 m² e com profundidade máxima de 10 m, constatou que a maioria dos grãos era redepositada, de duas a quatro vezes, antes de ser finalmente depositada. Este processo de retrabalhamento pode ser promovido, também, pela fauna bentônica, a qual escava diferencialmente sedimentos macios e duros. Os buracos de maior profundidade são realizados nos sedimentos macios, o que pode causar mistura de grãos com diferentes idades (Davis, 1967). Pode-se inferir, portanto, que a composição florística de uma assembléia polínica de origem lacustre é um sistema complexo e que está relacionada aos dois diferentes modos de distribuição, hídrico e anemófilo, além de refletir os processos tafonômicos diferenciais a que cada espécie está sujeita durante seu transporte (Debusk Jr., 1997).

Ambiente fluvial

Para fins de estudos palinológicos, considerou-se o ambiente fluvial com base no processo de sedimentação que ocorre externamente ao canal, ou seja, na planície de inundação, que é a faixa do vale fluvial composta por sedimentos pelíticos, bordejando os diques marginais do curso de água. Esta faixa é periodicamente inundada pelas águas de transbordamento, provenientes do rio. Os processos de sedimentação, decorrentes do transbordamento fluvial, permitem a identificação de elementos geomorfológicos característicos como:

a) Diques marginais

Os diques marginais são as saliências alongadas compostas por sedimentos que bordejam os canais fluviais e se formam quando o fluxo de água ultrapassa as margens do canal. Se a velocidade da água for alta esses diques serão basicamente formados por areias médias e finas, que se depositam nas margens dos rios devido à rápida diminuição do fluxo da água. Entretanto, se a velocidade da água for lenta, somente as argilas e certos colóides sairão do leito do rio. Por-

tanto, a taxa de sedimentação dessas partículas diminui em direção oposta ao canal fluvial.

Os diques que não estão cobertos pelas águas dos rios, estão sujeitos às intempéries impostas pelas águas das chuvas que os recobrem somente em momentos de grandes enxurradas. Devido ao tipo de sedimento depositado, areias médias e finas, estes locais normalmente não se mostram adequados para a preservação polínica, uma vez que são ambientes oxidantes. Além do mais, a quantidade de pólen depositada nestes tipos de sedimentos é muito influenciada pelos períodos de cheia dos rios e, de certa maneira, reflete a abundância de pólen daquele momento. Quando o rio retorna ao seu volume normal, os grãos, levados para a planície de inundação, ficam expostos ao meio ambiente e passíveis de sofrer algum tipo de degradação.

b) Depósitos de recobrimento ("Crevasse splay")

É o nome que recebem os sedimentos que são transportados pelas cheias, e que se depositam em formato de leque, devido ao rompimento dos diques. Devido ao intenso retrabalhamento sofrido por estes sedimentos, estes locais mostram-se inadequados para o desenvolvimento de estudos palinológicos.

c) Bacia de inundação

É formada pelas partes da planície de inundação consideradas como as mais planas e pouco drenadas. Apresentam acúmulos de sedimentos finos de forma contínua e com longa duração, exibindo taxa de sedimentação em torno de 1-2 cm a cada período de cheia. Este é o local preferencial para uma hidratação mais prolongada e quase permanente da planície de inundação, formando um ecossistema de brejos tropicais (Rodrigues, 2000). Esta densa vegetação propicia a incorporação de grandes taxas de matéria orgânica nestes locais. Esta matéria orgânica pode ir se acumulando em associação com silte e argila depositados na época das enchentes, constituindo as turfeiras.

Ambiente turfáceo

Turfeira é a denominação que recebem ambientes constituídos por materiais esponjosos provenientes de restos vegetais que podem apresentar variados graus de decomposição. O processo de desenvolvimento de uma turfeira inicia-se pelo preenchimento de uma depressão com restos vegetais, sobretudo de hidrófitos que viviam no local. À medida que estes vão colmatando o ambiente deposicional, inicia-se a degradação da matéria orgânica pela ação de bactérias e fungos aeróbicos. Posteriormente, com a escassez de oxigênio, o processo de oxidação é menor e observa-se a formação de água, dióxido de carbono, gás amoníaco e metano, os quais constituem o húmus. Devido ao consumo de oxigênio, o ambiente torna-se ainda mais redutor, e sobrevivem nele somente algumas bactérias

anaeróbicas que liberam gás metano, gás sulfídrico, amônia e hidrogênio, como produtos de seu metabolismo. Como resultado final desse processo há formação de um solo turfáceo que permite o desenvolvimento de vegetais herbáceos e posteriormente até indivíduos arbóreos.

No decorrer do processo de formação de uma turfeira é importante que certas características ambientais estejam presentes, tais como alto teor de umidade que propicia a formação de ambiente anaeróbico, e alta taxa de acidez, que impede o desenvolvimento excessivo de microorganismos. Mas mesmo sob condições anóxicas, muitos compostos orgânicos ainda podem ser fermentados. Genericamente podemos dizer que, dentre os compostos químicos vegetais, as resinas, ceras e gorduras sofrem pequenas transformações químicas durante o processo de formação de turfeiras, enquanto a celulose, a lignina e as proteínas estão sujeitas a grandes alterações. A celulose é transformada em carboidratos solúveis (dióxido de carbono, água e oxixeluloses), a lignina degrada-se em celulose e estruturas benzênicas aromáticas e, as proteínas, em aminoácidos. Porém, devido à natureza química da esporoderme, o grão de pólen não sofre qualquer tipo de fermentação.

Estima-se que anualmente em cada hectare de turfa depositam-se em torno de 6 a 10 kg de grãos de pólen, o que perfaz uma média de 15 a 20.000 grãos/ano/cm² ou 50 grãos/dia/cm², transportados por via atmosférica, da vegetação local e adjacências (Margalef, 1983), os quais vão sendo paulatinamente depositados. Sob o ponto de vista palinológico, a deposição temporal e seqüencial dos grãos de pólen em turfeiras as tornam excelentes áreas para desenvolvimento de trabalhos que objetivem a reconstituição vegetal e/ou climática.

As turfeiras, após estabelecidas, podem basicamente ser divididas em três regiões: zona compactada, moderadamente compactada e zona não compactada. Zona compactada é a denominação que a camada inferior recebe, a qual é permanentemente anaeróbica e a taxa de apodrecimento é muito baixa. Acima desta camada, em direção à superfície, encontra-se a zona moderadamente compactada, onde a taxa de decomposição é baixa e ocasionalmente pode ser aeróbica. A camada superficial é aquela não compactada, onde devido ao contato com o ar atmosférico, o pólen está sujeito a degradação (alta taxa de apodrecimento dos grãos), havendo ainda a possibilidade de algum movimento vertical de grãos. Devido ao caráter de baixa energia destes locais, depositam-se neles somente sedimentos finos, o que limita o acesso ao oxigênio, aumentando as chances de preservação dos esporomorfos, além de tornar o local praticamente impermeável. Logo, os esporomorfos possivelmente estarão depositados de maneira estratificada, sendo provável que as mudanças detectadas nas concentrações polínicas ao longo do perfil sedimentar estejam refletindo unicamente as trocas ocorridas nas comunidades vegetacionais.

Considerações finais

Os estudos palinológicos baseiam-se no fato de que os grãos de pólen possuem características morfológicas típicas para determinadas categorias taxonômicas. Tal fato, aliado ao alto poder de preservação da exina, faz com que o pólen torne-se um excelente instrumento para a reconstituição da história vegetacional pretérita do Quaternário, quando os grãos depositam-se em locais apropriados. Pode-se inferir que algumas condições básicas devem ser observadas quando se deseja tentar fazer algum tipo de reconstituição da paleovegetação. Deve-se preferencialmente trabalhar com ambientes ácidos, redutores e de baixa energia. Ambientes que não atendam tais critérios podem ser utilizados, mas, deve-se lembrar que, neste caso, talvez estejam representados somente os palinomorfos que resistiram às situações desfavoráveis à preservação dos mesmos. Em locais de processos hidrodinâmicos instáveis (ambientes de alta energia) pode estar ocorrendo, por exemplo, apenas registro parcial das associações polínicas, uma vez que muitos grãos podem ser carregados durante os períodos de cheia ou, pelo contrário, serem oxidados em períodos de seca. É importante lembrar que o tamanho do sítio deposicional reveste-se de importância, pois em locais de área pequena, possivelmente no registro palinológico haverá predomínio da vegetação local, sobretudo em regiões de vegetação herbácea, a qual predominantemente apresenta síndrome anemófila. Estes sítios deposicionais, por suas particularidades, necessitam de uma interpretação palinológica diferenciada dos demais. Por outro lado, trabalhos palinológicos que também tenham por objetivo a identificação de paleoclimas devem estar inseridos em ambientes adequados, ou seja, locais que sofreram influência do clima e conservaram as marcas dessas transformações em algum tipo de suporte material (sedimentos, conchas, esqueletos e madeira, entre outros) ao qual posteriormente os pesquisadores possam ter acesso. Porém, para que se possa analisar tais dados é necessário ainda que se consiga associar os registros climáticos e suas mudanças a uma escala temporal e assim tentar estabelecer relações entre o clima passado e o presente (Foucault, 1993).

A determinação botânica dos grãos de pólen irá permitir a reconstrução das paleopaisagens e a identificação das transformações sofridas pelas mesmas ao longo dos milênios. Contudo, deve-se ter em conta que a palinologia não permite a reconstrução florística das comunidades vegetacionais, uma vez que, por exemplo, a ausência ou a pouca representatividade de certos grãos não implica em ausência ou sub-representatividade na vegetação. Por outro lado, alguns grãos atuam como indicadores polínicos refletindo as alterações ambientais e suas conseqüências nas comunidades vegetacionais.

Observa-se que, no Rio Grande do Sul, há poucos trabalhos desenvolvidos no que diz respeito à palinologia de Quaternário, mas existe uma carência maior ainda na área de tafonomia de grãos de pólen. O entendimento dos processos tafonômicos, bem como da relação entre as associações polínicas depositadas e a vegetação atual, podem contribuir para uma melhor interpretação das

análises polínicas fósseis e a conseqüente predição do futuro, como também poderão fornecer subsídios para a elaboração de modelos de transporte polínico.

Referências bibliográficas

- BALICK, S. & BEITEL, J. 1988. *Lycopodium* spores found in condom dusting agent. *Nature* 33: 591.
- BAUERMANN, S.G.; MARQUES-TOIGO, M. & ASHRAF, A.R. 2000. Estudos palinológicos em sedimentos modernos no banhado Domingos Petrolini, Rio Grande do Sul, Brasil. In: Simpósio Argentino de Paleobotânica y Palinologia, 11. *Resúmenes...* Tucumán, p.39.
- BEHLING, H.; NEGRELLE, R.R.B. & COLINVAUX, P.A. 1997. Modern pollen rain data from the tropical Atlantic rain forest, reserva Volta Velha, South Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 97: 287-299.
- BEHLING, H.; ARZ, W.A.; PÄTZOLD, J. & WEFER, G. 2000. Late Quaternary vegetational and climate dynamics in northeastern Brazil, inferences from marine core GeoB 3104-1. *Quaternary Science Review* 19: 981-994.
- BOLDRINI, I.I. 1997. Campos do Rio Grande do Sul: Caracterização Fisionômica e Problemática Ocupacional. *B. Inst. Bioc.* 56: 1-39.
- BRADLEY, R.S. 1985. *Quaternary Paleoclimatology. Methods of Paleoclimatic reconstruction*. Winchester, Allen & Unwin, 471p.
- CHÂTEAUNEUF, J.J. & REYRE, Y. 1974. *Éléments de palynologie. Applications géologiques*. Genève, Université de Genève, 345p.
- COLINVAUX, P.; OLIVEIRA, P. E. de & PATIÑO, J.E.M. 1999. *Amazon Pollen Manual and Atlas – Manual e Atlas Palinológico da Amazônia*. Amsterdam, Hardwood Academic, 332p.
- CORDEIRO, S.H. 1991. *Palinologia de sedimentos da Lagoa dos Patos. Porto Alegre*. Dissertação (Mestrado em Geociências). Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio grande do Sul. Porto Alegre. 220f.
- CRONQUIST, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. The New York Botanical Garden, USA, 555p.
- DAVIS, M.B. 1967. Pollen deposition in lakes as measured by sediment traps. *Bulletin of Geological Society of America* 78: 849-858.
- DAVIS, M.B. 1968. Pollen grain in lake sediments: redeposition caused by seasonal water circulation. *Science* 162: 796-799.
- DAFNI, A. 1981. *Pollination ecology. A practical approach*. Oxford, IRL, 250p.
- DEBUSK JR., G.H. 1997. The distribution of pollen in the surface sediments of Lake Malawi, Africa, and the transport of pollen in large lakes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 97: 123-153.
- DYAKOWSKA, J. 1948. The pollen rain on the sea and on the coasts of Greenland. *Bull. Acad. Sci. Letters, Ser. B, Nat. Sci.* 1: 25-33.
- EFREMOV, J.A. 1940. Taphonomy: new branch of paleontology. *Pan Am. Geol.* 74: 81-93.
- ERDTMAN, G. 1943. *An introduction to pollen analysis*. Massachusetts, Almqvist & Wiksell, (The Chronica Botanica), 239p.
- GROOT, J.J. 1966. Some observations in pollen grains of the Delaware River. *Marine Geology* 4: 387-395.
- FALL, P.L. 1992. Spatial patterns of atmospheric pollen dispersal in the Colorado Rocky Mountains, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology* 74: 293-313.
- FOUCAULT, A. 1993. *O clima. História e devir do meio terrestre*. Lisboa, Instituto Piaget, 303p.

- HAVINGA, A.J. 1964. Investigation into the differential corrosion susceptibility of pollen and spores. *Pollen et spores* 4: 621-635.
- HJELLE, K. L. 1997. Relationships between pollen and plants in human-influenced vegetation types using presence-absence data in western Norway. *Review of palaeobotany and Palynology* 99: 1-16.
- HOLMES, P.L. 1990. Differential transport of spores and pollen: a laboratory study. *Rev. Paleobot. Palynol.* 64: 289-296.
- HOPKINS, J.S. 1950. Differential pollen flotation and deposition of conifers and deciduous trees. *Ecology* 31: 633-641.
- JACOBSON, G.L. & BRADSHAW, R.H.W. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. *Quaternary Research* 16: 80-96.
- JACKSON, S.T. 1994. Pollen and spores in Quaternary lake sediments as sensor of vegetation composition: theoretical models and empirical evidence. In: TRAVERSE, A. (ed.). *Sedimentation of organic particles*. Cambridge, Cambridge University, 344p.
- KRASILOV, V.A. 1975. *Paleoecology of terrestrial plants. Basic principles and techniques*. New York, John Wiley & Sons, 283p.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Barcelona, Ediciones Omega, 1010p.
- MCLENNAN, D.S. & MATHEWES, R.W. 1984. Pollen transport and representation in the coast mountains of British Columbia: I. Flowering phenology and aerial deposition. *Canadian Journal of Botany* 62: 2154-2164.
- MEYER, K.E.B.; REICHHART, K.; ASHRAF, A.R.; MARQUES-TOIGO, M. & MORSBRUGGER, V. 2000. Considerations about the paleoenvironmental evolution during the Holocene in south margin of Lagoa Itapeva in Northern Coastal Plain of Rio Grande do Sul State, Brazil: palynological, geochemical and sedimentary records. In: Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, 11. *Resúmenes...* Tucumán, p.73.
- MOLINA, R.T.; RODRÍGUEZ, A.M.; PALACIOS, I.S. & LÓPEZ, F.G. 1996. Pollen production in anemophilous trees. *Grana* 35: 38-46.
- MOHRDIECK, K.H. 1980. Formações campestres do Rio Grande do Sul. In: FARSUL, *Seminário sobre pastagens "de que pastagens necessitamos"*. Porto Alegre, p.18-27.
- MOORE, P.D.; WEBB, J.A. & COLLINSON, M.E. 1998. *Pollen analysis*. England, Blackwell, 216p.
- NAIR, P.K.K. 1964. A pollen analytical study of Indian honeys. *J. Indian Bot. Soc.* 43: 171-179.
- NAIR, P.K.K.; CHATUVERDI, M.; MURTHY, G.V.S. & DUTRA, K. 1986. *Eucalyptus* as a factor in aerobiology & allergy in India. *Journal of Palynology* 22: 59-64.
- NEVES, P.C.P. das. 1991. *Palinologia de sedimentos de uma mata tropical paludosa em terra de Areia, Planície Costeira Norte, Rio Grande do Sul, Brasil*. Dissertação (Mestrado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 232f.
- NEVES, P.C.P. das. 1998. *Palinologia de sedimentos quaternários no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil: Guaíba e Capão de Leão*. Tese (Doutorado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 513f.
- NEWSTRON, L.E. & FRANKIE, G.W. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotemas* 26(2): 141-159.
- RAYNOR, G.S.; HAYES, J.V. & ODGEN, E.C. 1974. Particulate dispersion into and within a forest. *Boundary-Layer Meteorology* 7: 429-456.
- RAYNOR, G.S.; HAYES, J.V. & ODGEN, E.C. 1975. Particulate dispersion from sources within a forest. *Boundary-Layer Meteorology* 9: 257-277.
- RHEINHEIMER, G. 1987. *Microbiología de las aguas*. Zaragoza, Editorial Acricibia, 299p.

- RODRIGUES, R.R. 2000. Florestas ciliares? 6.1. Uma discussão nomenclatural das formações ciliares. In: Rodrigues, R.R.; Leitão Filho, H.de F. (eds.). *Matas ciliares – conservação e recuperação*. São Paulo, Edusp/Fapesp, 320p.
- ROTH, L. 1990. *Palinologia de uma turfeira do Parque Nacional de Aparados da Serra, Planalto Leste do Rio Grande do Sul, Brasil*. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas, Botânica). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 223f.
- SAENZ, C. 1978. *Polen y esporas*. H. Madrid, Blume Ediciones, 219p.
- SALGADO-LABORIAU, M.L. 1994. *História ecológica da Terra*. São Paulo, Edgard Blücher, 307p.
- SANTOS, R. P. 2000. *Ontogenia da esporoderme em Ilex paraguariensis A. St. Hil. (Aquifoliaceae)*. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas, Botânica). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 160f.
- SMITH, E.G. 1990. *Sampling and identifying allergenic pollens and molds*. Texas, Blewstone Press, 196p.
- TAUBER, H. 1967. Differential pollen dispersion and filtration. In: CUSHING, E. & WRIGHT, J.(eds.). *Quaternary paleoecology*. London, Yale University Press., 433p.
- TSCHUDY, R. H. 1969. Applied palynology. In: TSCHUDY, R.H. & SCOTT, A.(eds.). *Aspects of palynology*. Usa, John Wiley & Sons Inc., 510p.
- VINCENS, A.; SEMMANDA, I.; ROUX, M. & JOLLY, D. 1997. Study of the modern pollen rain in Western Uganda with a numerical approach. *Review of Palaeobotany and Palynology* 96: 145-168.
- WOO, H.J.; OERTEL, G.F. & KEARNEY, M.S. 1998. Distribution of pollen in surface sediments of a barrier-lagoon system, Virginia, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology* 102: 289-303.