

# SOJA E ABELHAS

Decio Luiz Gazzoni

**Embrapa**

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária  
Embrapa Soja  
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*



# **SOJA E ABELHAS**

*Decio Luiz Gazzoni*



*Versão traduzida para o Português*

**Embrapa**  
*Brasília, DF*  
2017

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

**Embrapa Soja**

Rod. Carlos João Strass, s/n, Acesso Orlando Amaral, Distrito de Warta  
Londrina, PR, Brasil  
CEP 86001-970  
Caixa Postal 231  
Fone: (43) 3371 6000  
www.embrapa.br  
www.embrapa.br/fale-conosco/sac/

**Unidade responsável pelo conteúdo**

Embrapa Soja

**Comitê Local de Publicações**

Presidente: *Ricardo Vilela Abdelnoor*

Secretária-Executiva: *Regina Maria Villas Bôas de Campos Leite*

Membros: *Alvadi Antonio Balbinot Junior, Claudine Dinali Santos Seixas, José Marcos Gontijo Mandarin, Fernando Augusto Henning, Liliane Márcia Hertz Henning, Maria Cristina Neves de Oliveira, Norman Neumaier e Vera de Toledo Benassi*

Supervisão editorial: *Vanessa Fuzinato Dall'Agnol*

Normalização bibliográfica: *Ademir Benedito Alves de Lima*

Editoração eletrônica e capa: *Vanessa Fuzinato Dall'Agnol*

Fotos da capa: *Decio Luiz Gazzoni*

**1ª edição**

1ª impressão (2017): 2.000 exemplares

**Todos os direitos reservados**

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte,  
constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)**

Embrapa Soja

---

Gazzoni, Decio Luiz.

Soja e abelhas / Decio Luiz Gazzoni. – Brasília, DF : Embrapa, 2017.

151 p. : il. color. ; 21,6 cm x 27,9 cm.

Publicado anteriormente como: Soybean and Bees

ISBN 978-85-7035-674-1

1. Soja. 2. Polinização. 3. Abelha. I. Título.

CDD 633.34

# AUTOR

---

## **Decio Luiz Gazzoni**

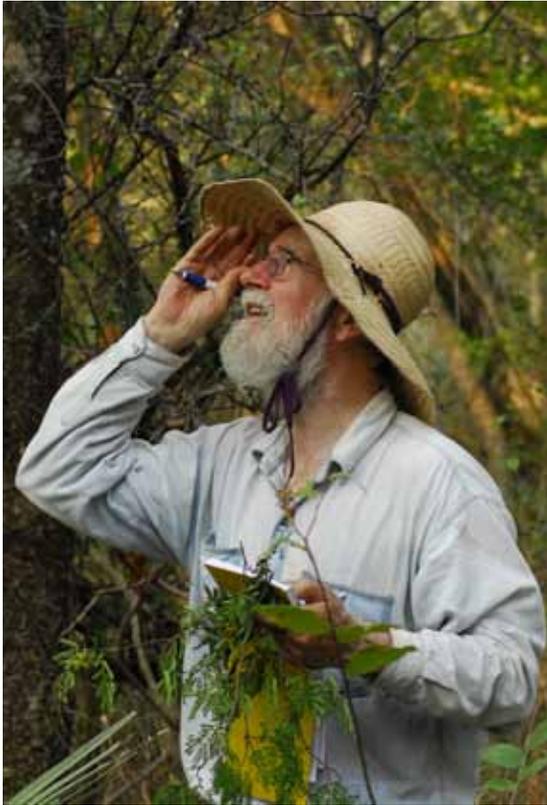
Engenheiro Agrônomo

M.Sc. em Entomologia

Pesquisador da Embrapa Soja

Londrina, PR

Foto: Paulo Robson de Souza



Este livro é dedicado ao meu amigo de longa data, Engenheiro Agrônomo **Dr. Arnildo Pott**, ex-cientista da Embrapa, atualmente professor de Botânica da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul. Ele é um estudioso de botânica mundialmente reconhecido, cuja sabedoria, conhecimento, contribuição científica, dedicação, atitude e esforço sempre admirei.





# APRESENTAÇÃO

O Brasil, alinhado com os esforços internacionais, tem realizado vários estudos e atividades com vistas à conservação e uso sustentável de polinizadores. A perda de habitat primário desses agentes, em grande parte devido à supressão da vegetação nativa para múltiplos usos, constitui uma das maiores ameaças para os serviços de polinização dos ecossistemas. As ações para reversão do problema estão em curso. Por exemplo, em termos de políticas públicas, a Lei Florestal brasileira pode, potencialmente, favorecer o serviço de polinização ambiental, fornecendo abrigo e alimento para polinizadores. A Embrapa está comprometida com o estudo e a quantificação dessa contribuição.

Na Embrapa, a crescente atenção dada a essa questão sublinha a necessidade de expandir o uso de tecnologias, processos e estruturas para garantir que os serviços de polinização sejam favorecidos. Estudos estão sendo desenvolvidos para o monitoramento contínuo, a caracterização de polinizadores e sua contribuição para os sistemas de produção agrícola praticados no país. É necessária atenção especial para monitorar e estudar as consequências do desmatamento e do uso inadequado de agrotóxicos na agricultura, bem como de outros processos que possam representar uma desvantagem para o serviço ambiental de polinização.

Além disso, a Embrapa entende que a polinização tem grande valor para a produção agrícola e para o meio ambiente. O equilíbrio dos ecossistemas depende da fertilidade do solo, da não contaminação da água e do ar, da decomposição dos resíduos e da reciclagem, bem como da desaceleração no ritmo dos eventos meteorológicos extremos e catástrofes naturais. Por isso, todos os esforços para entender e garantir a integridade dos serviços ambientais representa um grande benefício para a existência humana no planeta.

A agricultura de pequena escala, realizada em espaços pequenos ou em sistemas orgânicos de produção, pode ser conduzida sem o uso de agrotóxicos, sob certas circunstâncias. Por outro lado, os agrotóxicos constituem uma contribuição importante para a agricultura em larga escala, devido a razões operacionais e econômicas, embora a sua aplicação deva seguir as recomendações das boas práticas agrícolas. Portanto, os sistemas de produção devem ser melhorados para favorecer a ação de inimigos naturais e de polinizadores.

Consequentemente, o manejo de áreas agrícolas deve contar com práticas que favoreçam a presença e a permanência de insetos benéficos nos campos de cultivo, com ênfase nas populações de polinizadores. A adoção de boas práticas agrícolas, tais como manejo integrado de pragas (MIP), significa menores custos de produção e menor risco de perturbação dos ecossistemas. Também, é importante mencionar que a Embrapa, historicamente, mantém diretrizes para apoiar o contínuo desenvolvimento e utilização de programas de manejo de

pragas, com o objetivo de minimizar os danos de pragas para as culturas, com redução dos custos de produção e do impacto ambiental negativo.

Nesse particular, a Embrapa sempre manteve uma clara diretriz de preocupação ambiental nas tecnologias desenvolvidas por seus cientistas. E, mais recentemente, foi incorporado ao seu programa um Arranjo de Pesquisa - um conjunto de projetos correlacionados - chamado Poliagro, que visa harmonizar os sistemas de produção existentes ou futuros, com o serviço ambiental de polinização. Outros Arranjos de projetos, tais como A.B.E.L.H.A e SA (Serviços Ambientais) complementam o tema central do Poliagro, na busca por sistemas de produção agrícola mais favoráveis ao serviço ambiental de polinização.

O Poliagro integrará as redes de investigação existentes, ou criará novas redes, envolvendo institutos e universidades no Brasil e no exterior, sob a coordenação da Embrapa, gerando processos e tecnologias para auxiliar os agricultores e subsidiar políticas públicas, com foco na criação de um ambiente favorável para o serviço de polinização. Além de ser uma demanda generalizada na sociedade, os estudos a serem realizados pelo POLIAGRO estão totalmente em linha com as preocupações dos agricultores e suas organizações, bem como dos órgãos governamentais como os Ministérios do Meio Ambiente (MMA), da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA) e da Ciência, Tecnologia, Inovações e Comunicações (MCTIC).

O Livro Soja e Abelhas constitui uma revisão bibliográfica do processo de polinização na soja, cujo recente aumento da produtividade, fundado em inovações tecnológicas, depende de um manejo eficiente da cultura. A soja é a cultura mais importante do país, ocupando grandes áreas, portanto com maior consumo de agrotóxicos, aspectos que podem afetar negativamente o serviço ecossistêmico de polinização, o qual, por outro lado, beneficia também outras culturas adjacentes, cultivadas na paisagem agrícola. Um aspecto que deve ser considerado é que, embora a soja seja uma planta cleistogâmica, com baixa taxa de polinização cruzada, alguns estudos apontam para benefícios quando as abelhas visitam suas flores de forma consistente, um aspecto que deve ser definitivamente esclarecido.

O autor argumenta, corretamente, a necessidade de expandir o domínio da diversidade e da abundância sazonal de abelhas polinizadoras em relação às diferenças morfológicas entre cultivares de soja, o que é crucial para estabelecer uma estratégia de mitigação do impacto negativo das ações de controle de pragas sobre o serviço de polinização.

Na minha opinião, o esforço representado por este livro é justificado pela importância econômica e ambiental da produção de soja, uma cultura que tem crescido expressivamente nas últimas três décadas, e é responsável por quase 50% da área de grãos no Brasil. Cultivada

principalmente nas regiões Centro-Oeste e Sul, a soja conforma um complexo composto de grãos, farelo e óleo, e se destaca como o principal produto da pauta das exportações brasileiras, com cerca de 15% do total exportado pelo país. O MAPA prevê um aumento de 45% na produção brasileira de soja entre 2016 e 2019, suportado pela expansão tanto da demanda internacional quanto do consumo interno, não só para a produção de alimentos mas, também, para fins industriais, incluindo a produção de biodiesel, uma razão para melhorar continuamente a sustentabilidade dos sistemas de produção de soja.

O esforço feito pelo Dr. Decio Luiz Gazzoni na organização deste livro é amplamente bem-vindo. Com informações detalhadas, apresentadas de forma objetiva, didática e ilustrada, esta publicação oferece aos produtores, técnicos, estudantes, funcionários governamentais e outros cidadãos interessados, fatos e números para as reflexões indispensáveis para a expansão do conhecimento das interações entre a polinização por abelhas e o cultivo da soja. Em obtendo-se a harmonização das formas, meios e tempos necessários para o serviço de polinização, também será possível programar a aplicação de agrotóxicos, de modo a não prejudicar os polinizadores, bem como para mitigar os danos presentes ou potenciais para o equilíbrio dos ecossistemas – um valor permanente da Embrapa.

***Maurício Antônio Lopes***

Presidente da Embrapa





# PREFÁCIO

A soja (*Glycine max* (L.) Merrill) é hospedeira de vários insetos-pragas ao longo de seu ciclo, desde a germinação até a maturação. Exceção feita para o interregno entre a germinação e o surgimento da primeira folha trifoliolada, a produtividade de soja e a qualidade de sementes são muito mais afetadas no período da fase reprodutiva do ciclo em que existem vagens na planta, em comparação com a fase vegetativa e o florescimento.

As pragas que atacam a soja durante a fase vegetativa são desfolhadoras (principalmente lepidópteros e coleópteros), enquanto aquelas que se alimentam de vagens (percevejos ou brocas) são mais importantes do início da formação de vagens até a maturação fisiológica das sementes. Em cultivares de ciclo determinado – que cessam seu crescimento vegetativo no início da floração - as vagens estão presentes sobre a planta apenas após o final do florescimento. Assim, durante a floração, as pragas que provocam desfolhamento são consideradas as que possuem maior potencial de danos à soja, à semelhança da fase vegetativa.

Entretanto para as cultivares indeterminadas – que não cessam o crescimento vegetativo no início da floração - isso não é verdade, porque há um período de sobreposição de aproximadamente 15-20 dias em que existem flores nas plantas, ao mesmo tempo em que também estão presentes vagens em diferentes etapas de desenvolvimento. Nessa condição, as pragas que se alimentam de vagens, especialmente percevejos, podem se estabelecer em populações elevadas, além do nível de ação, exigindo medidas de controle de pragas. Neste momento, deve ser tomado cuidado para evitar ou minimizar o impacto sobre polinizadores.

A planta de soja é hermafrodita, produzindo flores perfeitas com os aparelhos reprodutores masculino e feminino funcionais presentes, simultaneamente, na mesma flor. As anteras produzem pólen e os óvulos se desenvolvem no ovário da mesma flor. Quando um grão de pólen maduro atinge um estigma receptivo, o pólen cresce no interior de um tubo formado no estilo, de forma que o núcleo da célula do pólen, com toda a informação genética, desloca-se através do tubo, combinando-se com o ovo no óvulo para formar o zigoto. O ovário protege e nutre o zigoto e permite o desenvolvimento do embrião, do endosperma e do tegumento da semente. Na base da flor existe um nectário, órgão da flor que produz néctar, um composto químico altamente nutritivo, que atrai polinizadores.

A soja é considerada uma planta autógama, cleistogâmica e autopolinizável. Na maioria das flores de soja, quando ocorre a sua abertura, já ocorreu a autofecundação. Assim mesmo, após a abertura, o estigma do pistilo é completamente coberto pelas anteras dos estames, o que torna muito difícil para o pólen exógeno alcançá-lo. Por isso, a polinização cruzada é mencionada na literatura ocorrendo em taxas baixas, próximo a 2%. A polinização cruzada na cultura da soja é mediada por polinizadores, normalmente insetos, e especialmente as abelhas, sendo a polinização pelo vento desprezível. As abelhas coletam néctar como sua principal fonte de energia (carboidratos) e pólen como a principal fonte de proteína.

A abscisão de flores de soja é muito alta, superior a 80%, sendo que o número de vagens efetivamente colhidas corresponde a 10-20% do número de flores abertas. De acordo com a literatura revisada, as flores que caem da planta estão todas fertilizadas e, geralmente, contendo proembriões que já haviam passado por duas ou três divisões celulares. De acordo com o conhecimento atualmente disponível na literatura, aparentemente não há nenhuma interferência de insetos-pragas ou de falta de polinização, que possam ser responsabilizados pela abscisão de flores de soja.

A fertilização das flores de soja geralmente ocorre um dia antes ou no próprio dia da abertura da flor, o que reduz, teoricamente, a dependência da polinização por insetos. A polinização cruzada na cultura da soja, embora em taxas baixas, é mediada por insetos polinizadores, normalmente as abelhas, as quais visitam as flores entre as 9h e às 15h, porém concentrando o forrageamento entre 9h e 12h, dependendo da região, da temperatura e da umidade relativa do ar.

Apesar da baixa taxa de polinização cruzada, alguns autores afirmam que a polinização assistida pelas abelhas aumenta a produtividade da soja, principalmente devido ao maior número de vagens e de grãos por vagem. Estudos realizados nos EUA e no Brasil concluíram que, quando a soja é cultivada em gaiolas, com colônias de abelhas em seu interior, o rendimento pode aumentar de 10 a 50%, comparativamente a parcelas de soja em gaiolas sem a presença das abelhas. Quando foi observado um aumento da produtividade da soja na presença de abelhas, o número de vagens cheias, e o número de sementes por vagem, foram maiores que as parcelas cultivadas na ausência de abelhas. Entretanto, também existem referências na literatura que apontam para produtividades similares de soja com presença ou ausência de abelhas.

A literatura menciona uma dominância da abelha doméstica, *Apis mellifera*, forrageando em campos de soja, mas várias espécies nativas também foram encontradas. Há uma clara necessidade de estabelecer a diversidade e a abundância sazonal de abelhas polinizadoras forrageando em soja, para apoiar a estratégia de mitigação do impacto negativo das ações de controle de pragas sobre o serviço de polinização.

Uma flor de soja permanece aberta apenas por 1-2 dias. O período de floração da soja dura cerca de 15 dias para cultivares de ciclo determinado, e cerca de 25 dias para as de ciclo indeterminado. No caso de cultivares determinadas, as vagens somente se desenvolvem quando encerra o período de floração. Já, para as cultivares indeterminadas, parte do período de floração coincide com a formação e o desenvolvimento de vagens, e pode se sobrepor, parcialmente, à fase de enchimento de grãos. Presentemente, as cultivares indeterminadas dominam a área cultivada com soja no Brasil.

Essa diferença no comportamento da floração entre cultivares de soja é crucial para compatibilizar a presença de visitantes florais, mormente polinizadores, com o controle de pragas de soja. Pragas que causam desfolhamento (coleópteros ou lagartas) podem atacar a soja desde a fase inicial da plântula até a maturidade fisiológica. Os insetos que se alimentam de vagens (lagartas ou percevejos) são considerados pragas somente quando existem vagens maiores do que 0,5 cm de comprimento sobre as plantas. Em cultivares determinadas, não há necessidade de controlar insetos que se alimentam de vagens durante o florescimento, o que não é necessariamente válido para as indeterminadas, pois a decisão passa a depender da abundância de pragas e do nível de ação recomendado pelo Manejo de Pragas. Para essas cultivares, um período de aproximadamente duas semanas passa a ser crítico, devido à presença simultânea de flores e vagens, nas plantas de soja.

A visita das abelhas a uma flor pode ser considerada um processo de dois estágios, sendo orientadas pelo aroma floral, cor e forma das flores. O processo envolve a orientação a uma distância maior com predomínio do efeito das características visuais e, posteriormente, a orientação é guiada por voláteis, sempre objetivando a busca de néctar e pólen. Assim, o aroma floral, cor e forma das flores parecem influenciar a visitação das abelhas e fornecer pontos de referência, que as abelhas utilizam para otimizar o forrageamento em uma espécie de planta específica.

O néctar é um poderoso atraente das abelhas, para uma determinada flor. O néctar é um complexo de hidratos de carbono, basicamente uma solução de frutose, glucose, ou sacarose em água, com pequenas quantidades de outros compostos (outros hidratos de carbono, aminoácidos, proteínas, sais minerais, ácidos orgânicos, vitaminas, lipídios, antioxidantes, alcaloides e flavonoides). O conteúdo de hidratos de carbono no néctar pode variar de 4 a 60%, dependendo da espécie das plantas e das condições ambientais, além de uma variação de acordo com a hora do dia, o que pode determinar as horas de forrageamento pelas abelhas.

A importância do olfato no recrutamento de abelhas forrageiras tem sido bem documentada. A abelha doméstica tem um grande número de sensilhas placoides nas antenas, que são os principais quimiorreceptores para aromas florais. De fato, tem sido sugerido que o olfato de-

semprenha um papel mais importante no recrutamento de forrageiras do que as indicações fornecidas pela dança observada nas colônias. O aroma é mais importante para orientar e fidelizar as abelhas produtoras de mel do que a cor, a forma, ou hora do dia, posto que os estudos demonstraram que a discriminação da abelha doméstica foi maior com uma mudança no aroma do que com o padrão, cor ou forma de flor.

À primeira vista, não parece razoável estabelecer que o aumento da produtividade da soja esteja associado com polinização externa, considerando que em plantas cleistogâmicas, quando a flor abre, normalmente já está fertilizada. Conforme já indicado, a polinização cruzada natural em soja é baixa, tendo sido estimada por diferentes autores variando desde 0,03% até 4%, apesar de taxas maiores haverem sido referidas. Esses valores indicariam que a polinização entomófila teria muito baixo impacto na produtividade da soja. No entanto, persiste na literatura uma controvérsia sobre a contribuição dos polinizadores para aumentar a qualidade e rendimento de sementes de soja. Alguns autores concluíram que a presença de polinizadores, especialmente as abelhas, em ambiente de campo aberto, ou em soja cultivada em gaiolas, redundam em incremento da produtividade da soja. Trata-se de uma questão em aberto, posto não ser esperado aumento de produtividade decorrente da presença de polinizadores em uma planta cleistogâmica, autopolinizável, com baixas taxas de polinização cruzada. Nos estudos que demonstraram maiores rendimentos na presença de abelhas, não foram apresentadas evidências fisiológicas para fundamentar as constatações de campo.

Entretanto, à margem da discussão acima, impõe-se a necessidade de estudos específicos para definir as estratégias mais adequadas para minimizar o impacto negativo de medidas de controle de pragas, sobre polinizadores. Como regra geral, é fundamental observar estritamente as recomendações do MIP para evitar redução no rendimento ou na qualidade das sementes. Aplicações de inseticidas devem ser evitadas durante o período de florescimento. Caso sejam necessárias, deve-se preferir inseticidas menos tóxicos para polinizadores, utilizados em suas doses mínimas recomendadas. A aplicação de agrotóxico deve, preferencialmente, ser realizada durante períodos do dia em que as populações de abelhas na lavoura de soja são menores, ou mesmo ausentes (início da manhã, final da tarde ou à noite). Além disso, outros componentes do sistema de produção, que possam afetar negativamente os polinizadores, devem ser repensados, assim como, deve-se reforçar aqueles componentes que favoreçam o serviço natural de polinização.

# SUMÁRIO

<b>Ciclo da soja .....</b>	<b>17</b>
<b>Tipos de estruturas reprodutivas as plantas.....</b>	<b>23</b>
Plantas monoicas e dioicas	23
Flores perfeitas .....	24
Flores: estrutura, anatomia e principais eventos.....	26
<b>Tipos de crescimento da soja.....</b>	<b>39</b>
Desenvolvimento reprodutivo da soja.....	39
Estrutura de uma flor de soja .....	41
Abscisão de flores, vagens e sementes de soja.....	48
Desenvolvimento do estame e do óvulo .....	49
Polinização das flores de soja .....	51
Embrião, endosperma e desenvolvimento da semente.....	56
<b>Abelhas e suas relações com as plantas.....</b>	<b>61</b>
Néctar, um mediador-chave .....	61
Composição, dinâmica e papel do néctar .....	62
Produção de néctar e a função das enzimas .....	66
Secreção de néctar .....	67
Orientação das abelhas.....	68
Néctar e atração de polinizadores .....	70
Néctar, aroma e fidelidade dos polinizadores .....	73
Néctar e proteção .....	75
Efeitos da remoção de néctar e pólen .....	76
Nectários.....	79
Nectários de soja e produção de néctar .....	79
Os tricomas e os nectários .....	84

<b>A produtividade da soja e sua relação com abelhas e polinização entomófila.....</b>	<b>85</b>
Abelhas e polinização cruzada em soja.....	86
Abelhas e produtividade da soja .....	89
<b>Polinizadores forrageando em soja .....</b>	<b>93</b>
<b>Relações entre soja e polinizadores.....</b>	<b>97</b>
<b>Ciclo da soja e a necessidade de controle de pragas .....</b>	<b>103</b>
<b>Referências.....</b>	<b>107</b>
<b>Glossário.....</b>	<b>147</b>



# CICLO DA SOJA

A soja (*Glycine max* (L.) Merrill, família Fabaceae, subfamília Faboideae) constitui-se em hospedeira de diversos insetos-praga ou insetos benéficos, no curso de seu ciclo (germinação até a maturação fisiológica das sementes). A produtividade e a qualidade de sementes e grãos de soja são mais sujeitas a perdas quando o ataque de pragas ocorre durante o período em que existem vagens na planta, se comparado com a fase vegetativa e o florescimento. As pragas que atacam a soja durante a fase vegetativa (Tabela 1 e Figura 1) são, principalmente, desfolhadores (lepidópteros e coleópteros). Inúmeros estudos realizados ao longo dos últimos 60 anos demonstraram, em definitivo, que a soja pode suportar altas taxas de desfolhamento, mesmo atingindo 100%, até a fase do florescimento, sem perda de rendimento ou da qualidade dos grãos ou das sementes, se as condições ambientais e de cultivo forem adequadas. Esta capacidade demonstra a resiliência da soja para esses estresses bióticos, desde que as condições do ambiente (temperatura e água, principalmente) sejam adequadas e as práticas culturais (manejo dos solos; nutrição de plantas; controle de ervas daninhas, nematoides e doenças) sigam as recomendações técnicas (GAZZONI et al, 1978). Devido à necessidade de uso de medidas de controle de insetos-praga que, por vezes, são prejudiciais para insetos benéficos (inimigos naturais e polinizadores), é fundamental adaptar os sistemas de produção para tornar o ambiente em que a soja é cultivada tão favorável quanto possível para os insetos benéficos.

**Tabela 1.** Estádios de desenvolvimento da soja

a. Estágio vegetativo		
Estágio	Denominação	Descrição
VE	Emergência	Cotilédones acima da superfície do solo
V1	Primeiro nó	Duas folhas nos nós unifoliolados completamente desenvolvidas
V2	Segundo nó	Trifólio completamente desenvolvido no primeiro nó acima dos nós unifoliolados
V3	Terceiro nó	Três nós no caule principal com folhas completamente desenvolvidas, iniciando no nó unifoliolado
Vn	Enésimo nó	“n” nós no caule principal com folhas completamente desenvolvidas, iniciando no nó unifoliolado.

## b. Estágio reprodutivo

Estágio	Denominação	Descrição
R1	Início do florescimento	Uma flor aberta em qualquer nó do caule principal
R2	Florescimento pleno	Uma flor aberta em um dos dois nós terminais do caule principal, que tenham uma folha completamente desenvolvida.
R3	Início da formação de vagens	Vagem com 5 mm de comprimento em um dos quatro nós terminais do caule principal, que tenham a folha completamente desenvolvida
R4	Vagens completamente desenvolvidas	Vagem com 2 cm de comprimento em um dos quatro nós terminais do caule principal, que tenham a folha completamente desenvolvida
R5	Enchimento de grãos	Grãos com 3mm de comprimento em uma vagem localizada em um dos quatro nós terminais do caule principal, que tenham a folha completamente desenvolvida
R6	Grão cheio	Vagem contendo grãos verdes, que preencham as cavidades da vagem em um dos quatro nós terminais do caule principal, e que tenham uma folha completamente desenvolvida
R7	Início da maturação	Uma vagem contendo grãos, localizada no caule, com coloração típica de maturação
R8	Maturação plena	Noventa e cinco por cento das vagens da planta com coloração típica de maturação.

Source: Fehr and Caviness, 1971; 1977.

Fotos: Decio Luiz Gazzoni



VE. (Germinação e cotilédones).

V1. Folhas unifolioladas.

V3. Duas folhas trifoliolada abertas.



V4. Três folhas trifoliolada abertas.

V6. Cinco folhas trifolioladas abertas.

**Figura 1.** Estágios vegetativos da soja.

A soja torna-se mais suscetível aos danos causados pelo ataque de insetos-praga na fase reprodutiva, após o florescimento. Durante a floração, as plantas de soja ainda resistem a altas taxas de desfolha (até 50%), sendo mais suscetíveis a perdas de área foliar do início da formação de vagens ao início da maturação (GAZZONI e MINOR, 1979; GAZZONI e MOSCARDI, 1998).

As pragas que atacam os grãos (sementes) são muito mais prejudiciais para a planta de soja do que os desfolhadores, porém, sua importância é limitada às fases de desenvolvimento de soja entre R3 e R7 (Figura 2; Figura 3). O ataque das pragas pode resultar em perda parcial ou total de vagens e grãos, ou redução do peso do grão. A capacidade de recuperação das plantas de soja diminui à medida que as vagens aumentam de tamanho, ou conforme avança o desenvolvimento dos grãos. O ataque de percevejos às sementes de soja pode ocasionar danos irreversíveis quando as pragas afetam o eixo hipocótilo-radícula, o que impede a germinação da semente ou afeta a emergência das plântulas (CORSO, 1977).

Fotos: Decio Luiz Gazzoni



R1. Início do florescimento.

R2. Pleno florescimento.

R3. Início da formação de vagens.

R4. Plena formação de vagens.



R5. Início de enchimento de grãos.

R6. Pleno enchimento de grãos.

R7. Maturação fisiológica.

R8. Maturação de colheita.

**Figura 2.** Estágios reprodutivos da soja.



**Figura 3.** Tamanho de vagens e sementes (cm) de soja nos estágios R3 a R8.

Sob algumas condições, especialmente de ataques mais intensos de percevejos, a planta não completa o seu ciclo de forma adequada, retardando a maturação, causando retenção de folhas e prejudicando a colheita mecânica (SILVA e RUEDELL, 1983). Os percevejos também são responsáveis pela transmissão de doenças, pois o local onde o aparelho bucal do percevejo penetra no grão permite a intrusão de organismos patogênicos, como do fungo *Nematospora coryli* e de algumas bactérias. Além da redução de rendimento, ataques severos de percevejos resultam em redução do teor de óleo e elevação do teor de proteína no grão (CORSO e PORTO, 1978; VILLAS BOAS et al., 1990).

É importante mencionar que os percevejos podem colonizar plantas de soja em diferentes fases de desenvolvimento. No entanto, a capacidade de causar danos se restringe ao seu ataque diretamente nas vagens e grãos, sem danos observáveis antes da presença de vagens, ou quando estas estão maduras, próximo à colheita. Observa-se, com alguma frequência, populações de percevejos antes da floração, as quais aumentam progressivamente na fase reprodutiva, por vezes com um crescimento exponencial até próximo à colheita, especialmente em cultivares de ciclo médio e tardio. Esse aumento da população não é resultado, apenas, de insetos que se desenvolveram no mesmo campo onde as pragas estão presentes. Na maioria dos casos, o crescimento da população é devido à intensa migração de insetos adultos, a partir de áreas onde sobreviveram na entressafra, ou de lavouras recém-colhidas, em busca de abrigo, alimentação e condições de reprodução mais adequadas.

A soja pode suportar um determinado nível populacional de percevejos, sem reduzir a sua produção ou a qualidade das suas sementes. Um estudo pioneiro e, provavelmente o mais importante e conclusivo, foi conduzido pelo Villas Boas et al. (1990), que estudou por sete anos consecutivos os efeitos de diferentes populações de percevejos na produtividade de soja e na qualidade de sementes. Os autores concluíram que nível de ação de até quatro percevejos por metro de linha de soja, para controle da praga, não conduziu a diferenças estatísticas na produtividade e qualidade das sementes, em comparação com parcelas sem percevejos (população controlada preventivamente com aplicações semanais de inseticidas). Quando o nível de ação foi estabelecido acima de quatro percevejos por metro de linha de soja, o rendimento diminuiu progressivamente, sendo também afetada a viabilidade das sementes.

Felizmente para os produtores - e para os polinizadores - durante o período de floração, quando as abelhas forrageiam na soja, as pragas que atacam vagens e sementes geralmente não são importantes, desde que essas estruturas ainda não estejam presentes nas plantas. No entanto, enquanto o fato é verdadeiro para cultivares de soja com hábito determinado, a situação é mais complexa para as indeterminadas, devido à sobreposição da floração com outros estádios reprodutivos. Em cultivares determinadas, o período de floração se encerra ao iniciar o estádio R3; entretantes, as flores ainda podem ser observadas nas plantas até o estádio R6, em cultivares indeterminadas.

A fim de evitar impactos negativos no controle de pragas da soja sobre as abelhas e outros polinizadores, é fundamental compreender a anatomia e a fisiologia da reprodução das plantas de soja, bem como a sincronia do ataque de pragas e seus danos em relação aos estágios de desenvolvimento da soja. Conceitos como o monitoramento de pragas, os níveis de danos e de ação, bem como a diversificação de estratégias de controle de pragas, desempenham um papel fundamental para alcançar esta meta.

Além disso, é importante entender os pormenores da anatomia e fisiologia da reprodução de soja e a resiliência de soja aos danos causados por insetos-praga, ao longo de todo o seu ciclo, especialmente enquanto as vagens não estão presentes nas plantas. Esta especificidade vai ajudar a organizar as práticas de manejo de pragas e afinar a estratégia, tendo como objetivo o menor impacto possível sobre os polinizadores que visitam a soja.

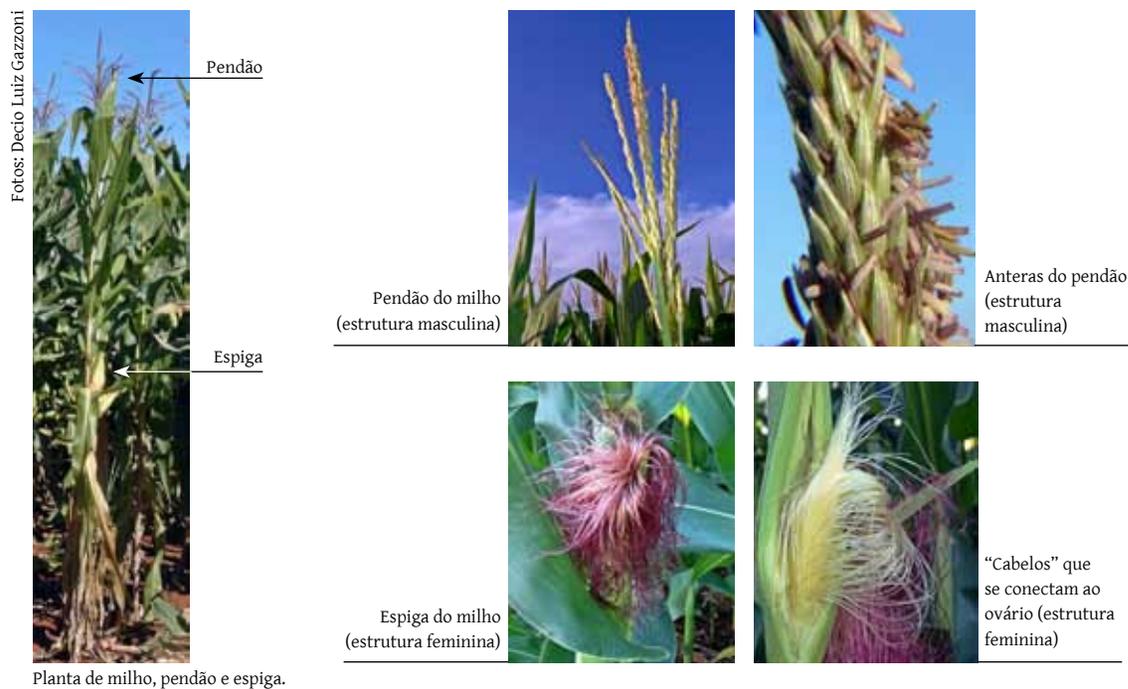


# TIPOS DE ESTRUTURAS REPRODUTIVAS DAS PLANTAS

## PLANTAS MONOICAS E DIOICAS

O processo de polinização é, em grande parte, vinculado ao tipo de estruturas florais das plantas. Algumas plantas têm flores que não são perfeitas, ou seja, elas não têm ambas as partes reprodutivas (masculinas e femininas) na mesma estrutura floral. Em vez disso, essas plantas produzem flores masculinas (têm apenas estames) ou femininas (têm apenas pistilos).

Plantas monoicas (Figura 4) têm flores masculinas e femininas separadas, contudo, ambas presentes na mesma planta. O milho é uma planta monoica típica, com os dois tipos de flores se desenvolvendo em diferentes partes da planta. As flores masculinas se formam na extremidade superior da planta, denominada pendão. As flores femininas localizam-se na parte mediana do caule, no interior da estrutura da espiga, onde, posteriormente, estarão abrigadas as sementes.



**Figura 4.** Estrutura reprodutiva de uma planta monoica (milho).

O pendão começa a desenvolver-se no interior da planta e é composto por centenas de flores masculinas que contêm estames. Torna-se completamente visível do exterior cerca de um dia antes de estar maduro, quando começa a produzir o pólen, que se desprende com facilidade das anteras. A estrutura feminina está localizada dentro da futura espiga, sendo o pólen conduzido até os óvulos através do tubo polínico, que se desenvolve no interior dos “cabelos” que se prolongam do interior para o exterior da espiga (GEITMANN e RAVISHANKAR, 2007). Devido ao fato de o pólen desprender-se com facilidade das anteras, a polinização no milho é predominantemente anemófila.

Existem espécies de plantas chamadas dioicas, em que cada planta é exclusivamente masculina ou feminina. As flores de plantas dioicas apresentam estames, mas não pistilos, ou o inverso, e estão presentes em plantas separadas, não em partes separadas da mesma planta. Um exemplo de planta dioica pode ser observado na Figura 5.



Figura 5. Exemplo de uma planta dioica, *Actinidia deliciosa* (Kiwi). A) Femea, B) Macho e C) Fruto.

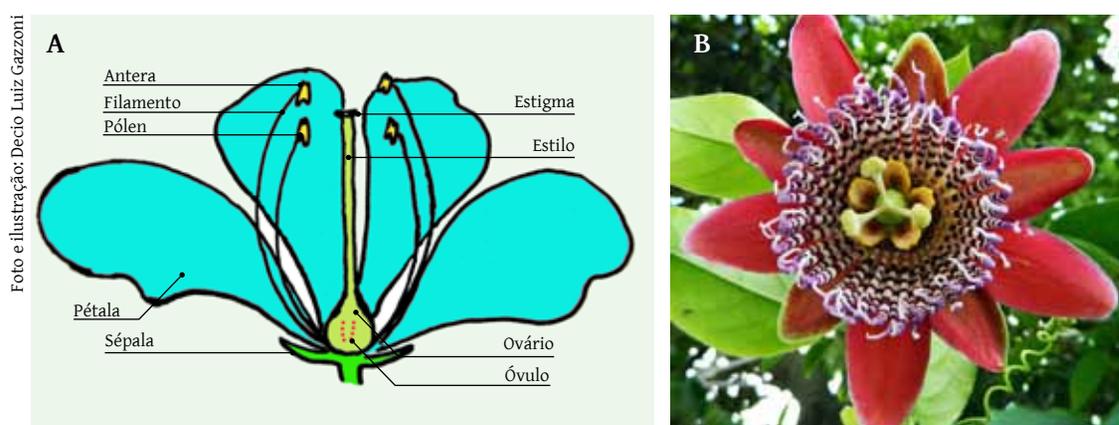
## FLORES PERFEITAS

Existem plantas hermafroditas, como a soja, com flores perfeitas, nas quais convivem na mesma estrutura floral órgãos reprodutivos masculinos e femininos. As flores que possuem órgãos funcionais masculino e feminino, na mesma estrutura, são consideradas flores perfei-

tas (Figura 6), posto que as estruturas exigidas para produzir uma semente, por reprodução sexual, estão presentes na mesma flor, com anteras que produzem o pólen e ovários contendo óvulos.

Quando o pólen maduro entra em contato com um estigma receptivo, o grão de pólen germina e um tubo polínico se forma no interior do estilo. O núcleo do grão de pólen, com toda a informação genética, viaja através do tubo e combina-se com o óvulo. O ovário protege e nutre o zigoto, sendo responsável não apenas pelo desenvolvimento do embrião, como, também, do endosperma e tegumento da semente.

O componente visualmente mais atraente da flor é a pétala. O conjunto de pétalas de uma flor é chamado corola. Analisando a partir de uma perspectiva humana, a atratividade das pétalas é a principal motivação para o cultivo de uma planta não-alimentar, as chamadas plantas ornamentais. De forma similar, do ponto de vista da estratégia da Natureza, as pétalas servem para atrair insetos, de forma que as plantas possam se beneficiar de insetos visitantes, a fim de mover o pólen dentro das flores ou entre elas. A cor, forma e tamanho das pétalas é parte da estratégia de atração de polinizadores para uma flor específica. Já as sépalas são a estrutura localizada abaixo das pétalas, e podem até assemelhar-se a elas, servindo como uma proteção em torno da flor quando está fechada.



**Figura 6.** Descrição esquemática (A) e exemplo de uma flor perfeita (B), *Passiflora edulis* (maracujá) .

As flores perfeitas têm estruturas chamadas estames que produzem o pólen (gametas masculinos). Um estame compõe-se de anteras, onde o pólen é produzido, e filamentos, que servem de suporte para a antera. As estruturas reprodutivas femininas, chamadas de pistilo, são compostas por: a) o estigma, que recebe o pólen; b) o estilo, onde se desenvolve o tubo polínico; e c) o ovário, onde os óvulos (gametas femininos) estão localizados e a semente se desenvolve. O ovário é suportado pelo pedúnculo e pode ter vários óvulos. Cada óvulo compõe-se da célula reprodutiva feminina, que se combina com o pólen para formar o embrião da semente,

além de outras células vegetativas, que se transformarão em endosperma e no revestimento da semente. As partes de uma flor perfeita são sempre as mesmas, porém, existe uma diversidade de flores perfeitas. Por exemplo, algumas flores perfeitas têm uma estrutura que mantém os estames separados do pistilo, até ocorrer a visita de um inseto.

## FLORES: ESTRUTURA, ANATOMIA E PRINCIPAIS EVENTOS

A flor é a estrutura reprodutiva das angiospermas. A função biológica de uma flor é efetuar a reprodução, dispondo de mecanismos para a união do espermatozoide com os óvulos. As flores podem facilitar a polinização cruzada (fusão do esperma e dos óvulos provenientes de diferentes indivíduos, de uma mesma espécie) ou estarem restritas à autofecundação (fusão do esperma e do óvulo da mesma flor). Algumas flores produzem diásporos sem fecundação (partenocarpia). As flores contêm esporângios, que são o local onde gametófitos se desenvolvem. Ao final, são as flores que dão origem a frutos e sementes. Muitas flores evoluíram para serem atraentes aos polinizadores, que se tornam vetores para transferência de pólen para o estigma da mesma ou de outras flores, da mesma espécie.

### AS PARTES DA FLOR

As partes essenciais de uma flor podem ser divididas em vegetativa - que consiste em pétalas e sépalas associadas no perianto; e reprodutiva - com estruturas masculina e feminina. De forma genérica, uma flor consiste em quatro estruturas localizadas na extremidade de uma haste. Cada uma dessas partes está disposta em verticilo ou espiral, em torno de um ponto (Figura 7).

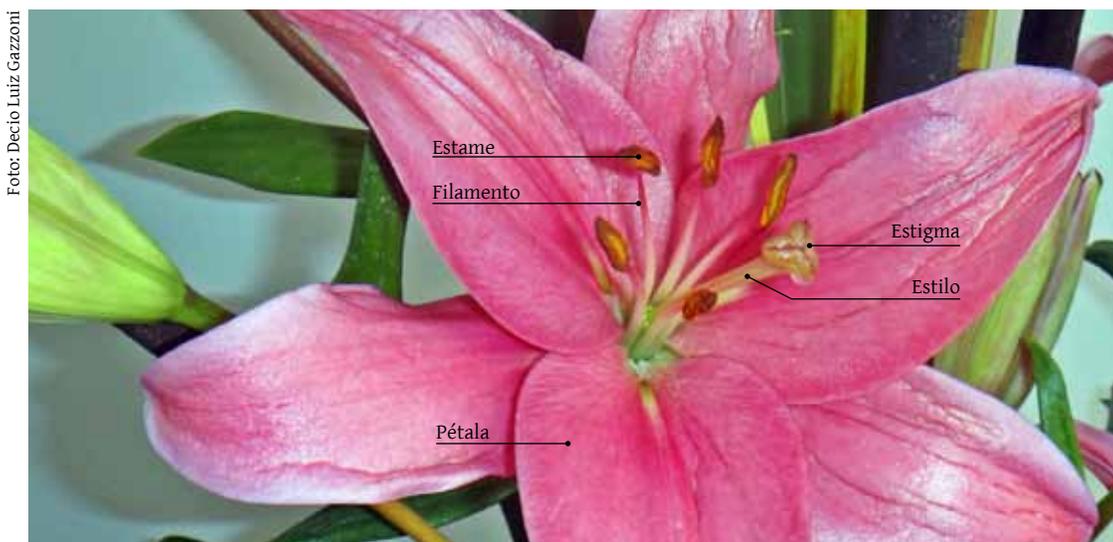


Figura 7. Partes de uma flor perfeita.

As quatro espirais principais, a partir da base da flor, são as seguintes:

#### **a) vegetativa (perianto)**

**I. Cálice:** arranjo mais externo, que consiste de unidades chamadas sépalas. Normalmente são de cor verde, recobrando as demais estruturas na fase de botão;

**II. Corola:** a próxima espiral em direção ao ápice, composta por unidades chamadas pétalas, normalmente de textura fina e macia, sendo coloridas como parte da estratégia de atração de polinizadores.

#### **b) Reprodutiva**

**I. Androceu** (derivada do grego *andros oikia* = a casa do homem): o próximo espiral, por vezes composto de várias voltas, consiste em unidades chamadas estames. Os estames compõem-se de uma haste chamada filamento, em cujo topo encontra-se a antera, onde o pólen é produzido por meiose (RODRIGUEZ-RIAÑO et al., 1999);

**II. Gineceu** (derivada do grego *oikia gynaios* = a casa da mulher): é a estrutura central de uma flor, que consiste em uma ou mais unidades chamadas carpelos (SATTLER, 1974). O carpelo - ou vários carpelos fundidos - contém uma estrutura denominada ovário. Em seu interior localizam-se os megasporângios (óvulos) que, por meiose, geram os megásporos, os quais constituirão o gametófito feminino. O gineceu de uma flor também é descrito usando uma terminologia alternativa, em que a estrutura visível é chamada de pistilo (que consiste em um ovário, estilete e estigma). Um pistilo pode ser formado de um único carpelo ou um número de carpelos fundidos juntos. A ponta pegajosa do pistilo - o estigma - é o receptor de pólen. A haste de suporte, o estilo, torna-se o caminho para o crescimento do tubo polínico, formados partir de grãos de pólen que aderiram ao estigma (SATTLER, 1974).

As flores podem apresentar variações, de acordo com a presença ou ausência das diferentes partes acima mencionadas, na mesma estrutura floral (sépalas, pétalas, estames e pistilo). Uma flor é chamada completa se todos os quatro órgãos florais estão presentes na mesma estrutura da flor, enquanto uma flor incompleta carece de uma ou mais estruturas. Como exemplo, flores da família Poaceae são incompletas - faltando as sépalas e pétalas - e anemófilas. Infere-se que uma planta anemófila não precisa atrair agentes polinizadores. Então, a evolução teria conduzido às plantas com flores incompletas.

## **ESTRUTURA DE UMA FLOR**

A Figura 8 mostra um exemplo genérico das estruturas de uma flor, embora exista variabilidade entre diferentes espécies de plantas. As quatro partes principais de uma flor são geralmente definidas por suas posições sobre o receptáculo e não pela sua função. Em algumas flores faltam algumas partes, ou então, estas podem ser modificadas para cumprir outras

funções, ou ainda, uma estrutura pode mimicar o que, normalmente, é outra parte. Por exemplo, em algumas famílias botânicas, as pétalas são muito reduzidas, parecendo sépalas; em outras, as sépalas são coloridas e se assemelham a pétalas. Em outras flores, estames modificados assemelham-se a pétalas (PRENNER, 2010).

Quando partes da flor que estão fundidas entre si são provenientes do mesmo padrão circular, são ditas conatas, enquanto, se as partes fundidas provêm de diferentes espirais, são adnatas. Quando as pétalas são fundidas em um tubo ou anel, constituindo uma única unidade, são chamadas simpétalas ou gamopétalas. Quando flores simpétalas apresentam simetria bilateral, com um lábio superior e outro inferior, são chamadas bilabiadas. Flores com pétalas ou sépalas conatas podem ter a corola ou o cálice com diferentes formas (campanuladas, funiliformes, tubulares ou rotacionadas (SATTLER, 1988).



**Figura 8.** Detalhes da estrutura de uma flor perfeita. A) Corte longitudinal de uma flor perfeita; B) Detalhes do ovário e dos nectários; C)/D) Vista lateral e de topo da estrutura reprodutiva.

Quando o perianto é cortado ao longo do eixo central e, metades simétricas são produzidas, a flor dispõe de simetria radial. Essas flores, também, são conhecidas por serem actinomorfas ou regulares, como ocorre em algumas rosáceas. Quando as flores são bifurcadas, e as metades simétricas da flor somente são obtidas por uma linha específica, são denominadas irregulares ou zigomórficas, como ocorre com a maioria das orquídeas (SATTTLER, 1988).

As flores podem ser diretamente ligadas à planta em sua base, quando são denominadas sésseis, porque o pedúnculo é muito pequeno ou inexistente. Se um pedúnculo suporta mais de uma flor, as hastes conectando cada flor ao eixo principal são chamadas pedicelos (SATTTLER, 1988). Nas espécies que têm mais do que uma flor em um eixo, o conjunto é denominado de inflorescência. Algumas inflorescências são compostas de muitas pequenas flores, dispostas em uma formação que se assemelha a uma única flor. Por exemplo, uma margarida ou um girassol não constituem uma flor, mas uma inflorescência composta por numerosas flores ou floretes. Uma inflorescência pode incluir caules e folhas modificadas e especializadas, conhecidas como brácteas (SATTTLER, 1988).

## **DESENVOLVIMENTO DA FLOR**

Uma flor se desenvolve em uma gema modificada ou em um eixo meristemático apical determinado, significando que o eixo cresce até um tamanho determinado, quando se transforma em flor. Os estudos de desenvolvimento floral mostraram que, muitas vezes, os estames são hastes modificadas (caulomas) que, em alguns casos, podem assemelhar-se a pequenas ramificações. Deve-se considerar a diversidade no desenvolvimento do androceu de flores, que vão desde folhas modificadas (filomas), hastes modificadas (caulomas), e pequenas ramificações modificadas (brotos ou raminhos) (SATTTLER, 1988).

A transição para a floração é uma das principais mudanças de uma planta durante o seu ciclo de vida. A transição deve ocorrer em um momento que seja favorável para a fertilização e a formação de sementes, objetivando o máximo sucesso do processo reprodutivo. Para atender a essas necessidades, uma planta é capaz de interpretar sinais endógenos e ambientais, como mudanças nos níveis de hormônios vegetais, de fotoperíodo e de temperatura.

A transição de meristemas vegetativos para florais em plantas superiores, é deflagrada pela conjugação de sinais internos da planta, com outros de natureza ambiental. Na década de 1930, foi aventada a teoria do florígeno (um suposto hormônio da floração), que ainda carece de elucidação e comprovação definitivas, para todas as situações. O florígeno é referido como uma molécula hormonal que seria responsável pelo desencadeamento e controle da floração das plantas. De acordo com essa teoria, o florígeno seria produzido nas folhas das plantas, e seu alvo final seriam as gemas ou o meristema apical, transformando-os em flores.

Alguns autores demonstraram que o florígeno funciona entre espécies diferentes, sendo transmissível em plantas enxertadas. No entanto, até hoje, a natureza precisa do florígeno ainda é obscura, mesmo após Huang et al. (2005) haverem proposto que o FT (Flowering Locus T) mRNA seria o florígeno, ao passo que Lifschitz et al. (2006) atribuem o sinal de indução a um produto do FT mRNA. Autores como Turck et al. (2008) afirmam que o florígeno é produzido nas folhas, em condições favoráveis à reprodução, atuando nas gemas e ápices do caule para induzir as diferentes alterações fisiológicas e morfológicas que deflagram a floração, porém, não avançam na fundamentação fisiológica e bioquímica que conferiria suporte à afirmação.

Em resposta às mudanças no fotoperíodo, os sinais sistêmicos (seria o florígeno?) induzem a floração. Embora o conceito do florígeno tenha sido concebido em plantas sensíveis ao fotoperíodo, muitos autores referem que ele seria ativado por diferentes estímulos, em diversos sistemas florais, aceitando que o sinal é comum a todas as plantas. Por exemplo, o tomate é uma planta de reação neutra ao comprimento do dia. De acordo com Lifschitz e Ashed (2006), o 'Single Flower Truss', um gene regulador do tempo de florescimento e da arquitetura da gema, codifica para o ortólogo do tomate FT, constituindo-se em um gene integrador do florescimento. A interpretação molecular desses sinais ocorre através da transmissão de um sinal complexo (florígeno?), que envolve uma variedade de genes, incluindo 'Constans', 'Flowering Locus C' e 'Flowering Locus T' (KIM et al., 2008).

O primeiro passo da transição para a fase reprodutiva é a transformação dos primórdios vegetativos em primórdios florais (SEARLE et al., 2006). Alterações bioquímicas provocam a diferenciação celular de tecidos foliares, das gemas e do caule, modulando o tecido que vai constituir os órgãos reprodutivos. Nas plantas de hábito determinado, cessa o crescimento da parte central da gema apical, e suas laterais desenvolvem protuberâncias em forma espiralada em torno da extremidade da haste. Essas protuberâncias evoluem para as sépalas, pétalas, estames e carpelos.

Na maioria das plantas, incluindo a soja, uma vez que esse processo se inicia, não pode ser revertido e as hastes desenvolvem flores, mesmo se o arranque inicial da formação da flor dependa de um sinal ambiental, pois, uma vez que o processo começa, mesmo que esse sinal cesse, prossegue o desenvolvimento da flor.

O controle molecular da gênese e identidade dos órgãos que compõem uma flor está bem descrito para algumas espécies. Em um modelo simples, três genes interagem de uma forma combinatória para determinar as identidades dos primórdios de órgãos em desenvolvimento, dentro do meristema floral. Eles são chamados de genes funcionais A, B e C. Na primeira espiral floral, apenas os genes A são expressos, levando à formação de sépalas. No segundo

verticilo, os genes A e B são expressos, formando as pétalas. Na terceira espiral, os genes B e C interagem para formar os estames e, no centro da flor, os genes C dão origem a carpelos. A chamada teoria ABC foi descrita por Haughn e Somerville (1988).

## **PÓLEN**

O pólen em si não é o gameta masculino. Visualmente, ele tem a aparência de um pó grosso. Os grãos de pólen são pequenos, exigindo ampliação ótica para observar sua estrutura. Nas plantas com sementes, o pólen contém os microgametófitos, que produzem os gametas masculinos (células espermáticas). Os grãos de pólen têm um revestimento rígido, à base de esporopolenina, um biopolímero que protege os gametófitos durante sua movimentação dos estames para o pistilo de plantas com flores, ou do cone do sexo masculino para o feminino, em plantas coníferas. Quando o pólen pousa em um pistilo compatível ou em um cone fêmea, ele germina, produzindo um tubo polínico, utilizado para transferir o espermatozoide ao óvulo que contém o gametófito feminino (TWELL, 2014).

Cada grão de pólen contém células reprodutivas (generativas) e, também, células vegetativas, não-reprodutivas. Observa-se uma única célula reprodutiva na maioria das plantas com flores, mas existem espécies com várias células. Em plantas com flores, a célula vegetativa produz o tubo polínico, enquanto a célula generativa se divide para formar duas células espermáticas (TWELL, 2014). No caso de autopolinização, o pólen se desloca da antera para o estigma da mesma flor, enquanto, na polinização cruzada, o pólen é utilizado para a transferência de material genético haploide, masculino, da antera de uma flor para o estigma de outra.

O pólen é produzido no microsporângio, localizado na antera de uma flor de angiospermas, ou no cone macho de uma conífera. Os grãos de pólen apresentam ampla variedade de formas (na maioria das vezes esférica), de tamanhos e de marcas de superfície, que são características da espécie. No caso de plantas com polinização anemófila, os grãos de pólen atingem cerca de 90-100  $\mu\text{m}$  (PLEASANTS et al., 2001).

Em angiospermas, durante a fase inicial da flor, a antera é composta por uma massa de células que aparece indiferenciada, exceto na derme, a qual se apresenta parcialmente diferenciada. Conforme a flor se desenvolve, quatro grupos de células esporogênicas se formam no interior da antera. As células esporogênicas são férteis, sendo rodeadas por camadas de células estéreis, que crescem na parede do saco de pólen. Algumas das células fornecem nutrientes para os micrósporos que se formam por divisão meiótica, a partir das células esporogênicas (TWELL, 2014).

Em um processo chamado de microsporogênese, quatro micrósporos haploides são produzidos pela meiose de cada célula esporogênica diploide, chamados de microsporócitos, que são

as células mãe do pólen ou meiócito. Após a formação dos quatro micrósporos, que estão contidos por paredes de calose (um polímero da glicose), começa o desenvolvimento das paredes do grão de pólen. A parede de calose é metabolizada por uma enzima chamada calase, e os grãos de pólen crescem em tamanho e assumem a sua forma característica, formando uma parede exterior mais resistente, chamada de exina, e uma parede interna chamada intina (OWEN, 2014).

Durante a microgametogênese, os micrósporos unicelulares sofrem mitose e desenvolvem-se em microgametófitos maduros, contendo os gametas. Em algumas plantas com flores, muitas vezes a germinação do grão de pólen começa antes deste deixar o microsporângio, com a célula geradora formando as duas células de esperma. A exina pode apresentar espinhos ou verrugas, ou outros padrões sequenciais, sendo estas marcas taxonomicamente valiosas para a identificação de gênero, espécie, ou mesmo uma cultivar. Os espinhos podem ser menores que um micrão de comprimento, denominados espinulosos; ou podem ser maiores do que um micrão, referidos como equinatos. Outras denominações descrevem a aparência externa do grão de pólen, como reticulado, cuja aparência é a de uma rede consistindo de elementos separados um do outro por um espaço livre (lúmen) (OWEN, 2014).

A superfície dos grãos de pólen é coberta com ceras e proteínas, que são mantidas no lugar por estruturas denominadas elementos esculturais presentes na sua superfície. De acordo com Owen (2014), a parede exterior do grão de pólen é composta de duas camadas, o que impede o seu enrugamento ou o encolhimento por dessecação, o que poderia provocar a compressão do material genético. Estas duas camadas são o teto e o tapete, localizadas anteriormente à intina. Essas camadas são separadas por uma região denominada columela. A parede exterior é construída com um biopolímero resistente, chamado esporopolenina. No percurso do pólen entre a antera e o estigma, a parede do grão protege o esperma contra a dessecação e a radiação solar.

Como regra geral, o tubo polínico atravessa a parede do grão de pólen através de estruturas chamadas aberturas (OWEN, 2014), que podem ou não estar presentes. As aberturas são modificações da parede do grão de pólen como estreitamentos, sulcos e poros, cuja função primária é permitir um determinado grau de encolhimento e inchaço do grão de pólen, causados por alterações no teor de umidade, sem afetar a sua funcionalidade.

Ao estudar polinizadores, especialmente os seus hábitos e preferências, é fundamental identificar as fontes de pólen que, normalmente, podem ser diferenciadas pela sua aparência física. O pólen pode ser diferenciado pela presença ou ausência de aberturas. De acordo com Owen (2014), aberturas alongadas ou sulcos no grão de pólen são chamados colpos ou sulcos.

As que são mais circulares são chamadas poros. A abertura pode ter um opérculo (tampa), portanto o pólen é descrito como operculado. A orientação dos sulcos (em relação à tétrade original de micrósporos) classifica o pólen como sulcado ou colpado. Se o pólen tem apenas um único sulco, é descrito como monossulcado.

## POLINIZAÇÃO

A polinização é o processo de transferência do pólen do estame para o pistilo das plantas, um paralelo com o ato sexual nos animais. Em geral, as flores podem ser divididas em três grandes grupos, de acordo com o método de polinização dominante:

**a) entomófilas:** as flores atraem insetos para transferir o pólen para o pistilo da mesma flor, ou para outra flor da mesma espécie (polinização cruzada). Eventualmente, outros animais, como morcegos e pássaros, atuam na polinização de plantas entomófilas. Muitas vezes ocorre uma especialização na forma e/ou disposição dos estames, destinada a garantir que os grãos de pólen sejam efetivamente transferidos para o corpo do polinizador, quando este pousa na flor em busca de seu atrativo (néctar ou pólen). Na prossecução deste atrativo, o pólen é transferido pelos polinizadores para os estigmas das flores da mesma espécie, por eles visitadas. Muitas flores utilizam como estratégia a proximidade entre os componentes da flor, para garantir a polinização. Outras dispõem de sistemas mais sofisticados, em que um dos objetivos é favorecer a polinização cruzada e evitar a autopolinização.

**b) anemófilas:** O vento é o vetor que move pólen de uma flor para outra, ou dos estames para o pistilo da mesma flor. Nesse caso, não há necessidade de atrair polinizadores e, portanto, essas plantas tendem a não ter flores grandes ou particularmente atrativas. Enquanto o pólen das flores entomófilas tende a ser de grãos grandes, pegajoso e rico em proteínas (a “recompensa” para os polinizadores), o pólen das flores anemófilas geralmente é pequeno, muito leve e de pouco valor nutritivo para os insetos, embora ainda possam ser úteis quando ocorre escassez de alimentos mais adequados. Surpreendentemente, as abelhas e outros polinizadores recolhem o pólen do milho (planta anemófila), embora seja de baixo valor nutritivo.

**c) autopolinizadas:** Em algumas plantas, como a soja, a maioria das flores são autopolinizadas antes de as flores abrirem. Em outras plantas, as flores nunca abrem, mesmo depois de ocorrer a autopolinização. Estes dois tipos de flores são chamadas de cleistogâmicas.

A anatomia de uma flor impõe um processo dominante de polinização para que a planta produza sementes com sucesso. Algumas plantas são autopolinizadas porque dispõem de flores perfeitas, com os estames e pistilos desenvolvendo-se em perfeita sincronia. Neste caso, a antera lança, eficientemente o pólen para o estigma, à medida que amadurecem. Este é o caso da soja e de outras espécies da mesma família (Fabaceae), como apresentadas na Figura 9.



**Figura 9.** Exemplos de flores perfeitas de Fabaceae (família botânica da soja). A) Ervilha, B) Feijão e C) Soja.

Algumas plantas têm flores perfeitas, porém o tubo polínico não se desenvolve no estilo se o pólen provier de flores da mesma planta. Estas plantas têm flores autoincompatíveis, logo há necessidade de polinização cruzada para produzir sementes. Quando uma abelha ou outro polinizador visita a flor, pétalas especializadas deflagram um processo de vibração dos estames, lançando o pólen sobre o corpo do inseto. Assim, quando o mesmo inseto visitar flores em outras plantas da mesma espécie, fica superado o problema da autoincompatibilidade, permitindo a polinização e a fertilização.

Dois processos principais estão presentes na polinização de flores perfeitas:

**a) cleistogamia**, quando a polinização ocorre em flores fechadas, como a soja, uma espécie típica de autopolinização;

**b) casmogamia**, quando a polinização ocorre em flores abertas.

Entretanto, existem algumas evidências de que mesmo as plantas cleistogâmicas, como a soja, em determinadas circunstâncias podem se beneficiar de polinização entomófila, incrementando a sua produtividade. Torna-se necessário elucidar, em definitivo essa questão,

para que as práticas agrícolas que possam afetar a polinização sejam devidamente adaptadas para resultar em maiores rendimentos de soja, ao mesmo tempo em que protege o serviço ecossistêmico de polinização.

## FERTILIZAÇÃO

Um tubo polínico é parte do gametófito masculino das plantas com sementes. Ele atua como um conduto, no interior do qual são transportadas as células de gametas masculinos do grão de pólen, iniciando no estigma (em plantas com flores), estendendo-se até atingir os óvulos na base do pistilo. No milho, a única célula vegetativa pode crescer mais de 30 cm para atravessar toda a extensão do pistilo.

A reprodução nas angiospermas é um processo complexo que inclui várias etapas, as quais podem variar entre as espécies. O pólen é produzido pelo estame, o órgão reprodutivo masculino da flor. Cada grão de pólen contém uma célula vegetativa e uma célula generativa, a qual se divide para formar duas células de esperma. O pólen é liberado quando da abertura das anteras, permitindo a transferência de grãos de pólen para o pistilo, o órgão reprodutivo feminino. A polinização pode ser realizada por gravidade, pelo vento, pela água, pelos insetos ou por outros animais. Os ovários abrigam os óvulos que produzem o gameta feminino, ou seja, a célula-ovo que será fertilizada.

Quando um grão de pólen atinge a superfície de um pistilo compatível ocorre a germinação, em resposta à indução promovida por um fluido açucarado, secretado pelo estigma maduro. Os lipídios na superfície do estigma estimulam o crescimento do tubo polínico, caso o grão de pólen seja compatível. Plantas autoestéreis inibem a germinação dos grãos de pólen gerados por suas próprias flores.

Em algumas plantas, a presença de múltiplos grãos de pólen estimula o crescimento mais rápido do tubo de pólen. A célula vegetativa, em seguida, produz o tubo polínico, uma saliência tubular a partir do grão de pólen, que transporta os espermatozoides em direção ao ovário. A fim de alcançar o óvulo, o tubo polínico deve “perfurar” o seu caminho através do estilo, o qual é rico em nutrientes, efetuando uma volta quando atinge a parte inferior do ovário. Quando o tubo polínico alcança um óvulo ocorre o seu rompimento, introjetando as duas células de esperma para o interior do óvulo. Uma delas fertiliza o óvulo para formar um embrião. A outra funde-se com dois núcleos polares da célula central para formar o endosperma, que servirá como fonte de alimento para o embrião. Ao final do processo o ovário se desenvolverá em uma fruta e os óvulos se transformarão em sementes.

Apesar dos estudos sobre o tema (GOSSOT e GEITMANN, 2007; MESSERLI, 2000; MALHÓ, 1988), ainda não está definitivamente elucidado como o tubo polínico responde à orientação

de sinais extracelulares para realizar a fertilização. Acredita-se que os tubos polínicos reajam a uma combinação de estímulos químicos, elétricos e mecânicos durante a sua jornada através do pistilo. No entanto, não está claro como esses estímulos externos atuam, ou como eles são processados internamente, e os próprios receptores sensoriais ainda não foram identificados. No entanto, diversos aspectos centrais no processo de crescimento do tubo polínico são aceitos como definitivos. Por exemplo, aceita-se como fundamentais para o processo a presença dos filamentos de actina no citoesqueleto, a parede celular peculiar, as vesículas secretoras dinâmicas, e o fluxo de íons, como sendo algumas das características fundamentais, apesar de que suas funções ainda não foram completamente elucidadas (OKUDA e HIGASHIYAMA, 2010; MASCARENHAS e MACHLIS, 1964; ROBINSON, 1985; CHEBLI e GEITMANN, 2007).

## **FERTILIZAÇÃO: SEQUÊNCIA DE EVENTOS**

Uma vez que um grão de pólen viável pousa sobre um estigma receptivo, uma série de eventos sequenciais e concatenados é deflagrada, iniciando pela germinação do grão de pólen e a formação do tubo polínico, o qual emerge e cresce. O grão de pólen movimenta-se dentro do tubo polínico até atingir o ovário.

Para a formação do tubo polínico é necessário digerir parte do tecido da estrutura feminina da flor, com o auxílio de enzimas hidrolíticas, conforme o tubo se move pelo estilo entre o estigma e o ovário. O tecido digerido torna-se uma fonte de nutrientes para o tubo polínico.

Note-se que dois tipos de núcleos estão presentes no pólen, e tanto o tubo vegetativo quanto os núcleos do grão de pólen movimentam-se no interior do tubo polínico, o qual é estimulado por uma substância açucarada segregada pelo estigma.

O caminho do tubo polínico até o óvulo não constitui uma linha reta. Ele efetua uma ondulação em volta do ovário até a sua base, perto do receptáculo. Neste local, o tubo de pólen penetra no óvulo através de um pequeno poro chamado micrópilo. Em seu interior, o núcleo masculino funde-se com o núcleo feminino e forma um zigoto diploide, sendo o processo conhecido como fertilização verdadeira ou singamia.

Na sequência, o outro núcleo masculino ingressa no saco embrionário e se funde com o núcleo secundário, gerando um núcleo triploide chamado de núcleo do endosperma primário. Este processo é chamado de fissão tripla.

Após a fertilização, o embrião resultante é submetido a uma sequência de divisões mitóticas, formando a semente. O núcleo do endosperma também se divide progressivamente, formando as células do endosperma e atuando como fonte de nutrientes para o desenvolvimento do

embrião. No final, um fruto é formado e, no caso de frutos com várias sementes, vários grãos de pólen são necessários para fertilizar cada óvulo, seguindo a mesma sequência acima.

Às vezes, uma fertilização dupla está presente. Trata-se de um mecanismo variante mais complexo de fecundação em angiospermas, representado pela conjunção de dois gametas masculinos com um único gametófito feminino. Enquanto um núcleo do espermatozoide fertiliza o óvulo, outro núcleo junta-se com os dois núcleos polares do megagametófito. Dessa forma, um espermatozoide haploide combina-se com um gameta feminino também haploide, resultando em um zigoto diploide, enquanto outro núcleo masculino funde-se com outros dois núcleos haploides polares do megagametófito, gerando um núcleo triploide. Este último é chamado o núcleo do endosperma primário, que resultará no desenvolvimento do endosperma.

Em gimnospermas, os gametas masculinos são microgametófitos, desenvolvendo-se a partir de espermatozoides produzidos por micrósporos. Nas estruturas femininas, os gametas presentes no óvulo se desenvolvem a partir de megagametófitos, que produzem múltiplos arquegônios. Como descrito para angiospermas, os grãos de pólen são transportados dos cones produtores de pólen para o óvulo por polinização anemófila ou entomófila. Os grãos de pólen entram no óvulo através do micrópilo e amadurecem dentro do gametófito feminino para produzir as células de esperma. Após a fertilização, o embrião é formado no gametófito, resultando em uma semente rodeada por um revestimento com funções de proteção e/ou nutrição.



# DESENVOLVIMENTO REPRODUTIVO DA SOJA

## TIPOS DE CRESCIMENTO DA SOJA

Após o período de crescimento vegetativo, cuja duração depende da cultivar, da latitude e das condições ambientais (duração do dia e temperatura), além das práticas culturais, a planta de soja entra na fase reprodutiva, durante a qual a brotação axilar transforma-se em agrupamento de 2 a 35 flores, as quais podem ser brancas ou roxas (Figura 10), estas em diferentes graduações.



**Figura 10.** Variação na coloração das flores de soja. A) Flor roxa; B) Flor branca.

Bernard e Weiss (1973) revisaram a literatura referente à herança dos pigmentos de cor em soja. Os pigmentos coloridos ocorrem em flores, vagens, pubescência, semente e hilo. Na literatura mais antiga, afirma-se que as cores da flor de soja são branca e roxa, e seriam controladas por um único par de genes ( $W1, w1$ ) com roxo ( $W1$ ) completamente dominante sobre branco ( $w1$ ) (JOHNSON e BERNARD, 1962; WOODWORTH, 1923). Alguns outros *loci*, que causam graduação entre as cores roxas e brancas da flor, têm sido relatados e designados ( $W2, w2$ ), ( $W3, w3$ ) e ( $W4, w4$ ).

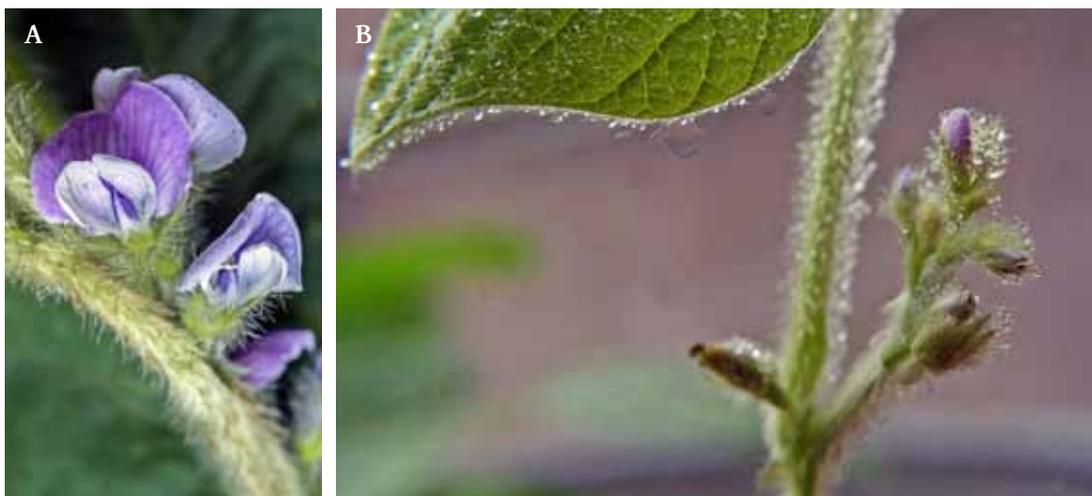
Mais recentemente, Palmer et al. (2004) e Takahashi et al. (2008) estabeleceram que a cor das flores de soja é controlada, principalmente, por seis genes (*W1*, *W2*, *W3*, *W4*, *Wm* e *Wp*). Sob o genótipo *W1*, a combinação com *W3W4* redundante em flores de cor roxo escuro, *W3w4* apresenta flores roxo pálido ou com coloração roxa na base da pétala, *w3W4* produz flores roxas, e *w3w4* tem flores quase brancas (HARTWIG e HINSON, 1962). Em genótipos com combinação dos alelos *W1w3w4*, a cor da flor foi indistinguível com a daqueles com flores brancas sob muitos ambientes, sugerindo que os ambientes afetam a cor da flor nessa combinação de alelos (HARTWIG e HINSON, 1962). Yan et al. (2014) descreveram duas novas variantes (quase branco e roxo claro), concluindo que a perda completa de função do gene *DFR2* gera flores quase brancas, e que um alelo do locus *W4* (*w4-lp*) regula flores levemente arroxeadas.

Existem dois tipos de hábitos de crescimento, intimamente vinculados à iniciação floral em soja (DZIKOWSKI, 1936; GUARD, 1931; WILLIAMS, 1950). Comumente, os dois tipos são denominados de indeterminado e determinado. No tipo de hábito indeterminado, o broto terminal continua crescendo durante a fase reprodutiva, após o surgimento das vagens. Nesse tipo, as inflorescências são ráculos axilares (Figura 11A) da planta que, na maturidade, têm uma distribuição de vagens que diminui próximo à extremidade do caule ou dos ramos. Eventualmente, a haste parece ter uma inflorescência terminal que, na realidade, é composta por uma ou duas inflorescências axilares, que se tornam muito próximas, em virtude dos entrenós curtos na ponta da haste.

O segundo tipo é o hábito determinado, no qual a atividade vegetativa da gema terminal cessa quando ela se torna uma inflorescência (Figura 11B), no estágio R2. Este tipo apresenta tanto ráculos axilares quanto um terminal, com vagens bem distribuídas ao longo da haste, bem como um conjunto denso de vagens no ráculo terminal do caule.

O nó da primeira flor é relacionado com o estágio de desenvolvimento da planta. Os nós dos cotilédones, das folhas primárias e das primeiras duas ou três folhas trifolioladas são geralmente vegetativos, razão pela qual as primeiras flores aparecem a partir dos nós cinco ou seis, dependendo da cultivar, das condições ambientais e das práticas culturais. Iniciada a floração, as flores surgem progressivamente em direção à extremidade superior do caule principal, assim como em direção às pontas dos ramos laterais, quando existentes.

Tanto o início quanto a duração da floração são controlados geneticamente, porém esta característica é influenciada pela época de semeadura e pela latitude. Em cultivares mais antigas, a floração podia estender-se entre 3 e 5 semanas para cultivares determinadas, com duração ainda mais longa para as indeterminadas (BORTHWICK e PARKER, 1938; HARDMAN, 1970).



**Figura 11.** Floração da soja: inflorescência axilar e terminal. A) Inflorescência na axila do caule da soja; B) Inflorescência terminal.

## ESTRUTURA DE UMA FLOR DE SOJA

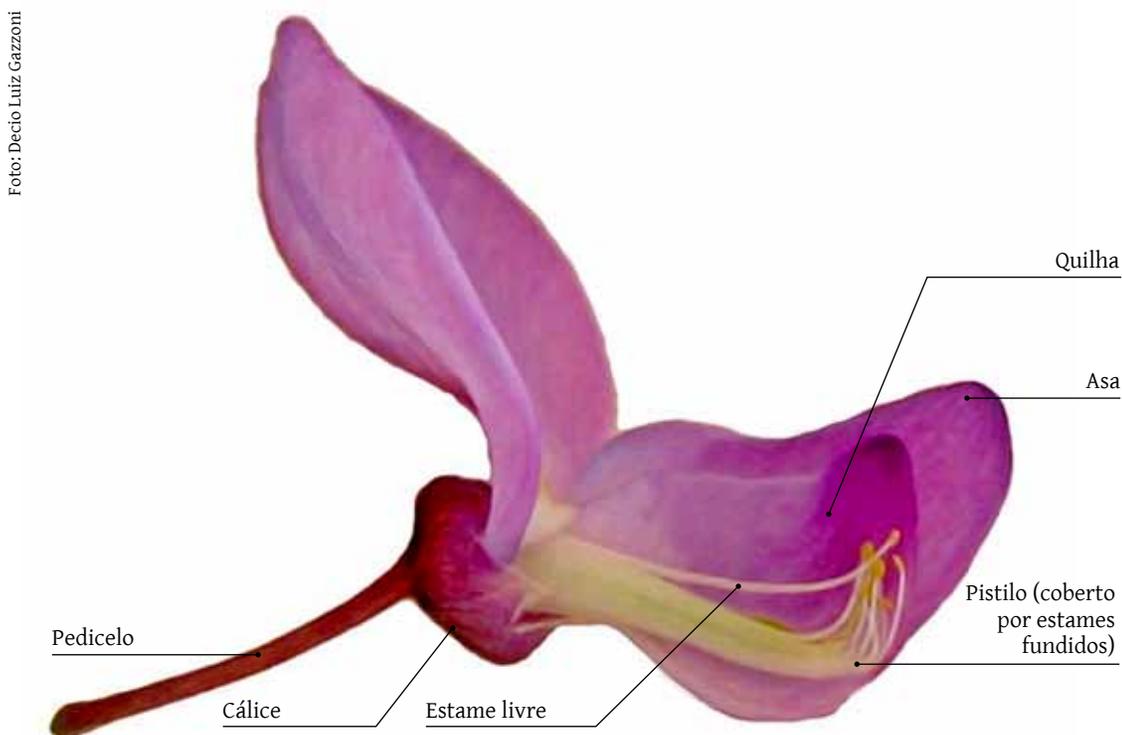
A flor de soja é uma papilionácea típica, com um cálice tubular, composto por sépalas em cinco lóbulos desiguais, e uma corola de cinco partes, que consiste em a) uma pétala bandeira posterior; b) duas pétalas asa laterais; e c) duas pétalas quilha anteriores. As pétalas estão em contato entre si, mas não constituem uma estrutura fundida única.

Quando uma gema na axila de uma folha trifoliolada desenvolve uma inflorescência, o pedúnculo permanece com a mesma anatomia, incluindo epiderme, córtex, endoderme, tecido vascular e crescimento secundário considerável a partir do cambium vascular (DZIKOWSKI, 1937). No desenvolvimento de uma inflorescência, a bráctea de cada flor é homóloga a uma folha trifoliolada, e as duas bractéolas são homólogas aos folíolos que se desenvolvem normalmente, na base de cada ramo. Depois de formar os primórdios das bractéolas, o meristema apical da flor dá origem aos órgãos florais.

Os 10 estames que compõem o androceu formam dois grupos. No grupo maior, os filamentos de nove dos estames são fundidos em uma única estrutura, enquanto o estame posterior permanece separado.

O único pistilo é unicarpelar e tem um a quatro óvulos campilótopos, alternados ao longo da sutura posterior (CARLSON e LESTER, 2004). O estilo é cerca de metade do comprimento do ovário, curvado para trás, na direção do estame posterior (livre), e termina em um estigma capitato. As Figuras 12 e 13 mostram exemplos de flores da família da soja (Fabaceae), identi-

ficando as suas partes. A Figura 14 mostra uma vista transversal de topo de estruturas da flor de soja e a Figura 15 mostra uma vista esquemática, longitudinal, de uma flor de soja.



**Figura 12.** Estrutura de uma flor típica da família Fabaceae.

No pistilo e na superfície exterior do tubo de cálice, bráctea e bractéolas, podem ocorrer tricomas, os quais não são observados nas pétalas ou estames. No início do processo, a futura flor, ou primórdio floral, surge como um botão na axila da bráctea. As sépalas constituem a primeira espiral de órgãos florais a se desenvolver. O lóbulo anterior da sépala abaxial surge primeiro no lado abaxial do primórdio floral, e é seguido, em rápida sucessão, pelos dois lóbulos laterais e, finalmente, pelos dois lóbulos posteriores adaxiais. Rapidamente, as bases desses lóbulos se ampliam e se fundem, criando o tubo do cálice.

Todos os órgãos da flor desenvolvem-se rapidamente, com exceção das pétalas, as quais não se alongam muito até que as anteras disponham de microsporângios bem desenvolvidos. O tubo estaminal, o estame livre e o estilo alongam-se no mesmo ritmo, em tempos similares, de modo que as anteras maduras agrupam-se em torno do estigma. Nesse instante, as pétalas crescem muito rapidamente, logo superando o cálice, estames e pistilo, tornando a flor visível.

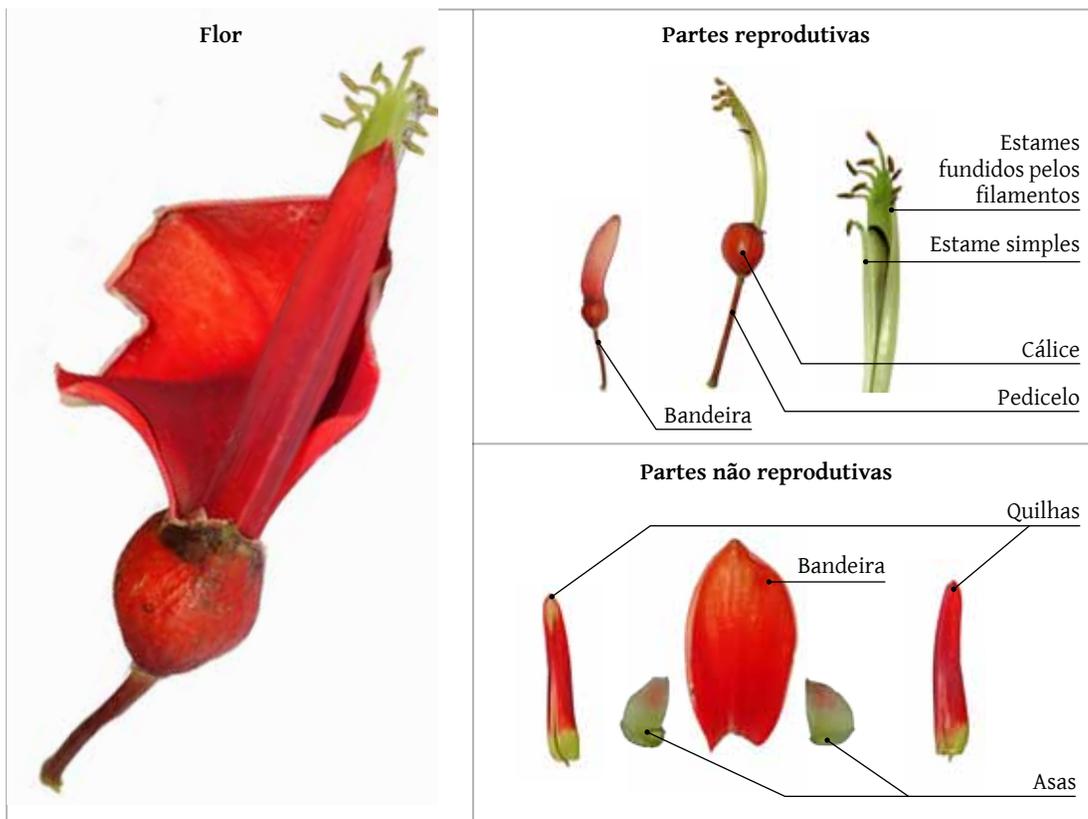
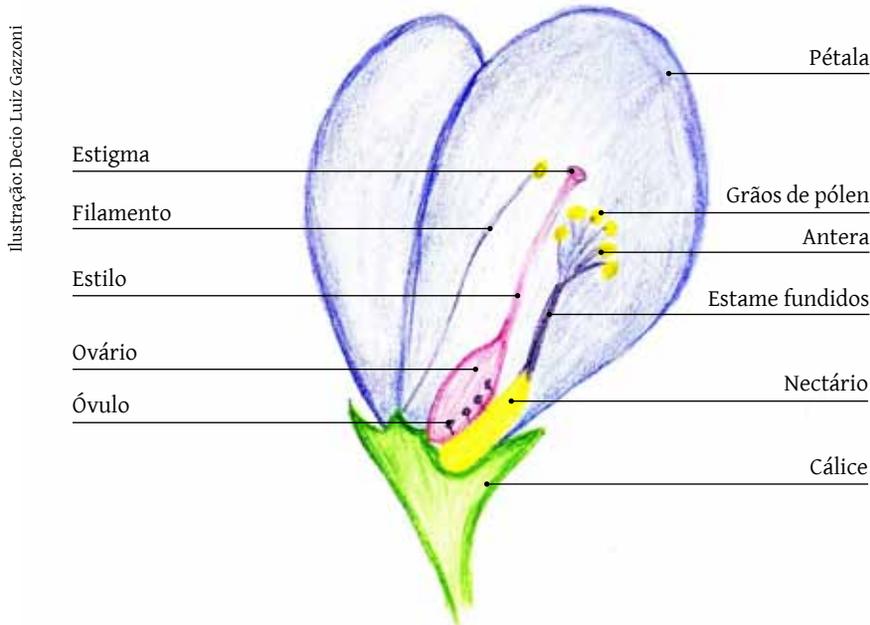


Figura 13. Flor de *Erythrina crista-galli* (família Fabaceae), mostrando as estruturas típicas de flores de espécies desta família.



Figura 14. Vista superior dos principais componentes de uma flor de soja.



**Figura 15.** Representação esquemática da flor de soja, incluindo o nectário.

Antes da fusão das margens do pistilo, dois a quatro primórdios de óvulo são produzidos alternadamente, e desenvolvem-se simultaneamente sobre a superfície interior das margens da placenta (GUARD, 1931; PAMPLIN, 1963). Cada óvulo torna-se campilótopo, com a sua extremidade micropilar apontada para cima, em direção ao estigma.

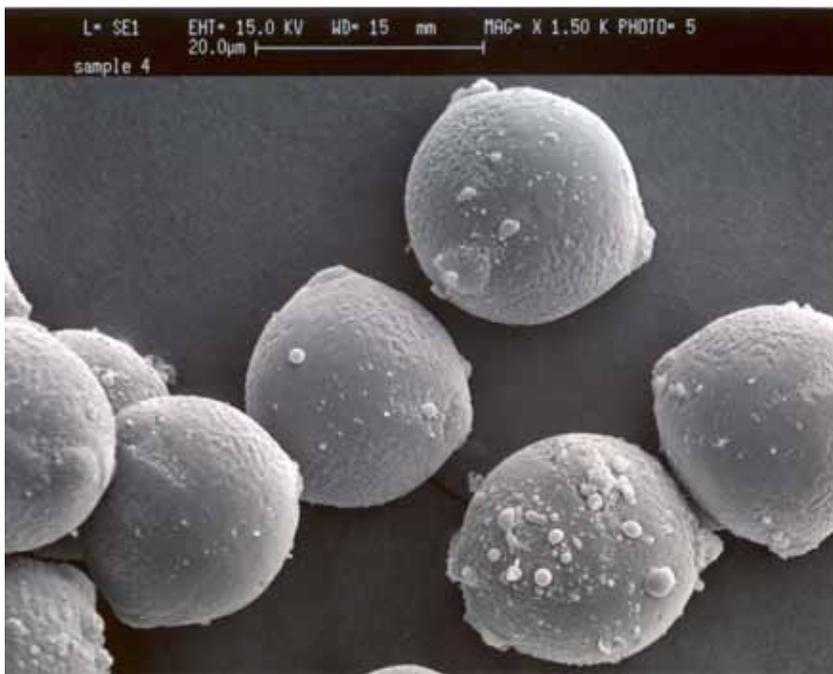
O nectário torna-se visível cerca de 10 dias antes da antese, como um rebordo de tecido entre as bases do pistilo e dos estames. No momento da antese, o nectário discoide, totalmente formado, mede entre 0,2 e 0,4 mm de altura, circundando a base da bainha estaminal (CARLSON, 1973; ERICKSON e GARMENT, 1979).

Os estômatos do nectário são ligeiramente ovais e estão concentrados em cada lado do recuo adaxial do nectário, no local onde se conecta o filamento do estame livre. A maioria dos estômatos estão localizados na borda da superfície ventral interior do nectário, ocasionalmente em grupos de dois ou três. Na face abaxial há apenas alguns estômatos (ERICKSON e GARMENT, 1979). Waddle e Lersten (1973) observaram que os nectários são, em grande parte, vascularizados por ramificações que emanam do floema, a partir da base estaminal.

Verifica-se pela estrutura anatômica que o nectário está associado aos estames. Não é uma associação aleatória, porém deliberada, a fim de forçar os insetos a ter contato próximo com os estames, para obter o néctar. Pelo contato, o corpo dos polinizadores é coberto com pólen, transportado para o estigma da mesma flor (flores perfeitas) ou para a flor feminina em flo-

res monoicas ou dioicas. A Figura 16 mostra os grãos de pólen de soja sob o microscópio. Já a Figura 17 mostra uma abelha doméstica em visita a uma flor, com o corpo coberto por grãos de pólen, destacando a corbícula, onde o pólen é depositado para ser levado à colmeia.

Foto: K. Raja Reddy /Mississippi State University



**Figura 16.**  
Grãos de pólen  
vistos ao  
microscópio.

Foto: Decio Luiz Gazzoni



**Figura 17.** Abelha  
carregando uma bola  
de pólen na corbícula,  
localizada em sua  
tibia.

Robacker et al. (1983) estudaram o comportamento de plantas de soja cultivadas com variações da temperatura do ar (diurna e noturna), temperatura do solo e concentrações de N, P e K no solo para investigar efeitos das condições ambientais sobre as características das flores (produção de flores, intensidade da cor, abertura, tamanho, secreção de néctar e emissão do aroma) na atratividade da soja para as abelhas. A maioria das características da flor variou em estreita associação com a mudança da temperatura diurna do ar de 20 °C para 24 °C, atingindo os valores máximos a 28 °C, posteriormente diminuindo a 32 °C, com exceção do tamanho da flor e da secreção de néctar, que continuaram a aumentar até a temperatura de 32 °C. Foram analisados dois componentes do aroma da flor, tendo sido observado que a emissão de um componente aumentou, enquanto a do outro diminuiu, com o aumento da temperatura do ar. A hipótese sugerida por Robacker et al. (1983) é que os dois produtos químicos do aroma podem transmitir informações aos polinizadores, relativamente à receptividade e adequação nutricional das flores.

Tanto a produção quanto a abertura de flores responderam linearmente à temperatura noturna do ar no ambiente em que as plantas foram cultivadas, atingindo valores mais elevados nas maiores temperaturas (22 °C e 26 °C) quando cotejados com as temperaturas mais baixas (14 °C e 18 °C). A produção de flores também respondeu de forma linear à temperatura do solo, atingindo valores mais elevados nas maiores temperaturas (28 e 32°C), comparativamente a temperaturas mais baixas (16 °C e 20 °C) (ROBACKER et al., 1983).

De dois níveis de adubação de Nitrogênio (75 e 175 ppm) e Fósforo (15 e 30 ppm) testados, o nível mais alto de N estimulou maior produção de flores, aumentou o tamanho da flor e a secreção de néctar, enquanto o nível mais elevado de P diminuiu as mesmas três características florais (ROBACKER et al, 1983). Por outro lado, os menores níveis de N e os níveis mais altos de P promoveram maior abertura de flores.

Robacker et al. (1983) concluem que a atratividade das plantas de soja para as abelhas variou em função das características das flores e com as condições ambientais. Houve maior atração de abelhas para as plantas cultivadas a uma temperatura do ar diurna de 28 °C, temperatura do ar noturnas entre 22 °C e 26°C, e com o nível mais elevado de N, combinado com o menor nível de P.

Severson e Erickson (1984) investigaram as características do néctar de 17 cultivares de soja a fim de avaliar a preferência de forrageamento por abelhas domésticas. Os autores verificaram que as flores permaneciam abertas apenas por um dia e a secreção de néctar ocorreu entre 9h e 15h. A produção de néctar por flor variou de 0,022 a 0,127 µL entre as cultivares, enquanto o conteúdo total de carboidratos no néctar variou de 0,301 a 1,354 µg/µL. Houve grande variação no conteúdo dos açúcares totais e individuais. O teor de carboidratos totais

por flor variou de 16 a 134  $\mu\text{g}$ , enquanto o conteúdo de frutose, glicose e sacarose variou de 42 a 314  $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ , de 43 a 262  $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ , e de 97 a 986  $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ , respectivamente. As proporções de frutose:glicose:sacarose entre as cultivares distribuíram-se em uma série contínua relativamente ampla, desde aquelas com baixo teor de sacarose (cerca de 1,2:1,0:1,4), até as que apresentaram alta proporção de sacarose (cerca de 1,2:1,0:6,7).

Severson (1983) encontrou diferenças significativas entre cultivares com flores roxas e brancas, para os teores de frutose e de glicose, quantidade de néctar por flor e carboidratos totais por flor. Ele observou que as cultivares com flores brancas tinham um teor de carboidratos mais uniforme por flor ao longo do dia, comparativamente àquelas de flores roxas. No entanto, foi observado que os teores de frutose e glicose variaram significativamente em função do dia, hora da amostragem e com a temperatura, enquanto o conteúdo de sacarose de cultivares de flores roxas variou somente com a hora do dia.

As características do néctar de soja das cultivares Centennial e Coker 237, cultivados em Marion (AR, EUA) foram analisadas durante os anos de 1980 e 1981 por Severson (1983). A secreção de néctar diminuiu com o tempo e com aumento da temperatura, enquanto a frutose, glicose, sacarose e o teor total de carboidratos da planta e por flor, aumentou com o decurso do tempo de floração e com a temperatura. Ele também observou que os fatores ambientais que promovem o estresse das plantas parecem influenciar a proporção dos componentes da fração de carboidratos do néctar. Por exemplo, a deficiência hídrica promoveu uma diminuição no teor de sacarose e um aumento de quatro vezes nos teores de frutose e de glicose.

Severson (1983), também, estudou a atratividade de soja 'Bragg', 'Centenário', 'Coker 237' e 'Davis' em experimentos com gaiolas. Os resultados indicaram que as abelhas apresentaram maior fidelidade para 'Centennial' e 'Davis' do que para 'Bragg' e 'Coker 237'. Surpreendentemente, a maior atratividade das abelhas não estava correlacionada com características do néctar, uma vez que as cultivares Coker 237 e Bragg produzem um néctar quimicamente mais atrativo e em maior volume que 'Centennial' ou 'Davis'. O autor teoriza que a atração inicial das abelhas para flores de soja seria determinada por componentes voláteis florais e, no caso, 'Centennial' e 'Davis' produziriam um espectro de voláteis mais atraente em quantidade e/ou qualidade que 'Bragg' ou 'Coker 237'.

As flores de soja têm um período curto de viabilidade para a polinização e fecundação, o que condiciona o forrageamento por abelhas, que é altamente correlacionado com a disponibilidade de pólen e néctar. De acordo com Free e Williams (1973), a concentração de açúcar no néctar determina a frequência de visitantes, enquanto o volume limita a quantidade de abelhas forrageiras que visitará o cultivo. Nas condições de Ortigueira, PR, a visita das

abelhas às flores de soja ocorre entre 9h e 15h, e entre 9h e 13h, em Sorriso, MT (GAZZONI, 2013). O pico dessas atividades e o tempo que as flores permanecem abertas varia entre cultivares, e pelo efeito da condição ambiental local.

A intensidade de forrageamento por abelhas está relacionada com as características nutricionais e o volume de néctar (HEINRICH, 1979; HAGLER, 1990), e, em particular, com o perfil de açúcares do néctar (WALLER, 1972; ABROL e KAPIL, 1991; ABROL, 2012). Erickson (1984) e Delaplane e Mayer (2000) observaram que o conteúdo de açúcar total no néctar de flores de soja variou de 37 a 45%, verificando, também, um aumento do teor de carboidratos e diminuição do volume de néctar de acordo com a hora do dia e a temperatura.

O volume de néctar em cada flor variou significativamente entre as cultivares de soja (0,2 a 0,5  $\mu$ L) e com o aumento da temperatura, como observado por Severson e Erickson (1984). Os autores não verificaram diferenças aparentes nas características do néctar entre as cultivares de flores brancas ou roxas. A hora do dia foi o principal fator a afetar as características do néctar de soja pois os teores de frutose, glicose, sacarose e o total de carboidratos no néctar aumentou ao longo do dia, enquanto o volume de néctar por flor diminuiu. As variações entre dias e em relação à mudança de temperatura foram menores que o efeito da hora de amostragem. Os autores também observaram diferenças nas características do néctar entre as cultivares, o que poderia estabelecer preferências de forrageamento pelas abelhas.

## **ABSCISÃO DE FLORES, VAGENS E SEMENTES DE SOJA**

Diversos estudos relatam que uma planta de soja produz muito mais flores do que aquelas que efetivamente evoluem até vagens. De 20 a 80% das flores sofrem um processo de abscisão, dependendo das condições ambientais e genéticas (HANSEN e SHIBLES, 1978; HARDMAN, 1970; VAN SCHAİK e PROBST, 1958; WIEBOLD et al, 1981; DALL'AGNOL, 1980). A maioria das cultivares com muitas flores por nó têm maior porcentagem de abscisão das flores do que aquelas com poucas flores por nó.

A abscisão não é restrita às flores e também pode acontecer com as vagens. Ela pode ocorrer desde o momento da iniciação dos brotos florais, durante o desenvolvimento de órgãos florais, no momento da fertilização, durante a fase precoce do proembrião, ou em qualquer fase de desenvolvimento de cotilédone. A abscisão de flores ocorre com mais frequência de 1 a 7 dias após o início do florescimento (R1) (KATO e SAKAGUCHI, 1954; KATO et al, 1955; PAMPLIN, 1963; WILLIAMS, 1950) e formação de vagens após o florescimento (CARLSON e LERSTEN, 1987). Normalmente, as primeiras e as últimas flores são mais suscetíveis à

abscisão, porém, mesmo após o estágio R3 algumas das sementes ou mesmo vagens inteiras podem abortar (ZHANG e SMITH, 1999). Apesar de sua reconhecida resistência ao ataque de insetos praga, um dos períodos mais suscetíveis aos seus danos, é o início da formação de vagens (R3). Uma única punção de um percevejo pode abortar uma semente ou uma vagem inteira, porque as estruturas são muito pequenas e sensíveis.

Hansen e Shibles (1978) constataram que, em duas cultivares indeterminadas, a abscisão foi maior na parte inferior das hastes, havendo maior retenção e produção de vagens na porção média das plantas. Em contraste, em 11 cultivares determinadas, mais vagens desenvolveram-se no terço superior da copa e a abscisão aumentou nas porções inferiores (WEIBOLD et al., 1981).

Aparentemente, a planta produz mais flores do que as reservas de fotossintatos são capazes de transformar em vagens e sementes. Um equilíbrio dinâmico e contínuo aparenta estar em curso, atualizando a capacidade da planta para gerar a quantidade máxima de sementes viáveis com vistas à perpetuação da espécie. Não há relatos de insetos pragas que provoquem abscisão de flores de soja além do que o processo natural produz normalmente. Esta hipótese concorda com a bem conhecida resistência de soja para ataques de insetos pragas, mesmo durante a fase reprodutiva da cultura.

É importante referir que Abemathy et al. (1977) relatam que a falha de fertilização é insignificante como causa de abscisão floral em soja. Em sua maioria, as flores abortadas estavam fertilizadas, com a presença de proembriões que haviam passado por duas ou três divisões celulares. Em consequência, a abscisão não se correlacionaria com a maior ou menor visita de polinizadores.

Além das flores, também óvulos individuais ou ovários inteiros podem abortar. Kato e Sakaguchi (1954) observaram que o óvulo basal, que é o último a ser fertilizado, seria mais frequentemente abortado. Além disso, o óvulo terminal muitas vezes aborta devido à sua menor capacidade para competir pela água disponível.

## **DESENVOLVIMENTO DO ESTAME E DO ÓVULO**

A primeira espiral de cinco primórdios de estames surge pouco depois do início dos primórdios das pétalas, sendo rapidamente seguida pela segunda espiral. A sequência de desenvolvimento é a mesma para qualquer das espirais de estames. Cada primórdio de estame contém uma massa mais ou menos homogênea de células, rodeada por uma camada da protoderme.

Conforme o estame se desenvolve, a sua porção apical forma uma antera composta de quatro lóbulos e um filamento curto (Figura 18).

Cada lóbulo da antera consiste em uma região central de células arquesporais (esporogênio primário), perifericamente delimitadas por quatro a seis camadas de células derivadas de divisões periclinais da protoderme. Essas camadas exteriores amadurecem e transformam-se, posteriormente, na epiderme, endotécio, camadas parietais e tapete. Em direção ao centro da antera, o arquespório conecta-se ao tecido conjuntivo, no qual também ocorre a ligação do estame isolado.

Palmer et al. (1978) determinaram os genes que controlam o número médio de grãos de pólen de plantas férteis (*Msl*) e o número médio de micrósporos cenocíticos de plantas masculinas estéreis (*mssl,mssl*) em soja. Foram feitas comparações entre o número médio de grãos de pólen e o número médio de micrósporos cenocíticos com respeito ao ambiente onde as plantas foram cultivadas e a posição do estame na flor. Conforme os autores, a produção de pólen de plantas férteis variou de 374 a 760 grãos de pólen por antera.

Foto: Decio Luiz Gazzoni



**Figura 18.** Flor de soja: detalhe dos estames fundidos envolvendo o pistilo, e as anteras cobrindo o estigma, com os grãos de pólen recobrimo a ambos.

O óvulo de soja tem dois integumentos (bitegmentados) e ambos - óvulo e saco embrionário - são dobrados sobre si mesmos (campilótopos). Os megásporos se formam no nucelo, que é a massa celular central do corpo do óvulo que contém o saco embrionário (PRAKASH e CHUN, 1976). Um máximo de quatro óvulos surgem, inicialmente, como pequenas massas de tecido sobre a placenta, em lados alternados da sutura posterior do pistilo unicarpelar. A presença de 5 ou 6 óvulos é um evento muito raro, porém factível, já tendo sido observadas vagens de soja contendo 6 grãos.

As células de um primórdio de óvulo são cobertas por uma camada única de protoderme. Em até dois dias após o início da formação do óvulo, várias células arquesporais hipodérmicas são distinguíveis. Estas células são maiores do que as vizinhas e têm uma coloração citoplasmática mais intensa. Com o desenvolvimento, uma das células arquesporais ultrapassa as outras em tamanho e torna-se o megasporócito funcional. As células vizinhas do arquespório tornam-se menos proeminentes, assemelhando-se ao resto das células do óvulo em formação. Divisões periclinais na região da hipoderme produzem duas camadas parietais do nucelo entre o megasporócito alongado e a epiderme do óvulo.

No momento da fecundação, o nucelo ainda envolve o saco embrionário, mas apenas a epiderme permanece intacta na extremidade micropilar, em contato direto com o tegumento externo (PAMPLIN, 1963). À medida que a semente se desenvolve após a fertilização, o nucelo se rompe na extremidade micropilar, expondo o saco embrionário, de modo que o suspensor do embrião fique em contato direto com a epiderme do tegumento externo. A extremidade chalazal do nucelo persiste por vários dias, mas, devido ao desenvolvimento do endosperma, ocorre a sua obliteração completa cerca de 14 dias após a fertilização (PAMPLIN, 1963).

## **POLINIZAÇÃO DAS FLORES DE SOJA**

Por ocasião da polinização, os estames diadelfos (fundidos) elevam-se para que as anteras formem um anel ao redor do estigma. Assim, o pólen derrama-se diretamente sobre o estigma, resultando em elevada percentagem de autofecundação (WILLIAMS, 1950), a qual ocorre mormente no dia imediatamente anterior à abertura total da flor (DZIKOWSKI, 1936). A maioria das referências bibliográficas indica que a polinização cruzada na soja se situa em torno de 2%, porém valores maiores também tem sido observados.

A fertilização se inicia quando o grão de pólen germina e forma um tubo polínico que cresce no interior do estilo em direção ao saco embrionário, penetrando no óvulo através de uma abertura chamada micrópilo. O crescimento do tubo polínico requer enzimas proteolíticas,

que digerem o tecido do estilo. A célula generativa do grão de pólen sofre mitose para produzir duas células de esperma. Uma vez atingido o saco embrionário, um espermatozoide se une com o ovo para formar um zigoto, enquanto a outra célula de esperma se junta aos dois núcleos da célula central, para formar o tecido triploide chamado endosperma.

O estigma úmido é recoberto em sua parte superior por uma película proteica que se origina da cutícula. A função mais provável do filme é impedir a dessecação do exsudado lipídico, presente na extremidade distal do estigma e, também, para confiná-lo na superfície do estigma. Especula-se que ele também pode conter fatores de reconhecimento do pólen, para facilitar a fertilização (CHEUNG et al., 1995).

Erbar (2003) refere que o tecido do estigma é composto de papilas com saliências laterais que se anastomosam entre si. As papilas ocupam a extremidade distal do estigma e secretam a maior parte do exsudado do estigma. Próxima a elas situam-se entre um e três círculos de papilas livres, sem saliências, que também são secretoras.

Ainda conforme Erbar (2003), existem inúmeros canais cheios de exsudato no estigma e no estilo. Os tubos polínicos crescem nesses canais, que fornecem nutrição e orientação mecânica para os mesmos. Na base do estigma, na zona de transição entre o estigma e o estilo, ocorre um aumento gradual na quantidade de exsudado entre as células, exceto no centro do estilo. Essas células fazem parte do tecido do estilo, secretando um exsudado de aparência semelhante ao do estigma.

O pólen geralmente germina na superfície do filme que recobre o exsudado do estigma. A germinação também pode ocorrer nas espirais inferiores das papilas, mas quando isto ocorre, os tubos dirigem-se inicialmente para o estigma, posteriormente crescendo no interior do estilo.

Embora muitos grãos de pólen sejam depositados sobre o estigma, e a maioria deles germina e cresce no espaço entre o estigma e o início do estilo superior, a maior parte atrofia e morre antes de atingir o ovário. Apenas alguns tubos polínicos atingem o lóculo e competem para fertilizar os óvulos (HERRERO e HORMAZA, 1996).

Após a germinação, os tubos de pólen crescem entre as células do tecido do estilo. O tecido do ovário forma um obturador secretor, no topo do qual os tubos de pólen crescem em direção aos óvulos (ERBAR, 2003). Seu exsudado é péctico, o que possivelmente controla a direção do crescimento do tubo polínico quimiotaticamente (CHEUNG et al., 1995). Durante o

crescimento do tubo polínico em direção ao óvulo, a célula generativa se divide e forma dois gametas masculinos, que são os espermatozoides.

Finalmente, o tubo polínico cresce através do micrópilo do óvulo, entre as células da epiderme nucelar, e entra no aparelho filiforme da sinérgide degenerada. Aqui, a extremidade do tubo polínico se rompe, liberando as duas células espermáticas. Uma célula espermática se funde com o óvulo e forma o zigoto diploide constituindo a célula inicial do embrião, enquanto a outra célula de esperma se junta com os núcleos secundários formando o núcleo primário do endosperma (RAY et al., 1997). Rustamova (1964) observou que o tempo decorrido entre a polinização e a fertilização varia entre 8 e 10 h. Assim, no dia da abertura total da flor é provável que a fertilização tenha ocorrido no mesmo dia da fecundação ou, talvez, um dia após.

A planta de soja é considerada cleistogâmica, ou seja, pertence ao grupo de plantas majoritariamente auto polinizadas. A polinização cruzada na cultura da soja é mediada pelos polinizadores, especialmente as abelhas (Figuras 19 e 20). Os estudos mais antigos sobre o tema indicaram taxas de polinização cruzada na soja de 0,04%, em Wisconsin (EUA), com diferentes cultivares de soja em filas adjacentes, e em diferentes localidades (WOODWORTH, 1922). A taxa variou entre 0,18 e 0,70%, na Virgínia (EUA), em anos sucessivos (GARBER e ODLAND, 1926), e foi de menos de 1% em Iowa e Maryland (EUA) (WEBER e HANSON, 1961).

De acordo com Ahret e Caviness (1994), baseado em uma média de 2 anos, a polinização cruzada variou entre um mínimo de 0,09% para cultivar Walters, até um máximo de 1,63% para 'Brim'. Os mesmos autores afirmam que as cultivares diferem significativamente na extensão da polinização cruzada e até 2,5% de cruzamentos podem ocorrer em cultivares dos grupos de maturação IV, V, e VI (classificação utilizada nos EUA) em alguns ambientes, onde polinizadores adequados estão presentes e as demais condições são favoráveis.

No Brasil, a dispersão de pólen em plantas de soja foi relatada por Abud et al. (2003), observando que a taxa máxima de transferência de pólen de cultivares transgênicas, em linhas adjacentes foi, em média, de 0,45%. Quando as distâncias eram maiores, a taxa foi reduzida drasticamente. Colocando-se uma linha de soja entre duas outras avaliadas, a polinização cruzada variou de 0,04 a 0,14%, diminuindo para zero quando 11 linhas separaram as linhas em avaliação, com uma distância de 6,5m entre elas. Chiari et al. (2011) encontraram uma gama de taxas de polinização cruzada, com mínimo de 0,2% e picos de 2,67% em soja cultivada em gaiolas com e sem a presença de abelhas africanizadas em seu interior.

Foto: Decio Luiz Gazzoni



**Figura 19.** *Apis mellifera* visitando uma flor de soja.

Foto: Decio Luiz Gazzoni



**Figura 20.** Abelha forrageira, coberta por grãos de pólen.

Detalhes do desenvolvimento do óvulo e da flor da soja são apresentados na Tabela 2.

**Tabela 2.** Cronologia do desenvolvimento do óvulo e das flores de soja.

Dias antes da antese	Eventos morfológicos e anatômicos
25	Iniciação dos primórdios florais nas axilas ou brácteas
25	Diferenciação das sépalas
20-14	Iniciação das pétalas, estames e carpelos
14-10	Iniciação dos óvulos, maturação dos megasporócitos, meiose, quatro megásporos presentes.
10-7	Iniciação da antera, diferenciação das células arquesporais masculinas, meiose, microsporogênese.
7-6	Megásporo funcional entra na primeira divisão mitótica.
6-2	A segunda divisão mitótica resulta em quatro sacos embrionários nucleados. A terceira divisão mitótica resulta em oito sacos embrionários nucleados. As paredes celulares se desenvolvem em torno das antípodas e dos ovos, formando um saco embrionário com sete células e oito núcleos. Os núcleos polares se fundem. As células antípodas começam a degenerar. Os núcleos começam a se desintegrar pela região micropilar, ao lado dos sacos embrionários. Um feixe vascular único no óvulo se estende da chalaza ao funículo, juntando-se com o feixe carpelar.
1	O saco embrionário continua a crescer, as células antípodas se desorganizam, tornando difícil a sua identificação. As sinérgides apresentam aparato filiforme; uma sinérgide degenera. O tapete na antera praticamente desaparece. Os grãos de pólen amadurecem e alguns germinam. O nectário circunda o ovário e atinge a máxima dimensão.
0	As flores abrem, normalmente é o dia da fertilização; o zigoto permanece em descanso; o núcleo do endosperma primário inicia a divisão; inicia o colapso do nectário.

Fonte: Carlson e Lersten, 1987. Os tempos apresentados referem-se a uma compilação de dados de diversas cultivares de soja, estudados por Carlson (1973), Kato et al., (1954), Murneek e Gomez (1936), Pamplin (1961), Prakash e Chan (1976). A sequência de desenvolvimento é essencialmente a mesma independente de cultivar, mas o número de dias varia com as condições ambientais e a carga genética da cultivar. As cultivares modernas seguramente tem tempos diferentes que variam de acordo com a latitude, temperatura e presença ou ausência de estresses bióticos ou abióticos.

# EMBRIÃO, ENDOSPERMA E DESENVOLVIMENTO DA SEMENTE

Após a fecundação, com o surgimento das vagens, a planta de soja torna-se muito mais suscetível ao ataque e consequentes danos causados por insetos praga, especialmente aqueles que se alimentam diretamente de vagens e sementes. Uma vez fertilizado, o vacúolo no zigoto torna-se menor e finalmente desaparece completamente após a primeira divisão celular, o que ocorre aproximadamente 30 horas após a polinização (PAMPLIN, 1963; RUSTAMOVA, 1964).

Soueges (1949) descreveu a embriogênese da soja a partir da primeira divisão do zigoto, até os estágios iniciais de cotilédones. A primeira divisão do zigoto é transversal. A célula apical, defronte à célula central, vai tornar-se o embrião. A célula basal, de frente para o micrópilo, forma o suspensor, uma estrutura efêmera que ajuda no crescimento do embrião nas fases iniciais. As sucessivas divisões da célula apical produzem o proembrião em cerca de 3 dias, com forma esférica. O proembrião é aproximadamente do mesmo tamanho que o suspensor, este de forma cônica. Uma protoderme bem definida desenvolve-se no proembrião, cerca de 5 dias após a fertilização (Figura 21).

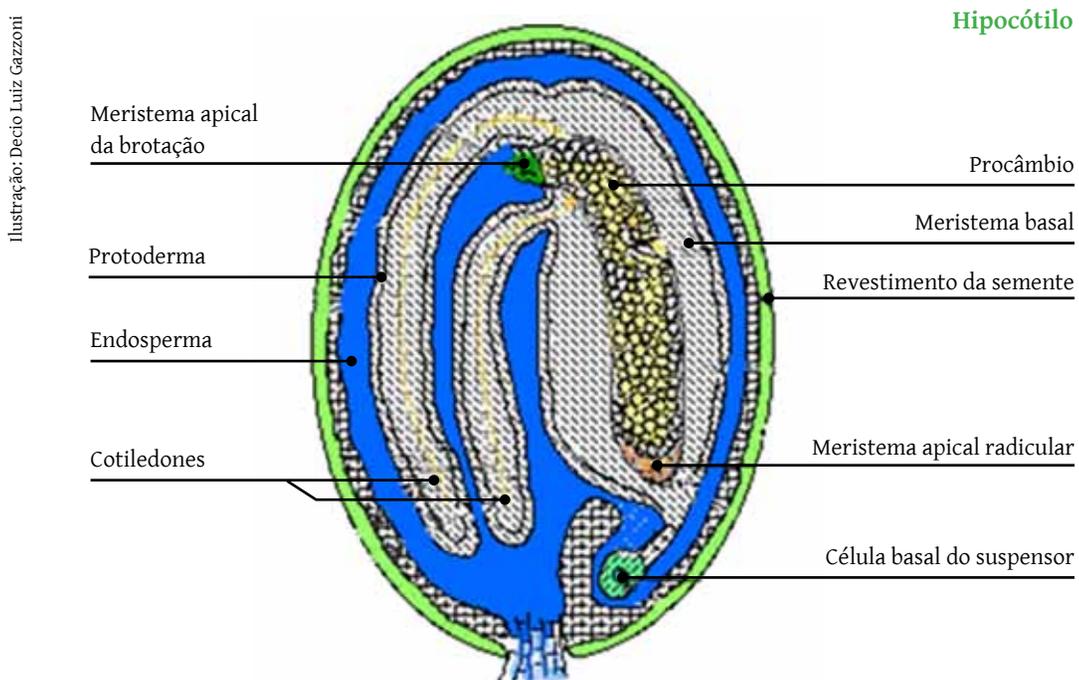


Figura 21. Desenvolvimento do embrião, semente e endosperma.

Cerca de 6 a 7 dias após a fertilização, divisões localizadas em lados opostos do proembrião, logo abaixo da protoderme, iniciam a formação dos cotilédones. Pamplin (1963) observou que o cotilédone no lado chalazal do embrião é, aparentemente, o primeiro a surgir, mas é rapidamente seguido pela iniciação do segundo cotilédone, que cresce rapidamente e logo atinge o mesmo tamanho que o primeiro cotilédone. Com o desenvolvimento dos cotilédones, há uma rotação gradual de modo que o embrião, com os seus cotilédones, rotaciona em ângulo de 90°. Em seguida, os cotilédones assumem a posição que ocuparão na semente madura, com as suas superfícies internas formando um plano paralelo com as laterais do óvulo.

Ainda de acordo com Soueges (1949), nessa fase os cotilédones apresentam contornos circulares, mas crescem rapidamente ao longo das bordas, especialmente para a extremidade chalazal do óvulo. Isso resulta em um alongamento acentuado dos cotilédones, dando-lhes a sua forma típica reniforme. Dez a 12 dias após a fertilização, os tecidos do hipocótilo estão bem estruturados e consistem em protoderme, meristema fundamental do córtex e procâmbio. Os derivados da hipófise formaram os primórdios da raiz, que, até ao momento da germinação, permanecem limitados a uma pequena área no final do hipocótilo, um pouco acima do ponto de ligação do suspensor (PAMPLIN, 1963).

O epicótilo é iniciado simultaneamente com os dois cotilédones, a partir de um meristema residual existente entre eles. Pamplin (1963) assinala que o epicótilo aparece pela primeira vez como um aglomerado alongado de células de coloração mais intensa e localizado entre as bases dos cotilédones. A camada de células mais externas torna-se a túnica. Cerca de 14 dias após a fertilização, o epicótilo forma o primórdio das duas folhas primárias em ângulo reto com o ponto de ligação dos dois cotilédones. As folhas primárias continuam a aumentar por cerca de 30 dias, até atingir o seu tamanho máximo, com a característica plúmula da semente madura.

O primeiro primórdio foliar trifoliolado, que está totalmente diferenciado cerca de 30 dias após a fertilização, localiza-se perto da base das duas folhas unifolioladas e permanece com tamanho reduzido, e apenas retoma o desenvolvimento na germinação.

Paralelamente ao desenvolvimento do embrião ocorre, também, o desenvolvimento do endosperma, em que o seu núcleo primário divide-se quase imediatamente após a fertilização. Até o momento da divisão do zigoto o endosperma já apresenta vários núcleos livres (PAMPLIN, 1963; PRAKASH e CHAN, 1976). As divisões dos núcleos do endosperma ocorrem em ciclos simultâneos nos dias que se seguem à fertilização. Os núcleos e o citoplasma comum do endosperma são deslocados para a periferia do saco embrionário pelo desenvolvimento de um grande vacúolo no centro da massa do endosperma. Os núcleos livres do endosperma são

distribuídos dentro do citoplasma.

Cerca de cinco dias após a fertilização, o endosperma começa a tornar-se celular em torno do embrião, na porção micropilar do saco embrionário e, após 8 dias, o embrião, cordiforme, apresenta-se completamente imerso no endosperma celular (MENG-YUAN, 1963; PRAKASH e CHAN, 1976; TAKAO, 1962). As paredes celulares do endosperma desenvolvem-se gradualmente em direção à extremidade chalazal do saco embrionário e, após 14 dias, se estendem até o final da extremidade chalazal do óvulo.

No momento da fertilização, o tegumento interno do óvulo consiste de duas a três camadas de células. Depois disso, a divisão periclinal, especialmente na porção chalazal do óvulo, resulta em um aumento da espessura do tegumento interno, atingindo cerca de 10 camadas de células. Aproximadamente 10 a 14 dias após a abertura da flor, a camada mais interna do tegumento interno assume coloração densa e diferencia-se como um endotélio ou tapete tegumentário que, presumivelmente, tem uma função nutritiva.

O tegumento externo, no momento da fertilização, compõe-se de duas a quatro camadas de células, exceto na região da micrópilo e do hilo, onde é consideravelmente mais espessa (PAMPLIN, 1963). Após a fecundação, ocorrem divisões periclinais e o tegumento externo tem uma espessura de 12 a 15 camadas de células (PRAKASH e CHAN, 1976). A epiderme do tegumento externo é constituída por células isodiamétricas no momento da fertilização. Durante o crescimento e maturação das sementes, estas células alongam-se radialmente, especialmente perto do hilo. As células epidérmicas do funículo, na região do hilo, também se alongam radialmente, de modo que passa a existir no hilo uma dupla camada de células epidérmicas alongadas e de paredes espessas. A sequência de desenvolvimento e enchimento da semente no interior da vagem é mostrado na Figura 22.



**Figura 22.** Sequência de desenvolvimento da semente de soja: os grãos menores são mais sensíveis aos danos de insetos pragas.

Detalhes sobre o desenvolvimento de sementes e vagens em soja, após a fertilização, são apresentados na Tabela 3.

**Table 3.** Cronologia do desenvolvimento de sementes e vagens de soja.

Dias após a floração	Aspectos morfológicos e anatômicos
0	Zigoto em repouso. Divisões consecutivas do núcleo do endosperma primário.
1	Proembrião com duas células. O endosperma apresenta cerca de 20 núcleos livres.
2	Proembrião com 4 a 8 células.
3	Diferenciação entre proembrião e suspensor. O endosperma ocupa uma camada periférica, com um grande vacúolo em seu interior.
4-5	O embrião assume forma esférica, com um grande suspensor. O endosperma que o circunda é celular, porém o restante é acelular e vacuolado.
6-7	Surgem os primórdios dos cotilédones. O endosperma é predominantemente celular.
8-10	Início da rotação dos cotilédones. O procâmbio aparece nos cotilédones e no eixo embrionário. Todos os tecidos do hipocótilo estão presentes. Surge o primórdio do ápice da raiz. Todo o endosperma é celular.
10-14	Fim da rotação dos cotilédones, com sua superfície paralela às laterais dos óvulos. Os cotilédones se alongam em direção à face chalazal do óvulo. Os primórdios das folhas primárias estão presentes. O endosperma ocupa cerca de metade da cavidade da semente. Vascularização da epiderme da semente.
14-20	Continua o desenvolvimento do embrião e da semente. O tecido do endosperma se reduz, assimilado pelos cotilédones.
20-30	As folhas primárias atingem seu tamanho máximo. O primórdio da primeira folha trifoliolada está presente. Os cotilédones atingem o máximo tamanho e o endosperma praticamente desapareceu.
30-50	Progressiva acumulação de matéria seca, perda de umidade das sementes e vagens. Maturação das vagens.
50-80	Maturação de colheita

Fontes: Carlson e Lester, 1987. Os tempos são uma compilação dos dados de estudos de diversas cultivares de soja, conduzidos por Bils e Howell (1963), Carlson (1973), Fukui e Gotoh (1962), Meng-Yuan (1963), Kamata (1952), Kato et al., (1956), Ozaki et al., (1956), Pamplin (1963) e Suetsugu et al. (1962). A sequência de desenvolvimento é essencialmente a mesma, independente de cultivar, mas o número de dias varia com as condições ambientais e a carga genética da cultivar. Cultivares modernas seguramente têm tempos diferentes que variam de acordo com a latitude, temperatura e presença ou ausência de estresses bióticos ou abióticos.



# ABELHAS E SUAS RELAÇÕES COM AS PLANTAS

## NÉCTAR, UM MEDIADOR-CHAVE

O néctar é uma secreção doce e aquosa de uma planta, que media as interações com polinizadores e defensores, às vezes protegendo contra usurpadores ou microorganismos, devido à presença de compostos secundários e proteínas antimicrobianas na sua composição (HEIL, 2011). O néctar pode ser secretado em praticamente todos os órgãos da planta (exceto raízes), e o local da secreção geralmente coincide com a sua função, apesar de que nectários funcionalmente extraflorais (EFN) possam ser encontrados no interior das inflorescências, embora sem envolvimento com a polinização (ELIAS, 1983).

Proctor et al. (1996) pontuam que o néctar floral deve ser entendido como uma recompensa-chave oferecida pelas plantas para seus polinizadores, com o objetivo de atraí-los e obter sua lealdade. Fahn (1979) descreve o néctar como um exsudado das plantas, segregado pelos tecidos glandulares, que são tão importantes que a sua estrutura e características são amplamente considerados em taxonomia vegetal e filogenia.

De acordo com Brandenburg et al. (2009) e De La Barrera e Nobel (2004), a maioria das angiospermas e algumas espécies de gimnospermas produzem néctar floral (FN) para atrair polinizadores, cujo objetivo precípua é a adequada polinização e fecundação cruzada. Por outro lado, o néctar extrafloral (EFN) atrai formigas, parasitoides e predadores generalistas e serve como uma defesa indireta contra herbívoros para mais de 100 famílias de samambaias, gimnospermas e angiospermas (KOPTUR, 1992; HEIL, 2008). Muitas plantas produzem néctar em ritmos diurnos, parcialmente adaptados para a atividade de consumo (HEIL et al, 2000; KUO e PATE, 1985; TILMAN, 1978; CORBET e DELFOSSE, 1984).

Heil (2011) menciona que, mesmo não estando claro se é possível às plantas ajustarem a secreção *de novo* do néctar, uma reabsorção de FN foi inequivocamente demonstrada (NEPI e STPICZYNSKA, 2008). Com métodos diferentes, Pederson (1958), Ziegler e Lütge (1959) demonstraram a reabsorção do néctar e a sua distribuição a outros órgãos da planta, o que incluiu estudos com sacarose e glutamina marcadas com  $^{14}\text{C}$ , aplicados artificialmente. A reabsorção de FN não consumido aparenta ser comum, porém esse fenômeno ainda não foi demonstrado para EFN (NEPI e STPICZYNSKA, 2008).

A reabsorção de néctar não secretado pelo nectário floral tem sido relacionada à morte celular programada no tecido do nectário, enquanto o floema permanece ativo, resultando em mudanças nas relações fonte-dreno (GAFFAL et al., 2007; KUO e PATE, 1985). Sob este cenário, é provável que nectários extraflorais não tenham capacidade para reabsorver néctar porque a regulação da secreção EFN não é dependente de padrões ontogeneticamente programados.

## COMPOSIÇÃO, DINÂMICA E PAPEL DO NÉCTAR

O néctar é um líquido doce. Em média, os açúcares do néctar representam menos de 2% da fotossíntese líquida de um determinado momento (PATE, 1985). As plantas regulam a produção de néctar de acordo com as taxas de consumo (CORBET e DELFOSSE, 1984; BOLTEN, 1979; INOUE et al, 1980; CORBET et al, 1979; GILL, 1988; PYKE, 1991; PEDERSON et al, 1958) e reabsorvem o excedente (PACINI, 2003). O néctar contém água, açúcares e aminoácidos para atrair polinizadores e defensores. Para proteger-se de organismos “ladrões” de néctar, bem como de microrganismos indesejáveis, também são encontrados compostos secundários e proteínas antimicrobianas. A secreção de FN e EFN pode ser induzida pelo ácido jasmônico, muitas vezes ajustada à preferência do consumidor e à sua taxa de consumo, e que depende da atividade de enzimas invertases.

As invertases cumprem ao menos três papéis: o descarregamento da sacarose presente no floema, a mobilização de carboidratos durante a secreção ativa e o ajuste pós secretor da relação sacarose:hexoses do néctar. No entanto, de acordo com Heil (2011), ainda existem aspectos não elucidados na forma como as plantas produzem e secretam componentes não-carboidratos do néctar, sendo necessários mais estudos para entender como as plantas produzem néctar e qual é, efetivamente, a substância mais importante na mediação de suas interações com animais mutualistas.

Heil et al. (2000, 2009) e Nepi e Stpiczynska (2008) referem que ainda não está claro onde os componentes não-carboidratos do néctar são sintetizados, como esses compostos entram no néctar, como as plantas adaptam a secreção de néctar para as taxas de consumo ou para a identidade do consumidor e, também, como o néctar não consumido é reabsorvido. Apesar de Gonzales-Teuber e Heil (2009) e Nicolson et al. (2007) haverem mencionado que pouco se sabe sobre outros componentes do néctar que não os açúcares e aminoácidos e, também, sobre a síntese de componentes de néctar e a regulação da sua secreção, recentemente foram feitas importantes descobertas sobre os componentes do néctar. As proteínas do néctar, chamadas de nectarinas, foram identificadas no FN do tabaco (*Nicotiana* spp.), dispondo de atividade de proteção, assim como no EFN de Acacia e em gotículas de polinização de

gimnospermas (CARTER e THORNBURG, 2004; GONZALES-TEUBER et al., 2009a, 2010; WAGNER et al, 2007; CARTER et al, 2007).

Ao investigar a composição do néctar, Heil et al. (2005) e Kram et al. (2008) encontraram algumas enzimas que desempenham um papel central nas modificações químicas pós secreção do néctar. Kessler e Baldwin (2007) identificaram os odores no néctar que induziram determinados comportamentos nos polinizadores. Radhika et al. (2010) associaram o hormônio ácido jasmônico (JA) com a modulação da secreção de FN, enquanto Heil et al. (2001), Heil (2004) e Heil et al. (2004) chegaram à mesma conclusão a respeito do EFN.

Três genes que codificam para fatores de transcrições putativos foram apontados como envolvidos no desenvolvimento do nectário: 'CRABS CLAW (CRC)', 'BLADE-ON-PETIOLE 1' e 'BLADE-ON-PETIOLE 2' (BOWMAN e SMYTH, 1999; MCKIM et al., 2008). Posteriormente, Ruhlman et al. (2010) descobriram um gene que codifica para uma invertase apoplástica em *Arabidopsis thaliana*, cuja atividade é necessária para a secreção de FN. Os primeiros proteomas obtidos a partir dos nectários de várias espécies foram mencionados por Gonzales-Teuber et al. (2010), Park e Tornburg (2009), Peumans et al. (1997) e Hillwig et al. (2010).

Duas alternativas não-exclusivas são mencionadas por Heil (2011), sobre as origens dos carboidratos, a principal classe de componentes do néctar: a primeira aponta para o transporte de amido direto do floema, conforme a necessidade e a segunda refere o seu acúmulo durante o desenvolvimento do nectário e sua posterior hidrólise durante a secreção. Alguns carboidratos também podem derivar da fotossíntese *in situ*. A secreção direta dos produtos do processo de assimilação foi demonstrada repetidamente para a produção de FN usando o anelamento de brotos florais, ou com experimentos utilizando ambientes escuros e desfolhamento (GAFFAL et al, 2007; VON CZAMOWSKI, 1952). RADHIKA et al. (2008) utilizou CO<sub>2</sub> marcado com <sup>13</sup>C para demonstrar que o EFN também contém açúcares que foram assimilados durante as últimas horas antes da secreção.

De acordo com a primeira alternativa mencionada por Heil (2011), os carboidratos são transferidos do floema para o tecido secretor em forma de sacarose onde são armazenados e/ou processados (KRAM e CARTER, 2009; WENZLER, 2008). É amplamente conhecido que, durante a secreção ativa, a sacarose é metabolizada pelas invertases da parede celular, produzindo néctares ricos em hexoses (FREY-WYSSLING, 1954; AGTHE, 1951; ZIMMERMANN, 1953). Mais recentemente, foi estabelecido que genes que codificam para a biossíntese completa de sacarose atuam nos nectários de *A. thaliana* (KRAM et al., 2009), e os padrões de expressão de genes envolvidos no metabolismo do amido permitem uma clara separação de uma fase anabólica antes da antese e uma fase de catabolismo durante a secreção dos nectários, em tabaco ornamental (REN et al., 2007).

A segunda alternativa é suportada por estudos de Horner et al. (2007) e Ren et al. (2007), mostrando que nectários do tabaco ornamental e de *A. thaliana* acumulam grandes quantidades de amido. A degradação deste amido em mono e dissacarídeos coincide com o início da secreção de néctar, durante a antese. A degradação do amido acumulado e a morte celular programada durante e após a secreção, também foram descritas para outras espécies taxonomicamente não relacionados, tais como soja (HORNER et al., 2003) e *Digitalis purpurea* (GAFFAL, 2007; BAKER e BAKER, 1975). De acordo com Pacini et al. (2003), muitas espécies possuem amiloplastos no tecido do nectário, que podem estar diretamente ligados ao vácuolo, os quais são esvaziados durante a fase mais ativa de secreção de FN (GAFFAL et al., 2007).

De acordo com Zimmermann (1953) e Heil et al. (2005), a sacarose também pode ser eliminada do néctar por hidrólise pós-secretora, que é mediada por invertases que são secretadas diretamente no néctar. Ruhlmann et al. (2010) descobriram uma invertase apoplástica em *A. thaliana*, necessária para promover a secreção ativa de néctar. Uma linhagem mutante, cuja atividade foi referida por Ruhlmann et al (2010) e Kram e Carter (2009), mostra que existe variabilidade genética para o caráter. Esta enzima foi associada a níveis reduzidos de acumulação de amido dentro do nectário, demonstrando que invertases apoplásticas podem também desempenhar um papel central no transporte de sacarose, a partir do floema, e sua subsequente armazenagem nos tecido nectaríferos.

Entretanto, Gaffal et al. (2007) e Ren et al. (2007) demonstraram que a acumulação de amido só explica uma parte do açúcar que é secretado durante o pico de atividade dos nectários florais. Além disso, Pacini et al. (2003) alertam que os nectários extraflorais não armazenam amido e que todos os carboidratos devem provir diretamente do floema, sendo que a formação de néctar e a sua secreção dependeriam de mecanismos baseados em vesículas. Matile (1965) e Heil (2007) lembram que nectários florais são filogeneticamente derivados de nectários extraflorais, assim o transporte direto do floema parece representar o mecanismo original, ao passo que o acúmulo de amido poderia ser uma estratégia alternativa para a secreção de grandes quantidades de açúcar durante as atividades de pico de nectários florais, como afirmam De La Barrera e Nobel (2004).

A polêmica descortina uma série de questões abertas a respeito de onde os constituintes não-carboidratos do néctar são produzidos, onde e como eles são adicionados ao pré-néctar e como eles são secretados, aventadas por Heil (2011). O autor teoriza que, considerando a abundância e a diversidade química de proteínas do nectário, associada à falta de menção da presença de muitas dessas nectarinas em outros tecidos, parece provável que sua síntese ocorra nos tecidos do nectário.

De fato, as células secretoras dos nectários extraflorais de *Vigna unguiculata* contêm inclusões ricas em proteínas (KUO e PATE, 1985) e todos os genes NECTARIN que codificam para proteínas de FN no tabaco ornamental são expressos no tecido do nectário, como foi afirmado por Thornburg (2007) e Carter e Thornburg (2004), e que alguns deles estão sob o controle do fator de transcrição MYB305 (LIU et al., 2009). Além disso, as nectarinas do tabaco contêm peptídeos que sinalizam para a sua secreção, de maneira que só podem ser secretadas pela fusão das vesículas com a membrana plasmática.

Existe grande variação na composição do néctar, dependendo das espécies de plantas e dos parâmetros ambientais. Vários açúcares dominam o total de solutos no néctar floral, cujos componentes principais são dissacarídeos como sacarose e monossacarídeos como frutose e glicose. A proporção dos açúcares na composição também varia em função das espécies (BAKER & BAKER, 1983a, b; FREEMAN et al, 1991; STILES e FREEMAN, 1993).

Além dos carboidratos, outros compostos como aminoácidos, fenóis, lipídios e anti-oxidantes são encontrados na composição do néctar, embora em quantidades muito inferiores (BAKER e BAKER, 1975; 1983a). A combinação única do néctar de uma planta específica conduz a sabor e odor típicos, o que pode ser essencial para a manutenção de certos grupos de polinizadores (SOUTHWICK, 1990), especialmente quanto à sua fidelidade a plantas específicas. Alguns autores teorizam que uma ação interativa pode estar presente e que polinizadores poderiam influenciar a composição do néctar, especialmente a proporção de açúcares, bem como a morfologia de flores e inflorescências, de maneira a melhor adequar-se às suas necessidades e preferências (BAKER e BAKER, 1990), constituindo-se em uma relação de coevolução.

Para ilustrar esse ponto, os beija-flores preferem soluções de sacarose em vez de quantidade equivalente de monossacarídeos (MARTÍNEZ DEL RÍO, 1990; STROMBERG e JOHNSEN, 1990), de modo que as flores polinizadas por beija-flores tendem a produzir néctar com predomínio de sacarose, enquanto flores polinizadas por abelhas apresentam teores mais elevados de hexoses (BAKER e BAKER, 1983a, b). No entanto, em outros casos, a composição do néctar pode ser menos sujeita à variação das restrições filogenéticas (GALETTO et al., 1998).

A produção de néctar pode mostrar padrões diferentes de acordo com as espécies de polinizadores que visitam as flores (FEINSINGER, 1978; CRUDEN et al, 1983; GALETTO e BERNARDELLO, 1992). Baker e Baker (1983a, b) apontam as possíveis relações coevolutivas entre as características do néctar e os diferentes polinizadores. Por exemplo, flores polinizadas por adultos de lepidópteros produzem néctar abundante, mas menos concentrado. Já flores polinizadas por abelhas secretam néctar altamente concentrado em menor quantidade, enquanto flores polinizadas por colibris apresentam valores intermediários (PYKE e WASER, 1981; OPLER, 1983; BAKER e BAKER, 1983a; SUTHERLAND e VICKERY, 1993).

Isto posto, o conhecimento da dinâmica de produção de néctar é fundamental para entender a relação ditrófica planta-polinizador. Galetto e Bernardello (2004) demonstraram que há um ritmo específico para a secreção de néctar durante a vida de uma flor, permitindo que a dinâmica de produção de néctar de uma espécie possa ser determinada. A estratégia da planta de oferecer néctar, os padrões de atividade, a frequência e diversidade de polinizadores de uma espécie vegetal, as taxas de consumo de néctar por animais, entre outros, não podem ser compreendidas sem o conhecimento profundo das características do néctar e de sua dinâmica.

## PRODUÇÃO DE NÉCTAR E A FUNÇÃO DAS ENZIMAS

Vários estudos procuraram elucidar as funções da invertase apoplástica em tecidos circundantes do floema, que cria o fluxo de açúcares em tecidos não fotossintéticos, como é o caso das partes componentes das flores. O apoplasto é o espaço de livre difusão entre as células, fora da membrana plasmática, entremeado por espaços de ar entre as células de plantas, também limitado pela cutícula da planta. Desta forma, o apoplasto é conformado pelos espaços extracelulares, limitado pelas paredes de células adjacentes, formando um compartimento no interior do tecido. A rota apoplástica facilita o transporte de água e de solutos através de um tecido ou órgão. Esse processo é conhecido como o transporte apoplástico, e o apoplasto é importante para a interação da planta com o seu entorno. A principal fonte de carbono (dióxido de carbono) precisa ser solubilizado no apoplasto antes de difundir-se via membrana plasmática para o citoplasma, para ser utilizada pelos cloroplastos durante a fotossíntese. O apoplasto é, também, um local para a comunicação célula-a-célula.

Ruhlman et al. (2010) observaram que a produção de néctar está estreitamente associada à presença da enzima invertase apoplástica. Por conseguinte, a maior produção de néctar é mais dependente de um aumento na atividade da enzima do que da capacidade fotossintética da planta. O aumento do volume de néctar durante o ciclo de vida da flor, em reação à sua retirada por polinizadores, é diretamente vinculado a um aumento da atividade da enzima invertase. Esses mesmos autores observaram que o silenciamento do gene que codifica para uma das isoformas da enzima - predominante nos órgãos reprodutivos - impediu a produção de néctar nas plantas de *Arabidopsis* assim modificadas.

A lógica fundamental deste processo foi proposta por Cheng e Chourey (1999). A invertase promove a hidrólise da sacarose para hexoses, como a glicose e a frutose e pode estar localizada na parede celular (apoplástica), no vacúolo (vacuolar) ou no citoplasma (citoplasmático). A invertase situada na parede celular é importante quando a descarga apoplástica do

floema segue uma rota que facilita a passagem de sacarose para os tecidos-drenos. Os autores concluíram que a importância da invertase apoplástica não se restringe à quebra da molécula de sacarose, uma vez que a introjeção de glicose e frutose tem o mesmo efeito sobre a passagem de fotossintatos nos drenos do tecido do floema. Neste caso, os autores atribuem à enzima um possível papel mais amplo, atuando como sinalizador ou como fator regulador.

Uma evidência adicional da importância da invertase apoplástica no processo de descarga do floema por essa rota, é a abundância de transcritos nesses tecidos, de acordo com Jin et al. (2009) e sua quase inexistência em tecidos com descarga simplástica (RUAN e PATRICK, 1995), baseada em estudos realizados nos tecidos de tomateiro. Em *Vicia faba*, os tecidos que circundam a formação das sementes que não têm ligações de plasmodesmas, também apresentam elevada expressão da enzima (WEBER et al., 1996). Além disso, a supressão da expressão do gene codificante da invertase apoplástica reduz a produtividade do arroz. Porém, quando a concentração da invertase aumenta, observa-se incremento do rendimento, confirmando assim o papel crucial da enzima no desenvolvimento de órgãos não fotossintéticos (WANG et al., 2008).

## SECREÇÃO DE NÉCTAR

A maioria dos autores concorda que, para muitas espécies, o néctar representa “a secreção da seiva do floema” (DE LA BARRERA e NOBEL, 2004; FAHN, 1988; LÜTGE, 1961; CARTER, 1999; FREY-WISSLING, 1954; AGTHE, 1951). Entrementes, apesar de a conexão dos nectários ao floema ou ao xilema ser a regra, em um grande número de espécies de plantas a vascularização não atinge a epiderme do nectário. Wist e Davis (2006) relataram que, para cerca de 50% das espécies da família Asteraceae, faltam conexões vasculares diretamente ligadas aos seus nectários florais. Ampliando a abrangência taxonômica, Fahn (1988) descobriu que um terço de todas as espécies de plantas não apresentam vascularização direta (FAHN, 1988). Davis et al. (1988) e Elias et al. (1975) afirmam que apenas uma minoria dos nectários de plantas possui terminações vasculares do floema e xilema, e que, quando elas chegam até o parênquima ou a epiderme, normalmente são ramificações do floema.

Ainda permanece obscura a forma como os carboidratos e outros componentes do néctar passam do floema ao tecido nectarífero, para posterior metabolização e secreção para o ambiente externo. Tanto a via simplástica quanto o transporte através do apoplasma são mencionados. Muito provavelmente, o pré néctar é transportado em vesículas que se movem através do simplasto, sendo secretados por exocitose (KRAM e CARTER, 2009). Os carboidratos do néctar podem ser pré-estocados no tecido nectarífero, ao menos no que tange à secreção

de néctares que são mais concentrados do que o floema. Os hidratos de carbono pré-armazenados podem estar envolvidos com invertases que desempenham um papel duplo, tanto no carregamento de pré-néctar do floema, quanto na mobilização de carboidratos durante a secreção ativa (RUHLMANN et al, 2010; VON CZAMOWSKI, 1952).

De acordo com Heil (2011), existem cinco grandes evidências que apoiam o modelo descrito acima:

- A secreção de néctar via tricomas exclui um transporte apoplástico nessas espécies, devido a barreiras apoplásticas tanto nas paredes das células externas do caule, quanto nas células intermediárias dos tricomas (FAHN, 1988; KUO e PATE, 1985);
- As vesículas são comuns em tecidos nectaríferos (FAHN, 1988; KUO e PATE, 1985);
- Os néctares secretados são caracterizados por uma ampla gama de concentrações e de proporções sacarose:hexoses (BAKER e BAKER, 1975; BAKER e BAKER, 1982) e, portanto, não podem ser produzidos apenas por um mecanismo de fluxo de transporte passivo, os quais são caracterizados exclusivamente por enzimas de clivagem de sacarose;
- Os componentes não-carboidratos, tais como lipídios e proteínas, podem ser sintetizados no tecido nectarífero, passando a compor o pré néctar antes da sua secreção (NICOLSON et al, 2007; KRAM et al., 2008);
- A secreção do néctar depende de vários mecanismos de controle de ação rápida, os quais não podem resultar unicamente de abastecimento passivo de uma única fonte.

## **ORIENTAÇÃO DAS ABELHAS**

De um modo geral, quando as abelhas se aproximam de flores elas são primeiramente atraídas pela cor e/ou forma da flor. Essas indicações são continuamente utilizadas para garantir o sucesso das visitas. De acordo com Hsu e Young (2012), as abelhas recebem sinais visuais por meio de dois tipos de canais paralelos situados atrás da retina. O primeiro canal é usado para as cores, o outro é um canal monocromático utilizado para a orientação até as bordas de um item que esteja em seu campo visual. No processo de integração desses canais, a prioridade e a interação entre eles são fundamentais, uma vez que esses sinais cromáticos e acromáticos coexistem naturalmente.

Hsu e Young (2012) treinaram abelhas para detectar formas e cores, as quais foram posteriormente utilizadas em testes para aquilatar a sua capacidade para diferenciar combinações de padrões opostos. Como resultado do teste verificaram que as abelhas escolheram

a cor correta, mas o padrão de forma errada, tanto no experimento acima quanto em outros testes. O efeito do treinamento para recompensa com a cor azul diferia do equivalente para a cor verde. Nos testes de múltipla escolha, havia maior tendência de acerto com as abelhas treinadas para identificarem a cor azul, o que indica que o sinal cromático foi muito importante para a discriminação. Os autores, também, concluíram que a cor tende a ser o fator decisivo em uma situação conflitante. Além disso, a cor azul foi preferida em relação à cor verde, indicando que a preferência de cor estava envolvida no reconhecimento visual das abelhas em relação ao seu alvo.

A visita de uma abelha a uma flor pode ser considerado um processo de dois estágios. O primeiro, envolve a orientação de uma distância relativamente grande até a proximidade da flor e, o segundo, governa a orientação a curta distância, quando a abelha pousa e prova o néctar. Von Frisch (1950) estabeleceu que as abelhas são orientadas a flores específicas pela cor, forma e aroma floral. Hansen et al. (1964), Clement (1965), Free (1993) e Leleji (1973) observaram preferências de forrageamento associadas à cor floral. Butler (1951) concluiu que as abelhas foram atraídas a distâncias de alguns metros pela visão de uma flor (ou seja, cor e forma), mas finalmente foram induzidas a pousar na flor por seu aroma. O aroma floral, a cor e a forma das flores influenciam não apenas a visitação inicial de abelhas, como fornecem pontos de referência que as abelhas utilizam para otimizar o forrageamento em uma espécie de planta específica, sendo a base da fidelização das abelhas a determinadas flores.

No entanto, chegar à flor de determinada planta não é suficiente, a fidelidade a uma dada espécie exige um reforço para a continuidade do forrageamento. Dessa forma, as flores devem oferecer pólen ou néctar, em quantidades que superem a capacidade de forrageamento de cada abelha individualmente. Este limiar de forrageamento é considerado a recompensa floral mínima aceitável para as abelhas, devendo superar em abundância e qualidade a recompensa de outras espécies de plantas próximas que competem pela visitação das abelhas. Da perspectiva das abelhas, trata-se de uma questão de eficiência e de consumo mínimo de energia para o máximo de coleta.

Naturalmente existe um equilíbrio entre as recompensas oferecidas pelas plantas (flores individuais) para atrair abelhas e induzi-las à visitação e, posteriormente, polinizar outras flores da mesma espécie, de forma que essas abelhas maximizem seus retornos em relação à energia dispendida, tendo como meta visitar um número mínimo de flores (HEINRICH e RAVEN, 1972; ROBACKER e AMBROSE, 1981).

No entanto, fidelidade, em sentido amplo, não é sempre o melhor comportamento. A fidelidade floral exibida por indivíduos de uma colônia de abelhas pode ser prejudicial para aumentar as taxas de polinização cruzada. Se houver um determinado grau de variabilidade nas

características florais dentro de uma população de plantas da mesma espécie, determinados membros dessa população podem ficar isolados desde um ponto de vista reprodutivo.

A fidelidade das operárias a um tipo de flor tem sido proposta como um meio de especiação por isolamento etológico (GRANT, 1949). Isto se torna particularmente evidente nas práticas agrônômicas quando o cruzamento entre duas variedades de uma determinada espécie não ocorre devido à discriminação dos polinizadores entre as variedades. Como um exemplo, Hansen et al. (1964) afirmam que a seleção de forrageamento das abelhas foi prejudicial em programas de melhoramento de alfafa (*Medicago sativa* L.), devido à elevada fidelidade a determinadas características florais.

Existem outros exemplos de fidelidade que conduzem à discriminação entre variedades de algumas culturas, por exemplo cornichão (*Lotus corniculatus* L.) (DEGRANDI e COLLISON, 1980), couve-de-bruxelas (*Brassica oleracea* L.) (FAULKNER, 1974), cenouras (*Daucus carota* L.) (ERICKSON et al., 1979), algodão (*Gossypium* spp.) (MOFFETT e STITH, 1972), cebola (*Allium cepa* L.) (LEDERHOUSE, 1972), soja (*Glycine max* (L.) Merr.) (KETTLE et al., 1979) e girassol (*Helianthus annuus* (DC) Ckll.) (TEPEDINO e PARKER, 1982).

Determinados fatores presentes em plantas, relacionados com atração, orientação e discriminação das abelhas, são controlados geneticamente. A variação genética e a hereditariedade da quantidade de néctar floral e concentração de carboidratos foi demonstrada entre clones de alfafa (WALKER et al., 1974; TEUBER e BARNES, 1979) e entre cultivares de cornichão (MURRELL et al., 1982). Loper (1976) observou um aumento da emissão de compostos de aroma individuais a partir de flores de plantas F1 de alfafa, demonstrando a viabilidade de seleção para compatibilidade varietal em características florais de culturas que exigem mediação de abelhas para polinização cruzada.

## NÉCTAR E ATRAÇÃO DE POLINIZADORES

Os polinizadores visitam as flores à cata de pólen e néctar, que são alimentos para si e para a colônia. A concentração e a abundância de néctar nas flores afetam profundamente a atividade de forrageamento de abelhas domésticas (BUTLER, 1945; CORBET, 1978; KAUFFELD e SORENSEN, 1971; PEDERSEN, 1953; VANSSELL, 1934). Do ponto de vista da estratégia da planta, o néctar deve atrair mutualistas e benéficos e repelir não-mutualistas, ladrões ou visitantes indesejáveis. Essas funções devem ser executadas simultaneamente e dependem da composição química do néctar.

A concentração de açúcares e a sua proporção é fundamental para atração e fidelidade de polinizadores, variando os requerimentos de acordo com a espécie de polinizador. O néctar é composto, fundamentalmente, de um complexo de hidratos de carbono, uma solução de frutose, glicose e sacarose em água, com quantidades menores de muitos outros compostos, como outros hidratos de carbono, aminoácidos, proteínas, íons minerais, ácidos orgânicos, vitaminas, lipídios, antioxidantes, glicosídeos, alcaloides e flavonoides (WALLER et al, 1972; BAKER e BAKER, 1977; LUTTGE, 1977; SCOGIN, 1979; GILLIAM et al., 1981). O conteúdo de hidratos de carbono no néctar pode variar de 4 a 60%, dependendo das espécies de plantas e das condições ambientais (SHUEL, 1975), o que aumenta a especificidade da relação entre planta e polinizador.

Apesar de os açúcares do néctar serem 100-1.000 vezes mais concentrados do que os aminoácidos, estes podem afetar significativamente a atratividade do néctar. Enquanto pássaros e morcegos podem obter nitrogênio de outras fontes, muitos insetos adultos alimentam-se apenas de líquidos. Portanto, as flores polinizadas por insetos devem possuir mais aminoácidos em seu néctar do que flores polinizadas por vertebrados. Neste sentido, concentrações elevadas de aminoácidos foram relatadas para FN de flores adaptados para polinização por borboletas (BAKER e BAKER, 1982), moscas (POTTER e BERTINO, 1988) ou abelhas (PETA-LIDOU, 2006). Igualmente, as formigas preferem néctares ricos em aminoácidos e, assim como muitos insetos polinizadores, as formigas podem mostrar acentuada preferência por aminoácidos específicos, geralmente os essenciais (BLÜTGEN e FIEDLER, 2004; CARTER et al, 2006; GONZALES-TEUBER e HEIL, 2009).

Com fundamento em uma pesquisa com quase 900 espécies de plantas, Percival (1961) identificou três padrões gerais de composição do néctar em função dos carboidratos: a) domínio de sacarose; b) quantidades iguais de sacarose, frutose e glicose e c) predominância de frutose e glicose. O autor propôs que a quantidade de néctar e a sua qualidade podem desempenhar um papel importante na determinação do forrageamento das abelhas (WADDINGTON e HOLDEN, 1979), embora não esteja claro se as abelhas adaptam suas estratégias de forrageamento considerando as flutuações nas características do néctar entre dias, ou entre horários dentro de um mesmo dia. Essas alterações afetam a atratividade dos polinizadores e a sua fidelidade.

O deslocamento dos compostos do floema para o tecido dos nectários foi proposto por Luttge (1977) como uma função de mecanismos de transporte ativo, específicos para esta finalidade. No entanto, a composição do néctar difere consideravelmente da seiva circulando no floema (ZIEGLER, 1956). Frey-Wyssling (1955) reforçou a teoria que a secreção de néctar depende do fornecimento de substâncias do floema para os nectários florais, acrescentando

que o número de células entre os terminais do floema e a superfície do tecido secretor floral não pode exceder uma certa quantidade de células (na maioria dos casos, cerca de dez) para que ocorra abundante secreção de néctar. A abundância de néctar é um dos principais fatores de atração dos polinizadores.

Nesse contexto, a principal enzima envolvida seria a invertase apoplástica, localizada nos tecidos que envolvem os terminais do floema nos nectários e que permite que a sacarose seja metabolizada em tecidos não fotossintéticos. Ruhlman et al. (2010) observaram que a produção de néctar está estreitamente associada à presença da enzima invertase apoplástica e, por conseguinte, a produção de néctar é dependente de maior atividade da enzima, além da capacidade fotossintética da própria planta. Esses autores observaram que, em *Arabidopsis*, a ausência dos genes que codificam para isoformas da enzima, predominantemente em órgãos reprodutivos, impediu a produção de néctar.

A invertase promove a hidrólise da sacarose em glicose e frutose e pode ser localizada na parede da célula (apoplástica), vacúolo (vacuolar) ou citoplasma (citoplasmático). A invertase na parede celular é importante para que o fluxo de compostos do floema apoplástico promova a transferência de sacarose para os tecidos dos nectários. Alguns estudos concluíram que a importância da invertase apoplástica não se restringe à quebra da molécula de sacarose, posto que o transporte de glicose e frutose para os nectários teria o mesmo efeito do transporte de fotossintatos do floema (CHENG e CHOUREY, 1999). Assim, fica estabelecido um vínculo, embora distante e indireto, entre a ação da enzima invertase e a atratividade para polinizadores.

Os hidratos de carbono e os aminoácidos livres presentes no néctar são fundamentais para atração de polinizadores e, como os animais diferem nas suas preferências nutritivas, a composição do néctar determina o espectro dos seus consumidores. Por exemplo, beija-flores, borboletas, mariposas e algumas abelhas geralmente preferem que o néctar floral seja rico em sacarose, assim como ocorre com espécies de formigas que se alimentam de néctar extra floral (GONZALES-TEUBER e HEIL, 2009; NEPI e STPICZYNSKA, 2008; NEPI et al., 2009; BLÜTGEN e FIEDLER, 2004). Entretanto, algumas aves nectaríferas e formigas não possuem a enzima invertase, não sendo capazes de processar a sacarose, razão pela qual preferem néctares livres desse composto, conforme afirmado por Heil et al. (2005) e Martínez Del Río (1990).

Por outro lado, a abelha doméstica e outras espécies de abelhas, assim como moscas, preferem que o néctar floral seja rico em hexoses (GONZALES-TEUBER e HEIL de, 2009; NEPI e STPICZYNSKA, 2008; NEPI et al, 2009; BLÜTGEN e FIEDLER, 2004). Igualmente, alguns pássaros e formigas que se alimentam de néctar não possuem a enzima invertase, não sendo capazes de processar a sacarose, preferindo néctares livres deste carboidrato, de acordo com Heil et al., (2005) e Martínez Del Rio (1990).

O exposto contradiz frontalmente o que foi encontrado anteriormente por outros autores. A abelha doméstica prefere soluções de sacarose na faixa de 30-50% (WALLER, 1972; WOODROW, 1968). Wykes (1952a), investigando a resposta gustativa das abelhas para soluções de açúcar com composição variável, mas com a mesma concentração de açúcares totais, verificou que as abelhas preferem as soluções de açúcares pela seguinte ordem decrescente de dominância: sacarose, glicose, maltose e frutose. Bachman e Waller (1977) e Waller (1972) mostraram que as abelhas preferem as soluções de açúcar nos quais a sacarose é o constituinte principal, com concentração próxima de 50%. Em linha com esses achados, Whitehead e Larsen (1976) determinaram que o máximo de resposta dos quimiorreceptores galeais da abelha doméstica ocorre com concentrações de sacarose de cerca de 1,5 molar (50% w/w), e as concentrações de glicose ou de frutose de cerca de 3,0 molar (50% w/w). Teste de preferência de carboidratos com base no conteúdo do néctar das espécies de plantas preferidas por abelhas, indicou que as abelhas preferem néctar com quantidades relativamente iguais de frutose, glicose e sacarose (FURGALA et al, 1958; KROPACOVA, 1965).

Jamieson e Austin (1956) descobriram que as abelhas podem discriminar entre concentrações de sacarose diferindo entre si por valores tão baixos quanto 5%. Eles mostraram que as abelhas podem distinguir entre 50% e 45%, mas não entre 50% e 47,5% ou entre 47,5% e 45% de sacarose.

Além de carboidratos e aminoácidos, que estão presentes em grande proporção no néctar, outros compostos estão envolvidos na capacidade de atração do néctar. Compostos orgânicos voláteis (COV) como benzil-acetona, têm sido relacionadas com a atratividade de polinizadores. O efeito atrativo de pétalas perfumadas é conhecido há séculos, sendo parte do complexo de atração de polinizadores, pois os odores do néctar são considerados um sinal relevante para polinizadores (RAGUSO, 2004). Por outro lado, outros compostos presentes no néctar, como gelsemina e glicosídeos iridoides, exibem propriedades repelentes (HEIL, 2011).

## **NÉCTAR, AROMA E FIDELIDADE DOS POLINIZADORES**

A importância do olfato no recrutamento de abelhas forrageiras tem sido bem documentada (VON FRISCH, 1967; JOHNSON e WENNER, 1970). As abelhas têm um grande número de sensilhas placoides nas antenas, que são os principais quimiorreceptores para aromas florais (LACHER, 1964). A amputação parcial das antenas indicou que a acuidade da percepção do perfume das flores pelas abelhas varia com o número de sensilhas intactas sobre os segmentos da antena (RIBBANDS, 1955). Alguns autores sugerem que o olfato desempenha um papel mais importante no recrutamento das forrageiras, do que as manobras de dança observadas

em suas colônias (JOHNSON e WENNER, 1966; JOHNSON, 1967; WENNER, 1967; WELLS e WENNER, 1973).

Weiss (2001) demonstrou que as borboletas e mariposas preferem flores artificiais contendo néctar perfumado, em contraste com aquelas que contêm soluções de açúcar puro, enquanto ROSE et al. (2006) mencionaram que vespas parasitoides localizam o néctar extra floral das plantas do algodoeiro (*Gossypium hirsutum*) usando apenas seus odores para orientação, o mesmo ocorrendo para ácaros que usam os odores do néctar para distinguir entre plantas hospedeiras e não hospedeiras (REYNEMAN et al., 1991).

Gonzáles-Teuber e Heil (2009) referem que a origem do odor do néctar floral está ligada aos voláteis liberados pelas pétalas, os quais são absorvidos e relançados pelo néctar. No entanto, uma grande variedade de compostos orgânicos voláteis ocorre no néctar de tabaco selvagem (*Nicotiana attenuata*) e muitos desses compostos não foram detectados em outras partes da flor sugerindo que, em certas espécies, o néctar emite o seu próprio perfume, tal como referido por Kessler e Baldwin (2007). Como outros compostos do néctar, esses voláteis servem tanto para atrair e fidelizar polinizadores, quanto para protegê-lo de ladrões de néctar, como algumas espécies de formigas (KESSLER e BALDWIN, 2007; JANZEN, 1977).

Kolterman (1969) concluiu que o odor era mais importante para o condicionamento comportamental de abelhas do que a cor ou a forma das flores ou, ainda, do que a hora do dia. Na mesma linha, Manning (1957) observou que a discriminação das abelhas foi maior com uma mudança no odor do que com uma mudança de padrão ou forma de flor. Boren et al. (1962) e Pedersen (1967) sugeriram que o odor foi parcialmente responsável por forrageamento diferencial por abelhas em clones selecionados de alfafa, enquanto Kriston (1969) descobriu que as abelhas poderiam ser condicionadas mais rapidamente por odores que lembram aromas florais do que por aromas não florais.

Contrariamente ao que ocorre em soja, a produção de compostos voláteis florais em alfafa e outras fabáceas tem sido extensivamente estudada. A fidelidade das abelhas entre flores de sete linhas clonais de alfafa, apresentados em buquês por três dias consecutivos, foi consistente entre os dias (LOPER e WALLER, 1970), sendo que as diferenças de aroma das flores foram indicadas pelos autores como possível base para essa seleção. Adicionalmente, Loper et al. (1974) observaram que a seleção pelas abelhas entre 28 clones de alfafa dependeu da quantidade e qualidade de voláteis florais. O ocimeno (terpeno) foi identificado como o principal componente volátil de flores de alfafa (LOPER et al., 1971). Mirceno, limoneno e linalol também foram identificados como componentes voláteis da flor de alfafa (LOPER, 1972) e a discriminação olfativa por abelhas entre estes compostos também foi demonstrada (WALLER et al., 1973, 1974), estando os mesmos associados à fidelidade das abelhas.

Um ritmo endógeno na produção de voláteis também foi demonstrado com flores de *Cestrum nocturnum* (Solanaceae) (OVERLAND, 1960), assim como a emissão de substâncias voláteis por flores de alfafa segue um padrão cíclico diário, que é controlado por ritmos induzidos pelo fotoperíodo (LOPER e LAPIOLI, 1971). Um aumento da emissão de compostos do aroma de flores de algumas plantas F1 de alfafa, superior ao observado em plantas progenitoras, sugere que o aroma total de flores é um caráter do aroma floral que pode ser controlado geneticamente (LOPER, 1976). Portanto, pode ser possível alterar o caráter floral de alfafa ou outra espécie de planta para aumentar a fidelidade das abelhas, pela via do melhoramento genético.

A produção de voláteis em flores de outras espécies de plantas tem sido estudada. O exame de mais de 150 espécies de orquídeas demonstrou a existência de um espectro volátil complexo que envolve cerca de 50 compostos diferentes (DODSON e HILLS, 1966; HILLS et al., 1968). A produção de voláteis florais em orquídeas é específica de cada espécie, e é fundamental para a polinização, uma vez que seus principais polinizadores - abelhas do gênero *Euglossine* - discriminam entre espécies de orquídeas por olfação (DODSON et al., 1969). Espectros complexos de voláteis foram relatados para flores de *Michellia figo* Spreng (TODA et al., 1982), *Castanopsis caspidata* Schottky (YAMAGUCHI et al., 1979), trevos (*Trifolium* spp.) (HONKANEN et al., 1969) e de *Sambucus nigra* L. (VELISEK et al., 1981).

## NÉCTAR E PROTEÇÃO

Carboidratos, aminoácidos e voláteis são substâncias protagonistas na atração de visitantes, e a sua adequação nutricional “legítima” o néctar para determinadas espécies de visitantes. No entanto, néctares também contêm outros compostos, por exemplo, proteínas e várias classes de metabólitos secundários. As menções pioneiras às proteínas do néctar datam da primeira metade do século passado, conforme Buxbaum (1927) e Lütge (1961). Essas proteínas são fonte de nitrogênio orgânico, mas existem outras funções importantes associadas a elas.

Por exemplo, as nectarinas no néctar floral de tabaco ornamental (*Nicotiana langsdorffii* x *Nicotiana sanderae*) protegem o néctar de infecções microbianas pelo Ciclo Nectar Redox (CARTER e THURNBURG, 2004; CARTER et al, 2007; PARK e THORNBURG 2009; CARTER et al, 2006, 2009), tendo sido identificadas apenas cinco proteínas em néctar de tabacos ornamentais, oito em jacarandá azul (*Jacaranda mimosifolia*) e 10 em *Rhododendron irroratum* (KRAM et al., 2008). Existem exceções, como mencionado por Gonzáles-Teuber (2009) a respeito do mutualismo em *Acacia myrmecophytes*, onde foram identificadas mais de 50 proteínas diferentes, em que esta espécie de planta abriga colônias de formigas para a sua defesa

indireta. Heil (2011) descreve a maioria das nectarinas como proteínas relacionadas com ação anti patogênica como quitinases, glucanases e taumatina.

Kram (2008) sugeriu um papel na defesa antimicrobiana para as GDSL-lipases (enzimas hidrolíticas com propriedades multifuncionais) no néctar floral de *J. mimosifolia*. A maioria das nectarinas parece estar envolvida na proteção contra microrganismos que, comumente, infestam néctares, em particular leveduras, cuja atividade metabólica altera a composição do néctar, de acordo com os estudos de Herrera et al. (2008, 2009). No entanto, embora a presença de alguns microrganismos que infectam o néctar, ou mesmo de ladrões de néctar, eventualmente possa ter efeitos benéficos para a planta (LARA e ORNELLAS, 2002), Herrera et al. (2008) propõem que a maioria das plantas se beneficia ao manter o néctar tão estéril quanto possível, mantendo o controle da sua composição química.

Os estômatos abertos nos nectários podem ser um ponto de entrada de patógenos de plantas, segundo informado por Ivanoff e Keith (1941) e Keith e Ivanoff (1941). Mais recentemente, Buban et al. (2003) e Farkas et al. (2007) descrevem o nectário como um sítio primário de infecção por *Erwina amylovora*, agente causal do fogo bacteriano de maçãs e peras e, para proteger-se da infecção, o néctar das flores dessas plantas contém determinadas proteínas (nectarinas) específicas. Também tem sido observado que alguns néctares possuem compostos tóxicos para ladrões e pragas, mas que, por vezes, também afetam adversamente insetos benéficos, como polinizadores. A toxicidade do néctar é devida a metabólitos secundários, aminoácidos, compostos fenólicos e alcaloides (BAKER, 1977; ADLER, 2000), embora alguns desses compostos possam ter ação protetora.

## EFEITOS DA REMOÇÃO DE NÉCTAR E PÓLEN

A remoção do néctar por visitantes florais pode ter um efeito pronunciado sobre a quantidade total de néctar segregada por uma flor. Embora em algumas espécies a remoção do néctar não modifica o padrão de produção (GALETTO e BERNARDELLO, 1993, 1995; GALETTO et al., 2000), em outras, a quantidade total de açúcar no néctar pode aumentar (PYKE, 1991; GALETTO e BERNARDELLO, 1995; CASTELLANOS et al., 2002) ou diminuir (GALETTO e BERNARDELLO, 1992; BERNARDELLO et al, 1994; GALETTO et al, 1997). Previsões para esses padrões não são simples, porque eles podem estar relacionados com polinizadores, fatores ambientais, alocação de recursos da planta, ou outros fatores (GALETTO e BERNARDELLO, 2004).

Observando as várias características da produção de néctar e de sua dinâmica, além de sua interação com polinizadores, diversos autores investigaram o impacto da remoção de néctar

sobre a alocação de recursos vegetais (produção de néctar versus produção de sementes) e sobre a polinização cruzada. Ornelas e Lara (2009) sugeriram uma possível teoria vinculando o nível de polinização cruzada, a remoção de néctar e a maior produtividade. Estudando diferentes níveis de reposição de néctar removido e de recebimento de pólen pelo estigma, eles sugeriram que a intensidade de polinização e reabastecimento de néctar interagem em seus efeitos e afetam a produção de sementes. O estudo dos autores em *Pentstemon roseus* envolveu sete níveis de remoção manual do néctar: 1) uma vez no fim da vida da flor; 2) uma vez por dia, durante dois dias, na fase estaminada; 3) uma vez por dia, durante dois dias, na fase de pistilo; 4) uma vez por dia, durante quatro dias consecutivos; 5) duas vezes por dia durante dois dias, na fase estaminada; 6) duas vezes por dia durante dois dias, na fase de pistilo; 7) duas vezes por dia durante quatro dias consecutivos. A manipulação do pólen envolveu os seguintes tratamentos de colocação de anteras sobre estigmas virgens: 1) baixa frequência - uma antera de um doador; 2) média frequência - duas anteras de dois doadores; 3) alta frequência - quatro anteras de dois doadores.

Ao manipular as taxas de reposição de néctar e padrões de recebimento de pólen, esses autores encontraram evidências de um *trade-off* entre o investimento de recursos da planta em néctar ou em sementes, principalmente nos níveis com necessidades intermediárias de reabastecimento de néctar. A máxima produção de sementes foi alcançada quando as flores produziram níveis adicionais intermediários de pólen e de remoção de néctar. No entanto, quando a frequência de remoção de néctar foi aumentada, a produção de sementes diminuiu para níveis semelhantes aos de flores polinizadas naturalmente. Estes resultados sugerem que a produção de sementes de *P. roseus* é limitada pela quantidade de pólen, tanto com autofecundação quanto com polinização cruzada. Entretanto, a magnitude da redução na produção de sementes, pela limitação do pólen, foi mais pronunciada quando as plantas tiveram o custo de atrair polinizadores adicionais (ou seja, custos de reabastecimento de néctar).

Ornelas e Lara (2009) descobriram que a produção de sementes foi menor em baixos níveis de deposição de pólen, mais alta em deposições intermediárias de pólen, e intermediária quando as cargas de pólen foram as mais altas. A frequência de remoção de néctar e deposição de pólen teve um efeito interativo sobre a produção de sementes, com níveis intermediários de remoção de néctar resultando no nível mais alto de formação de sementes, porém, apenas quando as cargas de pólen foram intermediárias. Em altas cargas de pólen, a produção de sementes foi maior, porém próxima de pouca ou nenhuma remoção de néctar. Com baixa deposição de pólen, todas as taxas de remoção de néctar igualmente reduziram a fecundidade.

O peso total das sementes não seguiu o mesmo padrão da produção de sementes, como efeito da remoção de néctar e da intensidade de polinização. Altos níveis de remoção de néctar e de deposição de pólen reduziram o peso total de sementes, com pouca interação

entre os efeitos principais. Esse conflito entre os custos de reabastecimento de néctar e de limitação de pólen força a planta a buscar uma situação de equilíbrio entre a necessidade de atração de polinizadores e aprovisionamento de recursos para a futura produção de sementes (ORNELAS e LARA, 2009).

Manipulando as taxas de reposição de néctar e padrões de recebimento de pólen no estigma, Wang et al. (2008) também encontraram evidências de um *trade-off* entre investimento dos recursos das plantas para a produção de néctar ou de sementes, principalmente nos níveis intermediários de reposição de néctar. O potencial máximo de sementes foi atingido quando as flores receberam níveis intermediários de adição de pólen e de remoção de néctar. No entanto, quando a frequência de remoção de néctar foi aumentada, a produção de sementes diminuiu para níveis semelhantes aos de flores polinizadas naturalmente. Estes resultados sugerem que a produção de sementes nas plantas de *P. roseus* é modulada pela deposição do pólen e que a magnitude da limitação de pólen foi mais pronunciada quando as plantas têm o custo adicional de atrair polinizadores (custos de reposição do néctar).

Embora algumas flores polinizadas por animais respondam positivamente à remoção de néctar, produzindo néctar adicional, essa secreção extra nem sempre é custosa para a planta (ORDANO e ORNELAS, 2005). Para algumas plantas, o custo de produção de néctar é insignificante, tanto em termos de investimento em tecido floral (HARDER e BARRETT 1992; LEISS et al., 2004), de crescimento vegetativo (GOLUBOV et al., 2004) ou de produção de sementes (ORDANO e ORNELAS, 2005; ORNELAS et al., 2007), embora a demanda possa ser razoavelmente elevada em termos de energia, assimilação de fotossintatos (PLEASANTS e CHAPLIN 1983; SOUTHWICK 1984) ou de produção de sementes (PYKE 1991; ORDANO e ORNELAS 2005).

Pyke (1991) analisou os custos de produção de néctar em plantas selvagens de *Blandfordia nobilis* polinizadas à mão, para garantir a polinização ideal. Seus resultados mostraram que a disponibilidade de recursos e não o nível de polinização limita o número de sementes por planta.

Alguns estudos mostraram um pico na produção de sementes com níveis intermediários de visita de polinizadores, ocorrendo diminuição na produção de sementes em níveis de visita mais elevados (BÚRQUEZ et al., 1987; YOUNG, 1988; HERRE, 1990) que podem resultar da remoção de pólen já depositado no estigma (GORI 1983). Além disso, a deposição de pólen é variável de uma flor para outra (STEPHENSON, 1981; BURD 1995). Esses resultados podem indicar a saturação de forrageamento pela população de abelhas no campo, coletando mais néctar e pólen do que seria aconselhável, forçando a planta a investir recursos para produzir mais néctar, ou não atingindo o potencial máximo de fecundação. Este tipo de resultado é contrário à teoria de que mais abelhas forrageando em soja resultaria, necessariamente, em

mais polinização cruzada, maior eficiência na fecundação e, finalmente, rendimentos mais elevados, se a população de abelhas ultrapassar determinado limite.

## NECTÁRIOS

Os nectários podem ser extremamente diversificados no tocante às suas localizações, estruturas e até mesmo quanto aos seus mecanismos de secreção (ELIAS, 1983; FAHN, 1988; PATE et al., 1985). Em algumas espécies sequer há uma estrutura que seja visível externamente (FREY-WYSSLING e HAUSERMANN, 1960) e a sua presença pode ser identificada apenas quando o néctar aparece na superfície da planta. Os nectários também podem formar estruturas anatômicas distintas, por vezes altamente visíveis, com uma ultraestrutura altamente complexa (HEIL, 2011).

Os nectários podem ser ligados ao floema, ao xilema ou, ainda, não dispor de ligação vascular direta como indicado por Fahn (1988) e Wist e Davis (2006). As secreções de néctar ocorrem através de estômatos modificados permanentemente abertos ou de tricomas especializados (FAHN, 1988; WIST e DAVIS, 2006; VASSILIEV, 2010). Tais diferenças podem ocorrer dentro da mesma planta e de tipos funcionais de nectários. Por exemplo, nectários florais extra-estipulares do caupi (*Vigna unguiculata*) formam uma área de tricomas secretores amplamente espaçados, que não têm qualquer conexão direta com o sistema vascular, segundo Kuo e Pate (1985). Os mesmos autores afirmam que os nectários extraflorais, localizados na haste da inflorescência, consistem em uma região com tecidos secretores em forma de cone, que estão ligados ao floema e liberam o EFN através de estômatos permanentemente abertos.

As secreções dos tricomas glandulares ou do nectário podem ser temporizadas espacialmente e funcionalmente e, portanto, contribuir conjuntamente para a composição final de néctar. Broersma et al. (1972), Levin (1973) e Rivera (1996) referem tricomas florais glandulares e vegetativos, presentes em algumas espécies, que podem ser sítios de produção de compostos anti-microbianos.

## NECTÁRIOS DE SOJA E PRODUÇÃO DE NÉCTAR

Vários estudos foram realizados para elucidar o desenvolvimento e as características funcionais de nectários (DURKEE et al., 1981; DURKEE, 1983; DAFNI et al., 1988; FAHN, 1988; BEARDSELL et al., 1989; FIGUEIREDO e PAIS, 1992; ZER e FAHN, 1992; RABINOWITCH et al., 1993; BEL-

MONTE et al. 1994; STPICZYNSKA 1995; NEPI et al., 1996; O'BRIEN et al., 1996; GAFFAL et al., 1998). Enquanto alguns autores focam a investigação na fase de maturidade do nectário (PERCIVAL, 1961; BAKER e BAKER, 1981; RABINOWITCH et al., 1993; ECROYD et al., 1995; DAVIS, 1997; CARTER et al., 1999; CARTER e THORNBURG 2000; THORNBURG et al., 2003), outros se concentram na composição do néctar, em especial de açúcares como glicose, frutose e sacarose, componentes importantes do néctar, em grande parte responsáveis por suas características e funcionalidade (BUTLER et al., 1972; BAKER e BAKER, 1981; ROSHCHINA e ROSHCHINA 1993).

Apesar da família Fabaceae compreender várias plantas cultivadas de importância econômica, poucos estudos recentes tratam do desenvolvimento, anatomia e ultraestrutura dos seus nectários (ANCIBOR, 1969; WADDLE e LERSTEN, 1973; GULYÁS e KINCSEK, 1982). Espécies envolvidas em estudos recentes são *Lotus corniculatus*, (MURRELL et al., 1982; TEUBER et al., 1980.), *Phaseolus vulgaris* (WEBSTER et al., 1982.), *Pisum sativum* (RAZEM e DAVIS, 1999), *Trifolium pratense* (PICKLUM 1954; ERIKSSON, 1977) e *Vicia faba* (WADDLE e LERSTEN, 1973; DAVIS et al., 1988; DAVIS e GUNNING, 1991, 1992, 1993; STPICZYNSKA 1995). Alguns autores investigaram os nectários de soja, sua estrutura e funcionalidade, como Purseglove (1968), Carlson (1973), Waddle e Lersten (1973), Mcgregor (1976), Erickson e Garment (1979), Carlson e Lersten (1987), Crozier e Thomas (1993) e Horner et al. (2003).

O estudo de Horner et al. (2003) detalha as mudanças que ocorrem no interior das células e tecidos do nectário, do receptáculo floral, do sistema de vasos que enerva o nectário, e dos tricomas glandulares adjacentes ao gineceu. Eles demonstraram que os nectários de soja têm uma ultraestrutura e um método de secreção (holócrina) não previamente relatado para qualquer outra leguminosa. Esses dados servem como base para a observação de nectários de soja selvagem anual (*Glycine soja*) e de espécies perenes do mesmo gênero, nos quais a polinização cruzada e a secreção de néctar são maiores do que na soja cultivada, *G. max* (BROWN et al, 1986; SCHOEN e BROWN, 1991; FUJITA et al., 1997).

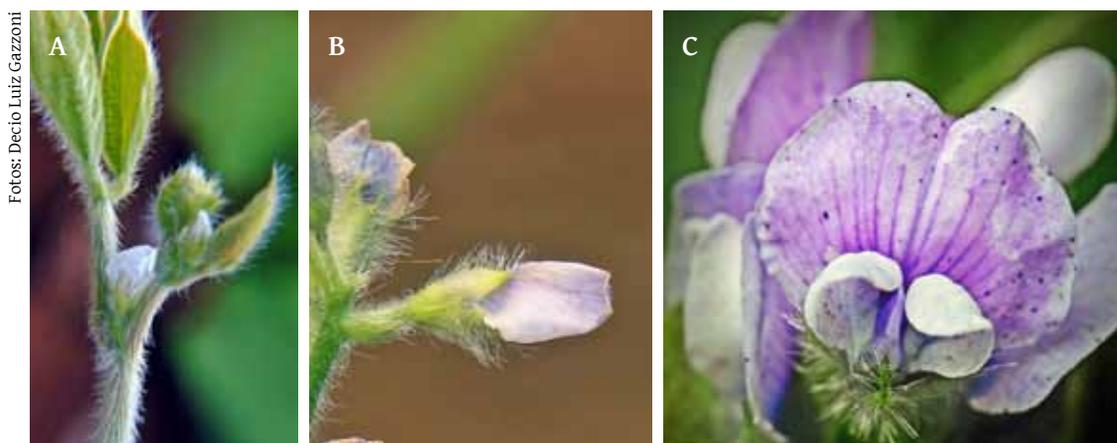
A estrutura dos nectários florais em soja desenvolve-se entre as bases do gineceu (central) e do anel de estames (lateral). Eles têm uma forma discoide, formando-se imediatamente antes da abertura da flor, com não mais do que 24 h de vida útil. O nectário consiste de células parenquimáticas de paredes finas, citoplasma denso, um núcleo, corpos de Golgi e vesículas, mitocôndrias, plastídios, retículo endoplasmático, muitos ribossomos e um ou mais vacúolos, sofrendo morte celular programada após a polinização. As ramificações de vasos do floema penetram no nectário pela sua base, supostamente servindo para o fluxo de açúcares (HORNER et al., 2003), sendo originados a partir de feixes vasculares no xilema, que enervam o anel estaminal periférico ao nectário. O receptáculo da flor, logo abaixo da base do nectário,

o gineceu, o anel de estames, as pétalas e sépalas, estão conectados ao feixe vascular principal e seus ramos, que enervam todos esses órgãos de flores. Em torno desses feixes vasculares basais localiza-se o tecido conjuntivo que contém muitos cristais de oxalato de cálcio.

Além de açúcares, outras substâncias são encontradas no néctar (GRIEBEL e HESS, 1940; VOGEL, 1969; BAKER e BAKER, 1973, 1975, 1983; DEINZER et al., 1977; RODRIGUEZ-ARCE e DIAZ, 1992; ROSHCHINA e ROSHCHINA, 1993; ECROYD et al., 1995; FERRERES et al., 1996; CABRAS et al., 1999; PETANIDOU et al., 2000). A eventual variação na proporção de xilema e floema na vascularização do nectário parece afetar a composição de carboidratos do néctar (FREI, 1955; FREY-WYSSLING, 1955; ESAÚ, 1977). Atratividade é a principal característica funcional do néctar, mas alguns de seus compostos são conhecidos por proteger contra o ataque microbiano ou contra insetos que atacam vagens ou sementes (CARTER et al, 1999; CARTER e THORNBURG, 2000; THORNBURG et al., 2003).

Horner et al. (2003) mencionam três estágios de desenvolvimento dos nectários da soja: pré ativo, ativo e pós ativo. Durante as fases pré ativa e ativa, os nectários são compostos de uma única camada na epiderme contendo muitos estômatos abertos e apresentando células-guarda com paredes espessas, plastídios plenos de amido, além de outras organelas. Durante as fases ativa e pós ativa, cristais de vários tipos (prismáticos, aglomerados aciculares ou cúbicos) encontram-se dentro de algumas das células do nectário, em espaços intercelulares e na superfície externa, perto da base do nectário. Os cristais de oxalato de cálcio do receptáculo não desaparecem durante o desenvolvimento do nectário e de sua degeneração. Além desses existem outros cristais, cuja composição química não foi determinada.

Horner et al. (2003) apresentaram uma descrição detalhada das três fases de desenvolvimento dos nectários de soja, associados ao desenvolvimento da flor (Figura 23) e descritos a seguir.



**Figura 23.** Vista externa da flor de soja, de acordo com as fases de desenvolvimento dos nectários. A) Pré-ativo; B) Ativo; C) Pós-ativo.

## **FASE PRÉ ATIVA**

Durante esta fase, ocorre a formação do nectário entre as bases do anel de estames e do gineceu. No início da fase pré ativa não há tricomas sobre o gineceu, os quais surgirão posteriormente. Os primeiros tricomas são alongados e não glandulares, de paredes finas e unicelulares, desenvolvem-se durante esta fase, seguindo-se o surgimento de tricomas também alongados, compostos por 2-3 células, com paredes muito grossas e, finalmente, tricomas glandulares curtos, compostos por 5 a 7 células. Além disso, no início do desenvolvimento do nectário, pequenos corpos globulares aparecem no espaço entre o gineceu, recém formado, e o nectário. Estes corpos possuem diâmetro variável e sua origem e função é desconhecida. Eles desaparecem no decorrer da fase pré ativa.

Cristais são observados dentro da região basal do nectário, porém, na maioria das vezes localizam-se em uma camada de duas a três células de espessura, abaixo da base do nectário. Esta camada estende-se desde a base compartilhada entre o nectário e o anel de estames até a base partilhada com o gineceu. Posteriormente, forma-se um montículo circular de células especiais do parênquima, recoberto por uma única camada de epiderme, com estômatos distintos, que ocorre em toda a superfície do nectário. Eles consistem de duas células guarda e um poro, com a inclinação em direção ao gineceu exibindo mais estômatos. Uma cutícula densa e contínua recobre todas as células.

As células do parênquima do nectário têm paredes finas, com um ou mais grandes vacúolos semelhantes às células epidérmicas não-estomáticas, em seu interior. Plasmodesmas ocorrem entre células especiais do parênquima adjacentes, ou entre estas células e células epidérmicas. As células-guarda, de paredes espessas, contêm plastídios proeminentes, plenos de amido, assim como outras organelas mas, normalmente, não têm plasmodesmas.

## **FASE ATIVA**

Durante esta fase, estando a flor ainda fechada, o nectário atinge o seu tamanho máximo. No início desta fase, o parênquima especial em torno dos terminais vasculares do floema se tornam altamente vacuolados. Os vacúolos são preenchidos com partículas de material não-solúvel em água e partículas semelhantes ao ribossomo. Em muitas destas células, bem como nas células epidérmicas não-estomáticas, tubos retos com conjuntos de partículas semelhantes ao ribossomo ocorrem no citoplasma, ou atravessam as plasmodesmas e, pontes citoplasmáticas são observadas, associadas com os vacúolos.

Antes e durante o período em que os fragmentos tonoplásticos e o conteúdo dos vacúolos misturam-se com as organelas citoplasmáticas, muitas vezes são observados feixes de tubos pressionando para fora do tonoplasto vacuolar e do citoplasma. Em seguida, essas células

colapsam liberando o seu conteúdo para a superfície do nectário, através dos poros das células guarda. Esta secreção holócrina é diferente da relatada para outras leguminosas ou não-leguminosas e sugere um fenômeno de apoptose. No final do processo, as células especiais restantes do parênquima do nectário seguem o mesmo destino, juntamente com as células da epiderme, de modo que todo o nectário decai, deixando apenas algumas das células-guarda intactas.

Existem dois tipos de tricomas glandulares não alongados, juntamente com um tricoma do tipo curto, glandular, composto de 5-7 células, localizados no gineceu, adjacente ao nectário. Estes últimos tricomas parecem completar seu desenvolvimento e tornar-se funcionais durante os estágios ativo e pós ativo, posteriormente ao colapso do nectário. Essa observação sugere que o néctar pode consistir de uma variedade de compostos, os quais são originados tanto no nectário quanto nos tricomas glandulares.

As células especiais do parênquima sofrem várias alterações antes do seu colapso e da liberação do seu conteúdo. Aquelas mais afastadas das ramificações do floema contêm citoplasma periférico denso, que consiste em um núcleo, mitocôndria, plastídios, corpos de Golgi com vesículas, matrizes de retículo endoplasmático rugoso (RER), retículo endoplasmático liso, ribossomos não associados, ao invés de grandes vesículas ou pequenos vacúolos contendo material fibrilar e um vacúolo central maior, com vários vacúolos menores.

À medida em que aumenta o tamanho do vacúolo em cada célula do parênquima e da epiderme, o citoplasma periférico é pressionado contra a parede celular. Lacunas aparecem no tonoplasto em vários lugares, formando entradas que permitem que o citoplasma se misture com o conteúdo do vacúolo. Mais tarde o vacúolo desaparece e os conteúdos misturados são delimitados apenas pela membrana plasmática e pela parede celular. Nessa fase de desenvolvimento, muitas células especiais do parênquima aparecem parcial ou completamente destruídas e outras com o citoplasma e o conteúdo vacuolar fundidos.

Quando o colapso do nectário se aproxima de seu final, todas as células do parênquima e das ramificações internas do floema também colapsam, tornando-se indistinguíveis entre si, exceção feita às células da epiderme e as células-guarda. As células epidérmicas não estomatais passam pelos mesmos estágios de degeneração que o parênquima especial, eventualmente entrando em colapso. Além de os vacúolos exibirem pontes com o citoplasma, tubos citoplasmáticos com partículas semelhantes a ribossomos e feixes tubulares, também ocorrem aglomerações de pequenos cristais semelhantes a agulhas, de composição desconhecida, nos vacúolos de algumas das células epidérmicas em degeneração, assim como em algumas das células especiais do parênquima, antes do colapso. Esse material cristalino, de composição desconhecida, também é observado nos espaços intercelulares sob as células guarda.

## **FASE PÓS ATIVA**

Em flores recém abertas os nectários estão em colapso, com exceção das células-guarda que permanecem intactas. O nectário transforma-se em um aglomerado de células degeneradas e colapsadas, parcialmente cobertas com um resíduo de material denso com pequenos cristais de formato cúbico, que podem ter origem no néctar e em outras secreções.

## **OS TRICOMAS E OS NECTÁRIOS**

Na flor de soja, tanto os tricomas secretores quanto os não-secretores do gineceu estão associados com o desenvolvimento do nectário. Durante o período final de desenvolvimento pré ativo do nectário, três tipos de tricomas surgem sobre a epiderme do gineceu. O primeiro tipo é alongado, não glandular, unicelular e de paredes finas, que contém um grande vacúolo com citoplasma periférico e um grande núcleo (HORNER et al, 2003).

O segundo tipo de tricomas, também alongados e não glandulares, é composto por uma ou duas células basais com paredes espessas e uma célula terminal longa, com uma parede muito mais espessa do que a de tricomas unicelulares. Em ambos os tipos, a face externa da parede dos tricomas apresenta papilas. Esses tricomas contêm núcleos relativamente grandes, com nucléolos avantajados e ocorrem na parte mais superior do gineceu, próximo ao estigma (HORNER et al, 2003).

O terceiro tipo de tricomas se desenvolve após os dois tricomas alongados e é muito menor e mais curto, consistindo de cinco a sete células arranjadas linearmente, como descrito por Horner et al. (2003). Esses últimos tricomas são dispersos entre os tricomas mais longos da base até a parte superior do gineceu. O núcleo das células do último tipo de tricoma é muito menor do que o núcleo nos dois tipos de não-glandulares e está localizado centralmente em cada célula.

# A PRODUTIVIDADE DA SOJA E SUA RELAÇÃO COM ABELHAS E POLINIZAÇÃO ENTOMÓFILA

Apesar de ser uma planta autopolinizada, cleistogâmica, não só a abelha doméstica (*Apis mellifera*) como outros insetos polinizadores são encontrados na soja. Monasterolo et al. (2015) estudaram os visitantes em flores de soja e os efeitos de visitas dos polinizadores sobre o processo reprodutivo da soja em uma paisagem que incluía a cultura de soja nas proximidades de um fragmento de floresta na região do Chaco, Argentina. As taxas de visitação foram avaliadas em relação à distância da floresta, comparando os valores obtidos na cultura da soja com aqueles observados em flores selvagens presentes nos fragmentos florestais das proximidades. Os autores também realizaram um experimento de exclusão, a fim de avaliar a contribuição de visitas de insetos às flores para o sucesso reprodutivo da soja, além de analisarem a relação entre a dimensão do corpo do visitante floral e a distância entre a floresta e a flor visitada.

Cinco espécies de abelhas pertencentes a duas famílias foram observadas visitando flores de soja, as quais também foram bem representadas nas avaliações realizadas nas flores selvagens do fragmento florestal. A espécie *A. mellifera* foi a espécie mais abundante encontrada em flores de soja em todas as distâncias do ponto de amostragem até a floresta. Por sua vez, os visitantes selvagens apresentaram diversidade de espécies em função da distância entre o ponto de amostragem e a borda da floresta. As espécies de menor tamanho restringiam-se às áreas mais próximas da floresta, enquanto as maiores foram frequentemente encontradas no interior da cultura.

As taxas de visitação foram significativa e negativamente afetadas pela distância até a floresta (MONASTEROLO et al., 2015). Todos os componentes da produtividade da planta, medidos nos experimentos com exclusão para vertebrados foram significativamente melhorados, duplicando os valores observados sem a visita de polinizadores, o que destaca o papel da floresta como reservatório de polinizadores para a soja.

# ABELHAS E POLINIZAÇÃO CRUZADA EM SOJA

A literatura aponta a soja como uma espécie autógama, cleistogâmica, fecundada por autopolinização. No entanto, um olhar mais atento aponta controvérsias, pois determinados autores evidenciam que a soja poderia se beneficiar de polinização por insetos. O maior benefício é o aumento de rendimento quando a polinização por insetos está presente, como inicialmente levantado por Robacker et al. (1983) e Free (1993). De sua parte, existem registros de apicultores norte americanos e brasileiros de que as abelhas produzem quantidades significativas de mel de soja (HAMBLETON, 1936; MILUM, 1940; JOHNSON, 1944; PELLET, 1947; DAVIS, 1952; JAYCOX, 1970a; PELLET, 1976), indicando forrageamento ativo e coleta de néctar e de pólen em flores de soja. Além disso, estudo conduzido por Van Der Linden (1981) informou que 61 de 63 amostras de mel produzido em Iowa continham pólen de soja, o que indica que eles foram obtidos, pelo menos parcialmente (5-10%), a partir de soja.

Preliminarmente, não é muito aceitável que o aumento da produtividade da soja dependa de polinização cruzada, considerando que em plantas cleistogâmicas, a fertilização ocorre antes de a flor abrir. A polinização cruzada natural em soja tem sido estimada como muito baixa, situando-se a maioria das citações entre 0,03% (CAVINESS, 1966) e 3,62% (BEARD e KNOWLES, 1971). As estimativas de Woodhouse e Taylor (1913), Woodworth (1922), Garber e Odland (1926), Cutler (1934), e Weber e Hanson (1961) situam-se entre estes dois extremos.

Destarte, é surpreendente verificar níveis mais elevados de cruzamentos, como os que foram relatados em algumas variedades de soja em resposta à visita da abelha doméstica. Gordienko (1960) registrou taxas de cruzamento de 28% e 44% para duas variedades de soja cultivadas no interior de gaiolas com abelhas, similares aos observados por Kengni et al. (2015), em Camarões, que variaram entre 21 e 29%. A polinização de soja com esterilidade masculina, efetuada por abelhas em parcelas de soja contidas em gaiolas foi responsável por um aumento de 477% na produção de sementes, em relação ao observado sem a presença de abelhas (KOELLING et al., 1981), atribuída pelo autor ao aumento da polinização cruzada. Incrementos nos níveis de cruzamentos atribuídos à visitação de *A. mellifera* foram relatados em cultivos em campo aberto, com cultivares de soja convencional (CUTLER, 1934; BEARD e KNOWLES, 1971; ABRAMS et al, 1978; SADANAGA e GRINDELAND, 1981) ou com a característica de macho-esterilidade (BRIM e YOUNG, 1971; SADANAGA e GRINDELAND, 1981).

Na literatura consultada foi observada uma possível explicação - embora parcial - para este fenômeno, que é a expressão do gene mutante  $p_2$ , que incrementa o nível de polinização cruzada de soja de menos de 1% para 4-15%, com as taxas mais elevadas ocorrendo na proximidade de colônias de abelhas (BERNARD e JAYCOX, 1969). De acordo com os

autores, o gene  $p_2$  provoca alterações na pubescência (pelos mais curtos) em soja, sendo também responsável pela redução do vigor do pólen. Ao reduzir a capacidade da flor para autopolinizar-se, essa característica aumentou a taxa de polinização cruzada natural a partir de seu nível normal, de cerca de 2% para próximo de 10%, em testes realizados em 1967 e 1968, sendo que a proximidade com colônias de abelhas redundou em percentagens ligeiramente superiores, o que já havia sido anteriormente relatado por Abrams et al. (1978).

Para discutir plenamente a relação entre a polinização e rendimento da soja (ou de qualquer outra planta) deve-se levar em consideração o custo de energia dispendida pela planta para atrair os polinizadores. Pyke (1991) ressalta a importância de compreender a natureza adaptativa da produção de néctar floral, os custos associados e os benefícios em termos de desenvolvimento e/ou reprodução (PYKE, 1981; PYKE e WASSER, 1981). A produção de néctar pode usar até 37% de energia disponível em um determinado momento (PLEASANT e CHAPLIN, 1983; SOUTHWICK, 1984), sem, no entanto, afetar o crescimento ou a capacidade reprodutiva das plantas. De outra parte, Pyke (1991) relatou que a remoção do néctar das flores de *Blandfordia nobilis* aumentou a produção líquida de néctar da planta, mas reduziu a sua capacidade de produzir sementes. O exemplo anterior demonstra que a produção de néctar implica em um custo para uma planta em termos de desenvolvimento e/ou reprodução, e que tanto os ganhos quanto os custos associados com a produção de néctar podem ser estimados na mesma “moeda” (reservas).

Conforme aumenta a produção de néctar de uma planta, é normal haver um *trade-off* entre os aumentos decorrentes da polinização mediada por polinizadores, em termos do número de sementes (aumento ou redução), devido aos custos de produção do néctar. No caso de plantas autopolinizadas, atrair polinizadores para a polinização aberta pode resultar em custos desnecessários, com eventuais prejuízos para a produção de sementes.

Conforme referido anteriormente, Ornelas e Lara (2009) sugeriram uma teoria semelhante para conectar o nível de polinização cruzada, a remoção de néctar e a elevação do rendimento das plantas. Estudando diferentes níveis de reposição de néctar e de recebimento de pólen pelo estigma, eles sugeriram que a intensidade de polinização e de reabastecimento de néctar interagem em seus efeitos sobre a produção de sementes. O estudo em *Penstemon roseus* envolveu sete níveis de remoção manual do néctar, em diferentes momentos e em três diferentes intensidades de deposição de anteras sobre estigmas virgens. Apesar de que Ornelas e Lara (2009) indicaram uma interação entre a intensidade de remoção de néctar e polinização, relacionando-a com rendimentos crescentes, este fenômeno varia entre as espécies, especialmente considerando-se o grau de dependência de polinização entomófila para

uma determinada espécie. O crescente volume de néctar produzido pela planta após a remoção do néctar (tanto artificial quanto por visitantes florais), pode ser ligado a várias vias metabólicas, incluindo o metabolismo do açúcar na planta.

O nível potencial de polinização cruzada devido à visitação de abelhas pode haver sido subestimado, porque a cor da flor de soja foi usada na maioria (se não em todos os estudos) como o indicador genético de polinização cruzada. A cor púrpura é dominante sobre o branco (WOODWORTH, 1923). A descendência obtida em plantas de flores brancas, portando hipocótilos e flores roxas, indicam que ocorreu a polinização cruzada. No entanto, a capacidade de discriminação da abelha doméstica entre cultivares em relação à cor floral e/ou outras características, não foi levada em consideração nesses estudos, o que, eventualmente, pode haver introduzido um erro sistemático.

Erickson (1975b) relatou que as características florais relacionadas à atratividade das abelhas (tamanho da flor, cor, abundância, cleistogamia, aroma, produção de néctar, etc.) variam ao longo de um contínuo entre os limites extremos, para a maioria dessas características, nas diferentes cultivares de soja. Portanto, a discriminação das abelhas entre cultivares de soja poderia ter efeitos significativos em virtude de diferenças fenotípicas entre cultivares, que favorecessem ou dificultassem a fidelidade floral de forrageamento das abelhas. Em consonância com o exposto, foi verificado que as taxas de cruzamento foram maiores quando as cultivares de flores brancas e roxas foram intercaladas na mesma linha, comparativamente ao cultivo em linhas separadas para cada cor (BEARD e KNOWLES, 1971).

Entrementes, apesar dos registros anteriores, as flores de soja nem sempre são atraentes para as abelhas, tendo sido aventada a hipótese de que as condições ambientais durante o crescimento e floração das plantas afetam as características florais (ROBACKER et al., 1983). Em geral, as plantas que crescem em temperaturas mais altas produzem mais néctar e são mais atraentes do que as cultivadas em temperaturas com máximo de 29°C.

Erickson et al. (1978) também observaram que a atração da soja para as abelhas não foi a mesma para todas as cultivares. Jaycox (1970b) relatou que o número de abelhas variou entre 680 e 810/ha, dependendo da cultivar de soja, o que representa aproximadamente 1% da população encontrada na alfafa (PEDERSEN, 1962), ou 20% da observada em trevo branco (WEAVER, 1965).

É importante mencionar que, embora a potencialidade de secreção de néctar (vinculada à atratividade para as abelhas) seja hereditária, ela está sujeita à interferência de fatores climáticos e edáficos. Outro fator que pode influenciar a capacidade de atração das abelhas para a soja é a distribuição de flores sobre as plantas. As flores de soja não são agrupadas em

“cachos”, como no trevo e na alfafa, mas localizadas nos nós das folhas das plantas. Normalmente situam-se sob a folhagem, particularmente em cultivares indeterminadas. Heinrich e Raven (1972) referem que inflorescências são mais adequadas para polinizadores de corpo avantajado, como a abelha doméstica, permitindo a eles melhor gerenciar o uso de energia, se comparado a flores individuais, pois o dispêndio de energia na locomoção entre as flores próximas, como em uma inflorescência, pode ser 100 vezes menor do que um período equivalente de voo.

Comparativamente a outras plantas melíferas, o número de flores por planta de soja é baixo. Dessa forma, mesmo que as abelhas caminhem entre flores em um mesmo nó da planta de soja, ou entre os nós espaçados, mais voos seriam necessários para visitar um determinado número de flores em soja do que em culturas como a alfafa, canola ou trevo. Além da possível maior oferta de recursos e da qualidade dos mesmos, esse fato explica o maior número de abelhas que visitam estas culturas, em contraste com a soja.

É importante considerar que o estigma da flor da soja se torna receptivo um ou dois dias antes da antese, enquanto as anteras liberam o pólen antes de a flor abrir, uma condição extremamente favorável para a autopolinização (FEHR 1980; DELAPLANE e MAYER 2000). De acordo com Yoshimura (2011), a polinização pelo vento é insignificante, devido à baixa amplitude de dispersão do pólen da soja e o baixo período de viabilidade.

Milfont (2012) refere que a autopolinização e a utilização de inseticidas na cultura da soja, durante o período em que as flores estão presentes, moldaram o senso comum de que a soja não precisa (ou não se beneficia) da polinização por insetos.

Alguns autores comentaram que o baixo número de vagens em relação ao número de flores emitidas pelas plantas (normalmente em torno de 10-15%), pode ser atribuído a um déficit de polinização, reduzindo assim, o rendimento da soja (MCGREGOR, 1976; FREE, 1993; DELAPLANE e MAYER, 2000). Em contraste, Abemathy et al. (1977) relataram que a falha de fertilização é insignificante como causa de abscisão floral em soja. As flores que sofreram abscisão eram, em sua maioria, fertilizadas e, geralmente, continham proembriões, que haviam completado duas ou três divisões celulares.

## **ABELHAS E PRODUTIVIDADE DA SOJA**

Apesar do anteriormente mencionado, a respeito das baixas taxas de polinização cruzada na soja, esta é, por vezes, referida como parcialmente dependente de polinização por inse-

tos (KLEIN et al., 2007; GALLAI et al., 2009). Lautenbach et al. (2012) relataram benefícios da polinização por insetos na cultura da soja em estudos realizados no Brasil, Argentina, Índia, China e EUA. Robacker et al. (1983) referem que a soja retorna rendimentos mais elevados quando as abelhas foram introduzidas em áreas de cultivo para fins de polinização, apesar de citar restrições na metodologia utilizada nos estudos.

Free (1993) avança que, além de carregar o pólen de uma para outra flor, o movimento dos insetos sobre as flores melhora os índices de fecundação, em plantas autopolinizadas, o que também é referido por Aizen (2008), ao verificar melhoria dos índices de fecundação com a presença de polinizadores em plantas autofecundadas. A interveniência dos insetos carregando pólen de flores férteis para flores macho-estéreis também contribui para aumentar a taxa de fecundação das flores, de acordo com Ortiz-Perez et al. (2006). A ocorrência de macho esterilidade, embora com taxas variáveis, é comum em cultivos em que a produção comercial de sementes decorre por multiplicação em anos sucessivos, partindo de uma única fonte de semente genética básica.

A produtividade de três cultivares de soja cultivadas em Indiana, EUA, aumentou em 17,2%, em distâncias de até 32 m de colônias de abelhas (ABRAMS et al., 1978), contrastando com a produtividade menor obtida acima de 32 m. Em Wisconsin, duas cultivares, Corsoy e Hark, demonstraram 14,8% e 16,4% de aumento, respectivamente, em gaiolas com abelhas, quando comparadas com soja cultivada em gaiolas, sem abelhas (ERICKSON, 1975a). No entanto, não foi verificado aumento significativo no rendimento de «Chippewa 64», nas mesmas condições. Em ensaios em gaiola, utilizando a cultivar Pickett 71 em Arkansas e Missouri, foram produzidos 15% a mais de grãos de soja em gaiolas com abelhas do que em gaiolas sem abelhas (ERICKSON et al., 1978) (Tabelas 4 e 5). No mesmo estudo, os rendimentos em ensaios de campo aberto com as cultivares Forrest e Lee 68, foram significativamente maiores em distâncias de até 100 m de apiários.

**Table 4.** Rendimento médio (g) de soja, por 3,05 m de fila.

Ano/Cultivar	Com abelhas	Sem abelhas	Campo aberto	Presença/ausência de abelhas (%)	N
<b>1971</b>					
Chippewa	588	627	630	-6.6%	6
Corsoy	762	669	676	13.9%**	6
<b>1972*</b>					
Hark	783	744	797	5.2%	9
<b>1973</b>					
Hark	500	430	480	16.3%**	9

\* Primavera seca, germinação deficiente, estande não uniforme. \*\* Significativo ao nível de 0,05.

Fonte: ERICKSON (1976).

**Table 5.** Diferenças nos valores dos componentes do rendimento da soja, devidas à presença ou ausência de abelhas.

Tratamento	Total de grãos (n)	Vagens com grãos (n)	Grãos colhidos (n)	Vagens chochas (%)
Com abelhas	782***	332***	664*	15.7**
Sem abelhas	643	276	577	18.6
Campo aberto	889	386	813	10.7

\*, \*\*, \*\*\* Comparação entre presença e ausência de abelhas significativamente diferentes aos níveis de 0,2, 0,1 e 0,05, respectivamente. Fonte: ERICKSON (1976).

Em Kansas, o rendimento na soja cv. Forrest, cultivada em gaiolas contendo abelhas, foi 20% maior do que em gaiolas sem abelhas (KETTLE e TAYLOR, 1979). O aumento de rendimento em duas variedades testadas por três anos em Delaware, variou de 2,2% a 16,0% em gaiolas com abelhas, comparadas com soja cultivada em gaiolas sem abelhas (MASON, 1979). Sheppard et al. (1979) descobriram que as populações de abelhas adequadas para a produção de sementes híbridas foram atingidas com a colocação de uma colmeia a cada 0,72 hectare, sem, no entanto, referir o número de indivíduos da colônia.

Jung (2014) não encontrou diferenças no rendimento de soja cultivada em campo aberto ou em gaiolas (com e sem abelhas dentro das gaiolas), mas os experimentos em gaiolas, conduzidos por Erickson et al. (1978) em Arkansas e Missouri, resultaram em até 16% de aumento no rendimento, quando as abelhas foram introduzidos nas gaiolas.

No Norte do Paraná, Chiari et al. (2005) avaliaram o efeito da polinização das abelhas na produção e qualidade de sementes de soja, concluindo que a produção de sementes foi maior em áreas protegidas, com colônias de abelhas (51%), ou áreas a descoberto (58%), comparativamente às áreas cobertas, sem colônias de abelhas. O número de vagens no tratamento protegido (com abelhas) foi 61% maior quando comparado ao mesmo tratamento protegido, porém sem abelhas. No entanto, o peso médio de 100 sementes foi maior na área protegida, sem abelhas.

Em outro estudo, Chiari et al. (2008), verificaram que os rendimentos de soja na área protegida com abelhas, foi de 2.757 kg/ha e na área descoberta foi de 2.828 kg/ha, ambos superiores à área protegida sem abelhas (2.000 kg/ha). O número de vagens/planta foi maior na área protegida com abelhas (38) e na área descoberta (32), em comparação com a área protegida sem abelhas (21), mas não houve diferença para o peso das sementes ou para o poder germinativo das mesmas.

No Ceará, Milfont et al. (2013) referem incrementos na produtividade da soja de 18,1%, comparando a área aberta, com livre acesso aos polinizadores selvagens, além de introdução de abelha doméstica, em comparação com a soja cultivada em gaiolas sem abelhas. Mesmo sem a introdução de abelhas na área de soja descoberta, o rendimento aumentou 6,3% em relação àquele obtido em gaiolas. Quando as abelhas foram introduzidas na área não protegida, ocorreu um incremento no rendimento, associado a um aumento de 10% no número de vagens, de 3% no número de vagens com duas sementes e de 5% no número de vagens com três sementes, em comparação com a soja cultivada em gaiolas.

Kengni et al. (2015), em estudos realizados em Camarões, referem que a presença da abelha *A. mellifera adansonii* é responsável por aumentos de 34-38% na taxa de frutificação da soja, entendida como a relação entre o número de flores emitidas e o número de vagens efetivamente presentes na planta, ao final do ciclo. Os autores citam aumentos de 235 a 317% no número de sementes por vagem e de 111 a 189% no número total de sementes de soja, comparando parcelas cultivadas em condições normais de campo com parcelas similares, porém isoladas do ambiente externo por gaiolas, que impediam a presença de abelhas na soja.

Em conclusão, existem resultados conflitantes na literatura consultada, alguns autores relatando aumentos médios de 10 a 50% na produtividade da soja, quando as condições de polinização por insetos são adequadas, contrastando com a referência de que a polinização cruzada situa-se entre 0,3-3,5% das flores de soja, observação esta em linha com os autores que não verificaram aumento da produtividade da soja que pudesse ser atribuída à polinização entomófila. Analisando a literatura referente à relação entre abelhas e produtividade de soja, foi observado que, quando a média de produtividade de soja era alta, especialmente motivada por boas condições de manejo e ambientais (temperatura e pluviosidade adequadas), o aumento de produtividade devido à presença de abelhas ou outros polinizadores foi mais acentuado. Uma possível explicação para este fato seria a produção e a disponibilidade de reservas de fotossintatos nas plantas, para serem transferidos às sementes. Sob condições ideais, a planta suportaria uma produção maior de grãos, beneficiando-se de eventuais incrementos de polinização e fecundação de óvulos. Sob condições adversas, a produtividade seria diminuída, obscurecendo qualquer efeito positivo de polinizadores. Uma rede de estudos envolvendo diferentes anos, materiais genéticos, latitude e condições ambientais deve ser implementada para esclarecer a controvérsia.

# POLINIZADORES FORRAGEANDO EM SOJA

Polinizadores são atraídos para uma flor específica - como flores de soja - pelo néctar e pólen, e a capacidade de atração é, aparentemente, proporcional à sua quantidade e sua qualidade nutricional. Mesmo em escala global, existem poucos estudos sobre a diversidade e a abundância sazonal de polinizadores que visitam flores de soja. A abelha doméstica (*A. mellifera*) é a espécie mais comumente encontrada em soja (DELAPLANE e MAYER, 2000; NOGUEIRA-COUTO e PERARO, 2000), embora outros himenópteros (MILFONT et al., 2013; FUJITA et al., 1997; MONASTEROLO et al., 2015; SANTOS et al., 2013), dípteros e coleópteros (SANTOS et al., 2013; e FAGÚNDEZ et al., 2014) tenham sido referidos como visitantes florais em soja.

Um total de 29 espécies de abelhas selvagens em quatro famílias da ordem Hymenoptera (Apidae, Anthophoridae, Megachilidae e Halictidae) foram coletadas na cultura da soja, em três regiões dos Estados Unidos, por Rust et al. (1980). Vinte e duas espécies foram coletadas em Delaware, visitando 14 cultivares de soja, tendo sido recuperado pólen de soja em seis dessas espécies. Sete espécies foram coletadas em Wisconsin e 10 no Missouri. *Melissodes bimaculata* (Lepeletier) e *Halictus confusus* Smith foram encontradas em todas as três regiões. *Megachile rotundata* (F.), *M. mendica* Cresson, e *Dialictus testaceus* (Robertson) foram os polinizadores mais abundantes. A maior densidade de abelhas silvestres foi de 0,36 indivíduos/m<sup>2</sup> na cultivar Essex. A maior densidade de uma única espécie foi de 0,24 indivíduos/m<sup>2</sup> para *Ceratina calcarata* Robertson em 'Colombo'.

As abelhas silvestres forrageando em soja, coletadas por Rust et al. (1985), foram: 1) Família Apidae: *Bombus impatiens* Cresson; *Bombus vagans* Smith. 2) Família Anthophoridae: *Ceratina calcarata* Robertson; *Melissodes bimaculata* (Lepeletier); 3) Família Megachilidae: *M. rotundata* (F.); *M. mendica* Cresson; 4) Família Halictidae: *Agapostemon virescens* (F.); *Augochlorella striata* (Provancher); *Halictus confusus* (Smith); *Lasioglossum coriaecum* (Smith); *Dialictus testaceus* (Robertson); *D. tegularis* (Robertson); *D. illinoensis* (Robertson); *D. obscurus* (Robertson); *D. pilosus* (Smith); *D. imitatus* (Smith); *D. zephyrus* (Smith); *D. versatus* (Robertson); *D. atlanticus* Mitchell.

Barella (2009) mencionou que *Apis mellifera* foi a espécie dominante forrageando em soja (57%), em Barra do Bugre, MT, enquanto as espécies de Meliponini representaram 29% do total de insetos visitantes florais coletados, porém não necessariamente sendo polinizadores. Alves et al. (2010) estudaram a influência do forrageamento de abelhas africanizadas sobre a concentração de açúcar no néctar de soja, cultivada em gaiolas com ou sem a presença de abelhas, em áreas semi-cobertas, com livre visitaç o das abelhas e em  rea descoberta. A  rea coberta, com col nia de abelhas africanizadas em seu interior, apresentou concentra o de a ugar superior    rea coberta sem visita o de insetos e    rea descoberta, por m a concentra o de sacarose na  rea aberta foi maior do que nos demais tratamentos. O teor de glicose n o foi afetado pelos tratamentos, enquanto a concentra o de frutose foi menor em  rea coberta, sem abelhas, em compara o com os demais tratamentos.

As flores de soja t m nect rios funcionais. Para a maioria das cultivares, cada flor de soja produz apenas um pouco menos n ctar do que flores de alfafa, em regi es do norte dos EUA, e as concentra es de a ugar em n ctares de soja s o 5-10% mais elevadas do que nos de alfafa, quando as condi es ambientais e de manejo da cultura s o favor veis (ERICKSON, 1984).

Na regi o central dos Estados Unidos, a produ o de n ctar e a visita o das abelhas concentra-se entre 9h e 15h, semelhante ao encontrado por Gazzoni (2013) no sul do Brasil. O volume de n ctar por flor de soja – que   maior em climas mais quentes – varia significativamente entre as cultivares, normalmente entre 0 e 0,2 L/flor, com algumas flores atingindo 0,5 L, sabendo-se que o est mago de uma oper ria de abelha dom stica possui capacidade de 35-50  L (ERICKSON, 1984). Esse autor relata um teor m dio de a uc res no n ctar de soja vari vel entre 37 e 45%. Em Missouri e Arkansas, o conte do total de carboidratos no n ctar de soja variou de 301 a 1.354  g/ L de n ctar e 15 a 134  g/flor. Ele observou que a concentra o de a ugar floral aumentou, mas o seu volume diminuiu, conforme variaram a temperatura e a hora do dia. As propor es de cada a ugar no n ctar (ou seja, a rela o frutose:glicose:sacarose) diferem entre as cultivares de soja, bem como com a hora do dia, dentro da mesma cultivar.

Erickson (1984) n o verificou diferen as no conte do de hidratos de carbono entre as cultivares de flor roxa e branca, por m cita que o senso comum apontava que, em Wisconsin, a produ o de mel era mais consistente em volume e conte do de carboidratos entre as cultivares de flor branca, raz o pela qual cultivares com flores brancas eram consideradas mais atraentes do que as roxas.

A coleta de pólen de soja por abelhas domésticas em soja é altamente variável, assim como é a capacidade de uma cultivar para produzir pólen. Apesar de, geralmente, a quantidade de pólen recolhida pelas abelhas, em flores de soja, ser pequena, em algumas áreas o pólen de soja pode representar mais de 50% da quantidade total de pólen recolhidos pelas abelhas, de acordo com Erickson (1984). Pelotas de pólen de soja retirados da corbícula de operárias são facilmente reconhecidas pela sua cor marrom acinzentado, tamanho pequeno e pela sua compactação. Uma hipótese provável para explicar a alta concentração de pólen de soja, em algumas áreas de apicultura, é a deficiência de plantas melíferas, em floração, na mesma área de cultivo de soja, durante o período de florescimento da soja, explicado pelas extensas áreas contínuas de cultivo de soja.

Erickson (1984) enveredou pelo questionamento da cleistogamia e o fato de flores de soja permanecerem abertas apenas um único dia. Realizando estudos em ambiente controlado, constatou que apenas 33% das flores de soja 'Mitchel' examinadas encontravam-se autopolinizadas 3,5 horas após o início da fotofase (aurora artificial), mas 58% estavam autopolinizadas 6,5 h após o início da fotofase. Estes resultados sugeririam que, no início do dia, a soja está mais propensa à polinização cruzada, seguida por um período de intensa autopolinização, que iniciaria antes do meio dia e se estenderia até o anoitecer. Ele propôs que o cronograma de sequência de eventos dessas estratégias pode variar em função da abundância relativa de pólen na cultivar, além de outros fatores. No entanto, mesmo Erickson (1984) não estava completamente convencido de sua teoria, recomendando que estudos de acompanhamento no campo fossem conduzidos, para confirmar a hipótese com resultados de campo. A literatura posterior a 1984 não contempla qualquer estudo para testar a hipótese proposta pelo autor.



# RELAÇÕES ENTRE SOJA E POLINIZADORES

Erickson (1976) afirmou que, ao contrário dos conceitos populares, do senso comum e de parcela ponderável da literatura científica, as abelhas costumam forragear ativamente na soja para coletar néctar e pólen, mas destacou que pouco se sabia sobre o nível de preferência de abelhas em relação ao pólen de soja, e mesmo sobre sua qualidade nutricional. As abelhas coletam grandes quantidades de néctar de soja, em muitas áreas dos Estados Unidos e, sob certas condições, por vezes preferindo o néctar de soja, comparativamente a outras fontes. Segundo o autor, o néctar de soja é de alta qualidade, produzido em quantidade substancial, dependendo da cultivar e da condição ambiental, em especial as condições do solo, que pre-dispõem a altas taxas de secreção de néctar na soja.

Na Argentina, estudos palinológicos demonstraram que a soja é uma importante fonte de néctar para produção de mel, por vezes resultando em mel monoclonal de soja (FAGÚNDEZ e CACCAVARI, 2003, 2006; GALLEZ, 2005). Além de néctar, Fagundez e Caccavari (2003) reportam ser a soja uma importante fonte de pólen para a manutenção das colônias de *A. mellifera*.

Em geral, as plantas competem pela “atenção” das abelhas, com concentrações de açúcar no néctar acima de 25%. A qualidade de néctar de soja (30 a 50% de sólidos dissolvidos) parece situar-se ligeiramente acima do teor médio de outras plantas, de acordo com Erickson (1975a, b). A taxa de secreção de néctar em plantas é controlada por uma complexa interação de fatores climáticos e edáficos, bem como pela carga genética de cada cultivar de soja (PERCIVAL, 1975).

De acordo com Erickson (1975a), as flores de algumas cultivares de soja abrem apenas parcialmente - ou simplesmente não abrem - em lavouras acompanhadas no sul de Wisconsin. Entretanto, o autor não determinou se a capacidade de uma cultivar de soja para resistir à cleistogamia é um indicador da sua capacidade de secretar o néctar sob condições inferiores às ótimas climáticas requeridas pela planta. Cultivares com comportamento não totalmente cleistogâmico continuaram a secretar uma pequena quantidade de néctar, em temperaturas mais baixas, mas não parece provável que as abelhas visitassem flores fechadas (ERICKSON, 1975a).

Em outro artigo, Erickson (1975b) afirma que a atratividade da soja para as abelhas apresentava ser uma característica herdável, como ocorre na maioria das plantas polinizadas por insetos, e que as alterações na expressão da cleistogamia, induzidas pela temperatura, podem fornecer indicadores para selecionar características de atratividade de cultivares de soja para as abelhas, principalmente envolvendo néctar e produção de aroma (ERICKSON, 1975b). O autor ressaltou que a relação entre o gene *e3* (floração tardia) e a produção de néctar deve ser estudada em profundidade. Alves et al. (2010) referem que algumas cultivares de soja brasileiras podem não ser muito atrativas para abelhas, em função das características do néctar, em especial a concentração total de carboidratos.

No estudo de Chiari et al. (2013), realizado em Londrina, PR, o período de antese da flor de soja foi 8h04 mais longo na área coberta, sem uma colônia de abelhas, se comparado à área coberta, com uma colônia de abelhas, e à área de livre visitaç o de insetos. A m dia da receptividade do estigma da soja foi de 87,35%, e a viabilidade do p len de soja foi de 89,82%. A taxa de abscis o de flores de soja foi de 71,10% em  reas cobertas, sem col nias de abelhas, acima dos valores para a  rea coberta, com uma col nia de abelhas, e das parcelas com livre visitaç o de insetos, que foram de 50,78% e 55,12%, respectivamente. Neste estudo, *A. mellifera* foi o inseto que mais frequentemente (97,02%) visitou as flores de soja. O tempo gasto por *A. mellifera* para coletar n ctar foi maior na  rea coberta, com uma col nia de abelhas, do que na  rea de livre visitaç o de insetos.

Gazzoni (informa es pessoais) n o encontrou diferen as na popula o de abelhas em campos de soja, relacionadas com dist ncias de at  200m (Ortigueira, PR) ou 500 m (Sorriso, MT) entre o ponto de amostragem e a col nia de abelhas. Entretanto, Erickson (1976) observou maior n mero de vagens e de gr os em soja colhida mais perto (at  50 m) da col nia de abelhas (Tabela 6), devido   maior presen a de abelhas pr ximo  s colmeias.

**Tabela 6.** Efeito da dist ncia do api rio sobre alguns componentes de produ o de soja.

Dist�ncia da col�nia (m)	Total de gr�os (g)	Vagens com gr�os	Gr�os colhidos (g)	Vagens chochas (%)
15 (**)	860	367	810	8,5
20	933	401	885	11,0
50 (*)	742	324	698	9,2
100	614	265	580	7,8
250	722	316	639	7,2
350/500	706	302	649	8,4

\*, \*\* Estatisticamente diferente de valores inferiores a 1 e 5% de probabilidade, respectivamente.

Fonte: Erickson (1976)

De acordo com Erickson (1976), o tempo médio gasto pela abelha para a coleta de néctar foi de 2,74 segundos/flor e de 4,37 segundos/flor para a coleta de pólen. O autor refere que *A. mellifera* visitou, em média, 7,14 flores/min recolhendo o néctar e 3,75 flores/min para a coleta de pólen. A concentração total de açúcares no conteúdo estomacal das abelhas foi de 41,19% na área coberta com presença de abelhas, maior do que o observado para a área de visitação livre, que foi de 38,22%.

Jung (2014) menciona que as abelhas domésticas concentram o forrageamento na cultura da soja no Rio Grande do Sul, entre 9 e 14h, quase sem visitas às flores de soja após as 15h. Esses resultados concordam com os encontrados por Gazzoni (informação pessoal) para o Norte do Paraná, porém discordam de suas observações realizadas em Sorriso, MT, em que a visitação das abelhas domésticas à soja teve um pico entre 9 e 10h, praticamente desaparecendo do campo após as 12h. Provavelmente a temperatura mais elevada e a menor umidade relativa do ar em Sorriso, MT, sejam determinantes para o menor forrageamento a partir das 12h, de forma direta ou por interferir na produção e qualidade do néctar..

A atratividade de uma abelha a uma planta está associada à concentração de açúcares no néctar, que pode variar muito (de 2-3% até 75-77%) no néctar secretado. O néctar mais concentrado é o preferido por abelhas porque elas gastam menos tempo e necessitam menos trabalho para desidratá-lo, transformando-o em mel. De acordo com Erickson (1975), a quantidade média de sólidos dissolvidos no néctar recuperado de abelhas forrageando em soja foi de 37% (com intervalos entre 18-55%; n = 30). A concentração de sólidos era menor de manhã, aumentando ao longo do dia. Amostras simultâneas foram obtidas de abelhas forrageando em alfafa para fins de comparação. Apesar de a alfafa ser uma flor preferida pelas abelhas, seu néctar apresenta concentrações mais baixas de sólidos solúveis (Tabela 7).

**Tabela 7.** Sólidos solúveis no néctar de soja e alfafa, de acordo com hora do dia.

Hora	Soja		Alfafa	
	Média (%)	Amplitude (%)	Média (%)	Amplitude (%)
10	34	18-43	28	22-34
12	37	31-52	25	22-30
14	40	23-55	30	21-41

Source: Erickson, 1975a

Robacker et al. (1983) investigaram os efeitos das condições ambientais sobre as características das flores de soja, incluindo a produção de flores, a intensidade da cor, transparência, tamanho, secreção de néctar e emissão de aroma na atratividade das plantas para as abelhas. A maioria das características da flor aumentou à medida que as temperaturas

diurnas do ar, no ambiente em que as plantas foram cultivadas, aumentou de 20 °C para 24°C e atingiu valores máximos a 28°C antes de estabilizar ou declinar ao atingir 32 °C. No entanto, o tamanho da flor e a secreção de néctar continuou a aumentar com temperaturas superiores a 32 °C.

Dos dois componentes de aroma da flor, a emissão de um componente aumentou, enquanto o outro diminuiu com o aumento da temperatura (ROBACKER et al, 1983). A hipótese sugerida é que os dois produtos químicos do aroma podem comunicar informações sobre a receptividade da flor para polinizadores. A produção de flores e a sua abertura responderam linearmente às variações noturnas da temperatura do ar no ambiente em que as plantas foram cultivadas, atingindo os maiores valores nos limites superiores (22 °C - 26 °C), comparativamente às temperaturas mais baixas (14 °C - 18 °C). A produção de flores também respondeu de forma linear à temperatura do solo, atingindo valores mais elevados nas temperaturas mais altas (28 °C - 32 °C), em comparação com as mais baixas (16 °C - 20 °C).

Dos dois níveis de adubação com Nitrogênio (75 ppm e 175 ppm) e Fósforo (15 ppm e 30 ppm) testados, o nível mais elevado de N estimulou maior produção de flores, aumentando o seu tamanho e a secreção de néctar, enquanto o nível mais elevado de P diminuiu as mesmas três características da flor, de acordo com Robacker et al. (1983). Por outro lado, o nível inferior de N e o superior de P promoveu maior abertura de flores. A atratividade das plantas para abelhas domésticas variou positivamente com as condições do ambiente, de tal forma que plantas cultivadas na temperatura diurna de 28 °C, noturna de 22 °C e 26 °C, com o nível mais alto de N e o mais baixo de P foram as mais atraentes para as abelhas.

Roumet e Magnier (1993) mediram o fluxo de genes por polinização cruzada na cultura da soja, mediada por abelhas do gênero *Megachile*, utilizando um material genético macho estéril. A aptidão de abelhas para polinizar plantas de soja com esterilidade masculina (gene *ms2*), em parcelas conduzidas dentro de gaiolas, foi avaliada em quatro experimentos. O menor rendimento de plantas com macho esterilidade está associado a um menor número de nós reprodutivos férteis. Durante o período de floração foi observado um fluxo eficiente de pólen, tanto com os marcadores morfológicos quanto com os eletroforéticos. O comportamento dos insetos polinizadores não foi influenciado pela cor da flor e as diferenças na duração do período de floração das plantas doadoras de pólen parecem ser o principal fator de indução de diferenças nas populações de abelhas.

As características do néctar de 17 cultivares de soja, cultivadas em Hayti (MO, EUA), foram examinadas para avaliar o potencial de preferência de forrageamento por abelhas (SEVERSON e ERICKSON, 1984). A secreção de néctar ocorreu entre 9 e 15 h e as flores permaneceram abertas por apenas um dia. A produção de néctar por flor variou de 0,022 a 0,127 µL entre as

cultivares, enquanto o conteúdo total de carboidratos no néctar variou de 301 a 1.354 µg/µL. Os teores de frutose, glicose e sacarose variaram, respectivamente, entre 42 - 314 µg/µL, 43 - 262 µg/µL e 97 - 986 µg/µL. O teor de carboidratos totais por flor variou de 16,0-134 µg.

Segundo esses autores, as proporções de frutose:glicose:sacarose no néctar das diferentes cultivares variaram desde aquelas com baixo teor de sacarose (cerca de 1,2:1,0:1,4) até alto teor de sacarose (cerca de 1,2:1,0:6,7). Não houve diferenças nas características do néctar entre as cultivares de flores brancas ou roxas. A hora do dia foi o principal fator a afetar as características químicas do néctar de soja, sendo que tanto os teores dos açúcares individuais (frutose, glicose e sacarose) quanto o teor total de hidratos de carbono aumentou ao longo do dia, enquanto o volume de néctar por flor diminuiu. Os efeitos entre os dias e da temperatura do ar sobre as características do néctar foram mínimos. Foram verificadas diferenças nas características do néctar entre as cultivares de soja que poderiam influenciar o forrageamento preferencial por abelhas (SEVERSON e ERICKSON, 1984).

A recente preocupação com o fluxo gênico estimulou pesquisas para atualizar as informações sobre a polinização cruzada em soja. Ray et al. (2003) realizaram estudos em 2001 e 2002, utilizando duas cultivares de soja: Pace (flor branca) e DP3588 (flor roxa), selecionadas por apresentarem datas de floração equivalentes. Os experimentos utilizaram a dominância da cor roxa sobre a cor branca para identificar polinizações cruzadas naturais. No primeiro experimento foram semeadas 12 linhas de 'Pace' (flores brancas), flanqueadas nas bordas de cada parcela por quatro linhas de 'DP3588' (flores roxas). No total, 73.512 plantas potencialmente híbridas foram examinadas e as taxas de polinização cruzada natural variaram de 0,41% - quando a fonte de pólen estava a 0,9m - até 0,03% com a fonte de pólen a 5,4 m de distância. Estes valores são consistentes com os valores previamente relatados na literatura.

No segundo experimento, as sementes de 'Pace' e 'DP3588' foram semeadas dentro da mesma linha com espaçamento de 15,2 cm entre plantas, alternando-se as cultivares na sequência, dentro da linha. Por ocasião da colheita, 167 plantas da cultivar Pace (flores brancas) foram colhidas e um total de 19.151 progênies foram analisadas para avaliar a taxa de polinização cruzada. A progênie de 56 das 167 (33,5%) plantas analisadas não mostrou nenhuma evidência de polinização cruzada. A progênie das restantes 111 plantas apresentou taxas de polinização cruzada naturais variando de 0,65 a 6,32%, com média de 1,8%. As taxas máximas obtidas são consideravelmente mais elevadas do que as taxas usualmente referidas, de acordo com Ray et al. (2003).

A característica de resistência a pragas de algumas cultivares de soja gera uma preocupação relativa ao potencial impacto negativo do inibidor de proteinase de soja - uma característica de resistência da soja a insetos - e a estratégia de forrageamento das abelhas. Estudos

de laboratório relataram interrupções do comportamento digestivo e da aprendizagem em abelhas tratadas com o inibidor Bowman-Birk (BBI), um inibidor de proteinase sérica expressa em algumas plantas geneticamente modificadas (DECHAUME-MONCHARMONT et al., 2005). Posteriormente, os mesmos autores investigaram os possíveis efeitos comportamentais de cultivares transgênicas em abelhas, em condições de laboratório. Um experimento de livre escolha utilizou 150 abelhas, que realizaram cerca de 7.700 visitas nas flores. O número médio de visitas por hora, o tempo médio gasto para alimentação e o intervalo entre as visitas consecutivas não foram significativamente diferentes, quando a solução de sacarose de alimentação foi misturada com BBI a  $100 \mu\text{g mL}^{-1}$ , uma dose próxima do nível de expressão na planta, comparativamente ao controle sem inibidor.

A soja não é considerada uma planta anemófila, aquelas cuja polinização cruzada é mediada pelo vento. Para comprovar o fato, Yoshimura (2011) investigou o assunto usando amostradores de pólen Durham, distribuídos até 20 m da borda do campo de soja. Em laboratório, a distância de dispersão foi avaliada em um túnel de vento sob fluxo de ar constante, comparativamente às distâncias teóricas previstas com base no diâmetro do pólen. No campo, a densidade máxima de pólen por dia foi de  $1,235 \text{ grãos.cm}^{-2}.\text{dia}^{-1}$  em três pontos de observação, dentro de 2,5 m a partir da borda. No interior do campo, a densidade média foi inferior a 1 grão de pólen  $\text{cm}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ , durante 19 dias de floração. Os resultados do experimento em túnel de vento ratificaram a informação de que as plantas apresentavam baixa taxa de liberação de pólen no ar e a distância de dispersão foi menor do que o valor teórico, atribuído à dispersão em cluster. Conclui-se que a polinização mediada pelo vento parece ser insignificante na cultura de soja, reforçando que a polinização cruzada na soja envolve animais polinizadores, especialmente as abelhas.

# CICLO DA SOJA E A NECESSIDADE DE CONTROLE DE PRAGAS

Há vários insetos-praga que atacam a soja durante o seu ciclo de vida. As principais pragas são desfolhadores e insetos que se alimentam de vagens e grãos. O período crítico para impactos negativos do controle químico de pragas sobre os polinizadores ocorre quando as flores estão presentes em plantas de soja. Este período poderá variar de 12 a 30 dias, dependendo de vários aspectos, mas especialmente se as cultivares de soja são do tipo determinado ou indeterminado. Nas cultivares de crescimento do tipo determinado, o estágio R2 é caracterizado pela plena floração e o nó terminal superior desenvolve flores, cessando o crescimento vertical da planta. No estágio R3 (início de formação das vagens), o período de floração se encerra e poucas flores estão presentes nas plantas. O período de floração médio para cultivares de hábito determinado dura entre 12 e 17 dias - em média 15 dias.

No caso das cultivares de hábito de crescimento indeterminado, o florescimento continua após o estágio R3, por vezes até R5 (início do enchimento de grãos), estendendo-se, em média, por cerca de 25 dias (variando entre 22 e 30 dias). Esta é uma diferença muito importante, por vezes crucial, em relação à necessidade de controle de pragas, porque, em cultivares determinadas, o período de floração não se sobrepõe com a formação e enchimento de vagens. Portanto, não é necessário controlar insetos que se alimentam de vagens e grãos, enquanto as flores estão abertas nas plantas. De forma oposta, em cultivares indeterminadas - que são as mais comumente cultivadas no Brasil - as vagens e as flores estão presentes ao mesmo tempo sobre as plantas. Assim, enquanto polinizadores visitam flores de soja, as vagens e grãos podem (ou não) serem atacadas por pragas, necessitando de práticas de controle (Figura 24).

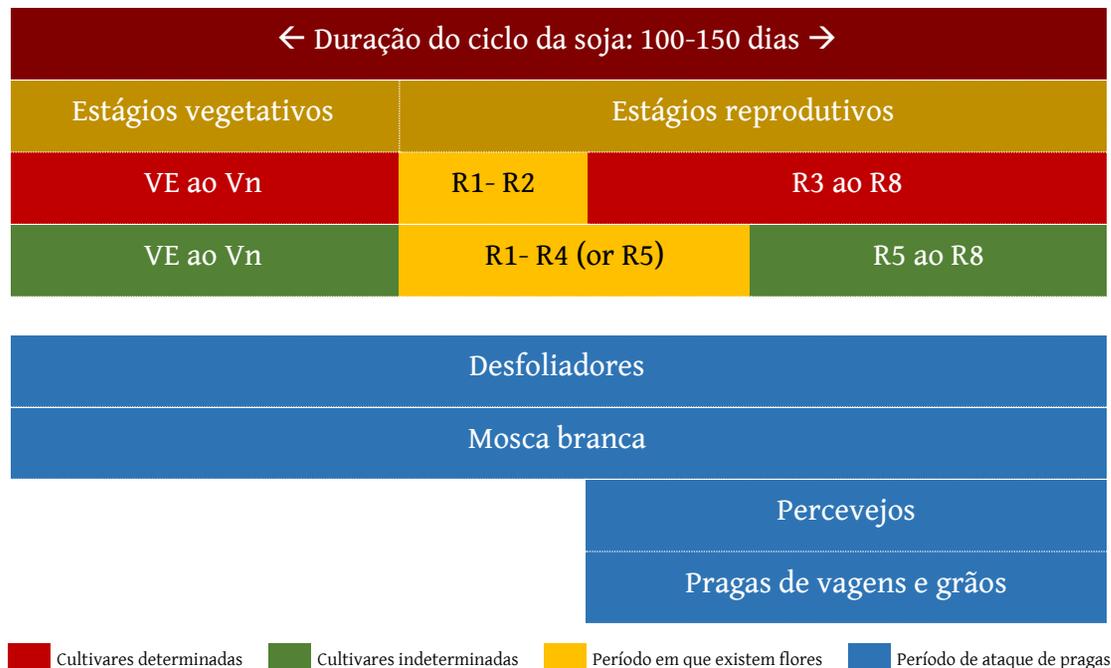
Na maioria das cultivares de soja cultivadas no Brasil, a parte vegetativa do ciclo (VE a Vn) representa cerca de um terço de todo o ciclo. Mas, esta regra geral depende da cultivar, da latitude, da altitude, das condições climáticas (chuva e temperatura diurnas e noturnas) e do pH e fertilidade do solo. Para ilustrar, as temperaturas mais elevadas podem induzir ciclos mais curtos para as plantas de soja e a primeira flor pode aparecer mais cedo do que em temperaturas inferiores. O mesmo é válido para estresses hídrico ou nutricional (níveis baixos de N, P e K no solo).

A regra de ouro para minimizar o impacto negativo das ações de controle de pragas sobre os polinizadores é seguir, rigorosamente, as recomendações do Programa de Manejo de Pragas de Soja (MIP-Soja). Insetos desfolhadores podem ser pragas importantes ao longo de todo o ciclo, embora as espécies dominantes possam variar de acordo com a localização geográfica, condições ambientais ou a presença de inimigos naturais (predadores, parasitas, doenças de pragas), ou, ainda, estando relacionados a esquemas de controle químico incorretamente aplicados.

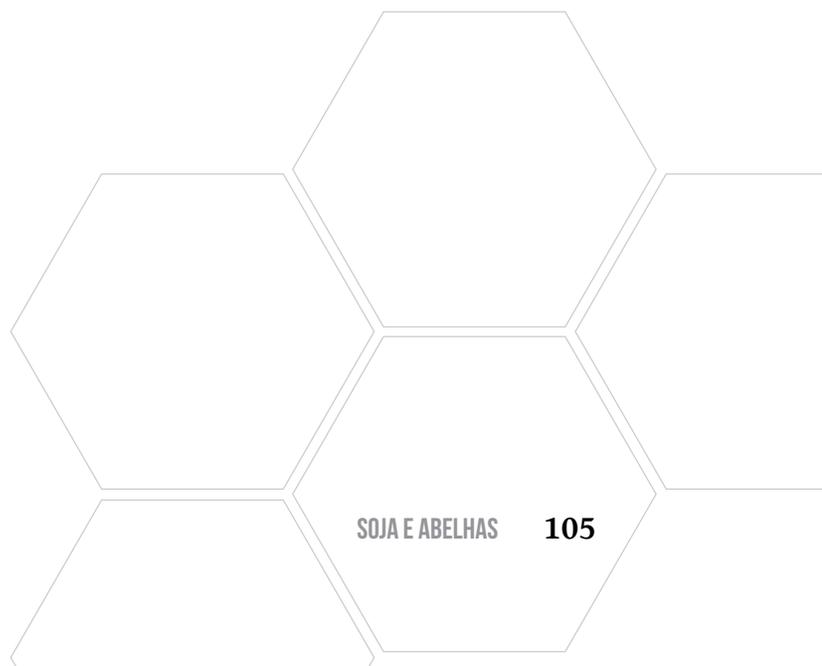
Pragas desfolhadoras podem, inclusive, atacar a soja durante o período de florescimento, tanto em cultivares determinadas quanto indeterminadas. Neste caso, é possível eliminar ou minimizar o impacto sobre polinizadores seguindo regras simples, como efetuar o monitoramento constante do crescimento populacional das principais pragas e de seus danos e observar criteriosamente os níveis de danos e de ações. Em havendo necessidade de utilização de controle químico deve-se evitar a aplicação de agrotóxicos durante o horário preferencial de forrageamento das abelhas (das 8h às 15h). Inseticidas biológicos, fisiológicos ou doses menores de inseticidas que sejam menos prejudiciais para polinizadores constituem táticas fundamentais para atenuar o impacto adverso. É importante reforçar que é desnecessário e inútil controlar pragas que atacam vagens e grãos (percevejos ou lagartas) anteriormente à presença de vagens menores que 0,5 centímetro de comprimento, sobre as plantas.

A questão é mais complicada quando se trata de cultivares de hábito indeterminado, por conta da presença simultânea de flores e vagens nas plantas. Neste caso, se percevejos ou lagartas que se alimentam de vagens ou grãos atingirem os níveis de ação, é recomendado o controle dessas pragas para evitar prejuízos financeiros. Novamente, a diretiva principal é selecionar, entre os inseticidas recomendados para controle dessas pragas, aqueles que têm um impacto mínimo sobre polinizadores. A aplicação dos inseticidas deve ser realizada evitando os horários preferenciais de forrageamento das abelhas (9h - 15h), reduzindo a possibilidade de os inseticidas atingirem, diretamente, o corpo dos polinizadores. Em qualquer dos casos acima referidos, é muito importante a regulação adequada dos equipamentos de pulverização, atentando para a vazão adequada e para as faixas ótimas de temperatura e de vento. Recomenda-se observar uma faixa tampão entre as bordas do campo de soja e áreas contíguas, que possam servir de abrigo e alimentação para polinizadores. Neste particular, deve ser evitada, a todo o custo a deriva nas aplicações, para não atingir alvos não desejados fora dos limites da cultura de soja.

A Figura 24 explicita uma representação gráfica do ciclo da soja, com destaque para o período de floração, e sua associação com a possibilidade de ataque de pragas.



**Figura 24.** Ciclo da soja, destacando o período de floração e a possibilidade de ocorrência de pragas.







## REFERÊNCIAS

ABERNATHY, R. H.; PALMER, R. G.; SHIBLES, R.; ANDERSON, J. C. Histological observations on abscising and retained soybean flowers. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 57, p. 713-716, 1977.

ABRAMS, R. I.; EDWARDS, C. R.; HARRIS, T. Yields and cross-pollination of soybeans as affected by honeybees and alfalfa leaf cutting bees. **American Bee Journal**, v. 118, p. 555-558, 1978.

ABROL, D. L. **Pollination biology – Biodiversity conservation and agricultural production**. New York: Springer, 2012. 792 p.

ABROL, D. P.; KAPIL, R. P. Foraging strategies of honeybees and solitary bees as determined by nectar sugar components. **Proceedings of the Indian National Academy of Sciences**, v. 57-B, p. 127-132, 1991.

ABUD, S.; SOUZA, P. I. M.; MOREIRA, C. T.; ANDRADE, S. R. M.; ULBRICH, A. V.; VIANNA, G. R.; RECH, E. L.; ARAGÃO, F. J. L. Dispersão de pólen em soja transgênica na região dos Cerrados. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 38, n. 10, p. 1229-1235, 2003.

ADLER, L. S. The ecological significance of toxic nectar. **Oikos**, v. 91, p. 409-420, 2000.

AGTHE, C. Über die physiologische Herkunft des Pflanzennektars. **Berichte der Schweizerischen botanischen Gesellschaft**, v. 61, p. 240-274, 1951.

AHRENT, D. K.; CAVINESS, C. E. Natural cross-pollination of twelve soybean cultivars in Arkansas. **Crop Science**, v. 34, n. 2, p. 376-378, 1994.

ALBERTSEN, M. C.; PALMER, R. G. A comparative light and electron-microscopic study of microsporogenesis in male sterile (ms.) and male fertile soybeans *Glycine max* (L.) Merr. **American Journal of Botany**, v. 66, p. 253-265, 1979.

ALVES, E. M.; TOLEDO, V. A. A.; OLIVEIRA, A. J. B.; SEREIA, M. J.; NEVES, C. A.; RUVOLO-TAKASUSUKI, M. C. C. Influência de abelhas africanizadas na concentração de açúcares no néctar de soja (*Glycine max* L. Merrill) var. Codetec 207. **Acta Scientiarum Animal Sciences**, v. 32, n. 2, p. 189-195, 2010.

ALEXANDROVA, V. G.; ALEXANDROVA, O. G. The distribution of pigments in the testa of some varieties of soybeans, *Glycine hispida* Maxim. **Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding**, v. 3, n. 4, p. 3-47, 1935.

ANCIBOR, E. Los nectarios florales en Leguminosas-Mimosóideas. **Darwiniana**, v. 15, p. 128-142, 1969.

ANDREWS, C. H. Some aspects of pod and seed development in Lee soybeans. **Dissertation Abstract**, Section B, v. 27, n. 5, p. 13-47, 1966.

BACHMAN, W. W.; WALLER, G. D. Honeybee responses to sugar solutions of different compositions. **Journal of Apicultural Research**, v. 16, p. 165-169, 1977.

BAKER, H. G. Non-sugar chemical constituents of nectar. **Apidologie**, v. 8, 349-356, 1977.

BAKER, H. G.; BAKER, I. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. In: BENTLEY, B.; ELIAS, T. S. **The biology of nectaries**. New York: Columbia University Press, 1983a. p. 126-152.

BAKER, H. G.; BAKER, I. Amino acids in nectar and their evolutionary significance. **Nature**, v. 241, p. 543-545, 1973.

BAKER, H. G.; BAKER, I. **Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny: biochemical aspects of evolutionary biology**. Chicago: University of Chicago Press, 1981. 412 p.

BAKER, H. G.; BAKER, I. Chemical constituents of nectar in relation to pollination mechanisms and phylogeny. In: NITECKI, M. (Ed.). **Biochemical aspects of evolutionary biology**. Chicago: University of Chicago Press, 1982. p. 131-171.

BAKER, H. G.; BAKER, I. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type. In: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Van Nostrand Reinhold, 1983b. p. 117-141.

BAKER, H. G.; BAKER, I. Intraspecific constancy of floral nectar amino acid complements. **Botanical Gazette**, v.138, p. 183-191, 1977.

BAKER, H. G.; BAKER, I. Studies of nectar-constitution and pollinator-plant coevolution. In: GILBERT, L. E.; RAVEN, P. H. (Ed.). **Coevolution of animals and plants**. Austin: University of Texas Press, 1975. p. 100-140.

BAKER, H. G.; BAKER, I. The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator types. **Israel Journal of Botany**, v. 39, p. 157-166, 1990.

BARELLA, W. M. Abelhas polinizadoras na cultura da soja (*Glycine max* L.). In: JORNADA CIENTÍFICA DA UNEMAT, 2., 2009. Disponível em: <[http://www.unemat.br/eventos/jornada2009/5conic.php?content=downloads/prog\\_conic\\_paineleoral/painel-05](http://www.unemat.br/eventos/jornada2009/5conic.php?content=downloads/prog_conic_paineleoral/painel-05)>. Acesso em: 9 jan. 2015.

BEARD, B. H.; KNOWLES, P. F. Frequency of cross-pollination of soybeans after seed irradiation. **Crop Science**, v. 11, p. 489-492, 1971.

BEARDSELL, D. V.; WILLIAMS, E. G.; KNOX, R. B. The structure and histochemistry of the nectary and anther secretory tissue of the flowers of *Thryptomene calycina* (Lindl.) Atapf (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany**, v. 37, p. 63-80, 1989.

BELMONRE, E.; CARDEMIL, L.; KALIN ARROYO M. T. Floral nectary structure and nectar composition in *Eccremocarpus scaber* (Bignoniaceae), a hummingbird-pollinated plant of central Chile. **American Journal of Botany**, v. 81, p. 493-503, 1994.

BERNARD, R. L.; JAYCOX, E. L. A gene for increasing natural crossing in soybeans. **Agronomy Abstracts**, ed. 1969, p. 3, 1969.

BERNARD, R. L.; WEISS, M. G. Qualitative genetics. IN: CALDWELL, B. E. (Ed.). **Soybeans: improvement, production, and uses**. Madison: American Society of Agronomy, 1973. p. 117-154.

BERNARDELLO, L.; GALETTO, L.; RODRÍGUEZ, I. G. Reproductive biology, variability of nectar features, and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. **Botanical Journal of the Linnaean Society**, v. 114, p. 293-308, 1994.

BIELESKI, R. L.; REDGWELL, R. J. Sorbitol metabolism in nectaries from flowers of Rosaceae. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 7, p. 15-25, 1980.

BILS, R. F.; HOWELL, R. W. Biochemical and cytological changes in developing soybean cotyledons. **Crop Science**, v. 3, p. 304-308, 1963.

BLÜTHGEN, N.; FIEDLER, K. Preferences for sugars and amino acids and their conditionality in a diverse nectar-feeding ant community. **Journal of Animal Ecology**, v. 73, 155-166, 2004.

BOLTEN, A. B.; FEINSINGER, P.; BAKER, H. G.; BAKER, I. On the calculation of sugar concentration in flower nectar. **Oecologia**, v. 41, p. 301-304, 1979.

BOREN, R. B.; PARKER, R. L.; SORENSON, E. L. Foraging behavior of honeybees on selected alfalfa clones. **Crop Science**, v. 2, p. 185-188, 1962.

BORTHWICK, H. A.; PARKER, W. M. Influence of photoperiods upon the differentiation of meristems and the blossoming of Biloxi soybeans. **Botanical Gazette**, v. 99, p. 825-839, 1938.

BOWMAN, J. L.; SMYTH, D. R. CRABS CLAW, a gene that regulates carpel and nectary development in Arabidopsis, encodes a novel protein with zinc finger and helix-loop-helix domains. **Development**, v. 126, n. 11, p. 2387-2396, 1999.

BRANDENBURG, A.; DELL'OLIVO, A.; BSHARY, R.; KUHLEMEIE, C. The sweetest thing: advances in nectar research. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 12, n. 4, p. 486-490, 2009.

BREWER, J. W.; COLLYARD, K. J.; LOTT JR, C. E. Analysis of sugars in dwarf mistletoe nectar. **Canadian Journal of Botany**, v. 52, p. 2533-2538, 1974.

BRIM, C. A.; YOUNG, M. F. Inheritance of a male-sterile character in soybeans. **Crop Science**, v. 11, p. 564-566, 1971.

BROERSMA, D. B.; BERNARD, R. L.; LUCKMANN, W. H. Some effects of soybean pubescence on populations of the potato leafhopper. **Journal of Economic Entomology**, v. 65, p. 78-82, 1972.

BROWN, A. H. D.; GRAM, J. E.; PULLEN, R. Outcrossing and paternity in *Glycine argyrea* by paired fruit analysis. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 29, p. 283-294, 1986.

BUBAN, T.; OROSZ-KOVÁCS, Zs.; FARKAS, A. The nectary as the primary site of infection by *Erwinia amylovora* (Burr.) Winslow et al.: a mini review. **Plant Systematics and Evolution**, v. 238, p. 183-194, 2003.

BURD, M. Ovule packaging in stochastic pollination and fertilization environments. **Evolution**, v. 49, p. 100-109, 1995.

BÚRQUEZ, A.; CORBET, S. A. Do flowers reabsorb nectar? **Functional Ecology**, v. 5, p. 369-379, 1991.

BÚRQUEZ, A.; SARUKHAN, K. AND PEDROSA, A. L. Floral biology of a primary rain forest palm *Astrocaryum mexicanum* Liebm. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 94, p. 407-419, 1987.

BUSS, P. A.; LERSTEN, N. R. A survey of tapetal number as a taxonomic character in Leguminosae. **Botanical Gazette**, v. 136, p. 388-395, 1975.

BUTLER, C. G. The importance of perfume in the discovery of food by the worker honeybee (*Apis mellifera* L.). **Proceeding of the Royal Society London Series B-Biological Sciences**, v. 138, p. 403-413, 1951.

BUTLER, C. G. The influence of various physical and biological factors of the environment on honeybee activity: An examination of the relationship between activity and nectar concentration and abundance. **Journal of Experimental Biology**, v. 21, p. 5-12, 1945.

BUTLER, G. D.; LOPER, G. M.; MCGREGOR, S. E.; WEBSTER, J. L.; MARGOLIS, H. Amounts and kinds of sugars in nectars of cotton (*Gossypium* spp.) and the time of their nectar secretion. **Agronomy Journal**, v. 64, p. 364-368, 1972.

BUTTERY, R. G.; KAMM, J. A.; LING, L. C. Volatile components of alfalfa flowers and pods. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 30, p. 739-742, 1982.

BUXBAUM, F. Zur Frage des Eiweißgehaltes des Nektars. **Planta**, v. 4, p. 818-821, 1927.

CABRAS, P. A.; ANGIANI, C.; TUBEROSO, C.; FLORIS, I.; RENIERO, F.; GUILLOU, C.; GHELLI, S. Homogentisic acid: a phenolic acid as a marker of strawberry-tree (*Arbutus unedo*) honey. **Journal of Agriculture Food Chemistry**, v. 47, p. 4064-4067, 1999.

CARLSON, J. B. Morphology. In: CALDWELL, B. E. (Ed.). **Soybeans: improvement, production, and uses**. Madison: American Society of Agronomy. 1973. p. 17-95.

CARLSON, J. B.; LERSTEN, N. R. Reproductive morphology. In: WILCOX, J.R. (Ed.). **Soybeans, improvement, production and uses**. Madison: American Society of Agronomy, 1987. p. 95-134.

CARTER, C.; GRAHAM, R. A.; THORNBURG, R. W. Nectarin I is a novel, soluble germin-like protein expressed in the nectar of *Nicotiana* sp. **Plant Molecular Biology**, v. 41, n. 2, p. 207-216, 1999.

CARTER, C.; HEALY, R.; O'TOOL, N. M.; NAQVI, S. M.; REN, G.; PARK, S.; BEATTIE, G. A.; HORNER, H. T.; THORNBURG, R. W. Tobacco nectaries express a novel NADPH oxidase implicated in the defense of floral reproductive tissues against microorganisms. **Plant Physiology**, v. 143, n. 1, p. 389-399, 2007.

CARTER, C.; SHAFIR, S.; YEHONATAN, L.; PALMER, R. G.; THORNBURG, R. A novel role for proline in plant floral nectars. **Naturwissenschaften**, v. 93, p. 72-79, 2006.

CARTER, C.; THORNBURG, R. W. Is the nectar redox cycle a floral defense against microbial attack? **Trends in Plant Science**, v. 9, p. 320-324, 2004.

CARTER, C.; THORNBURG, R. W. Tobacco Nectarin I: purification and characterization of a germin-like, manganese superoxide dismutase implicated in the defense of floral reproductive tissues. **Journal of Biological Chemistry**, v. 275, p. 36726-36733, 2000.

CASTELIANOS, M. C.; WILSON, P.; THOMSON, J. D. Dynamic nectar replenishment in flowers of *Penstemon* (Scrophulariaceae). **American Journal of Botany**, v. 89, p. 111-118, 2002.

CAVINESS, C. E. Estimates of natural cross-pollination in Jackson soybeans in Arkansas. **Crop Science**, v. 6, p. 211-212, 1966.

CHEBLI, Y.; GEITMANN, A. Mechanical principles governing pollen tube growth. **Functional Plant Science and Biotechnology**, v. 1, p. 232-245, 2007.

CHEN, L. F.; ALBERTSEN, M. C.; PALMER, R. G. Pollen and coenocytic microspore germination in male-fertile and male-sterile soybean. **Euphytica**, v. 36, p. 333-343, 1987.

CHENG, W. H.; CHOUREY, P. S. Genetic evidence that invertase-mediated release of hexoses is critical for appropriate carbon partitioning and normal seed development in maize. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 98, p. 485-495, 1999.

CHEUNG, A. Y.; WANG, H.; WU, H. M. A floral transmitting tissue-specific glycoprotein attracts pollen tubes and stimulates their growth. **Cell**, v. 82, p. 383-393, 1995.

CHIALVA, F.; GABRI, G.; LIDDLE, P. A. P.; ULIAN, F. Qualitative evaluation of aromatic herbs by direct headspace GC analysis. Applications of the method and comparison with the traditional analysis of essential oils. **Journal of High Resolution Chromatography**, v. 5, p. 182-188, 1982.

CHIARI, W. C.; HOFFMANN-CAMPO, C. B.; ARIAS, C. A.; LOPES, T. de S.; TOLEDO, T. C. S. de O. A. de; CHAMBÓ, E. D.; RUVOLO-TAKASUSUKI, M. C.; TOLEDO, V. de A. A. de. Floral biology and africanized honeybee behaviour in transgenic (Roundup Ready™ var. BR-245 RR) and conventional (var. BRS-133) soybean (*Glycine max* L. Merrill) flowers. In: PRICE, A. J.; KELTON, J. A. (Ed.). **Herbicides - Advances in Research**. Disponível em: <<http://www.intechopen.com/books/herbicides-advances-in-research/floral-biology-and-africanized-honeybee-behaviour-in-transgenic-roundup-readytmvar-br-245-rr-and-co>>. Acesso em: 08 jan. 2015.

CHIARI, W. C.; RUVOLO-TAKASUSUKI, M. C. C.; CHAMBOI, E. D.; ARIAS, C. A.; HOFFMANN-CAMPO, C. B.; TOLEDO, V. de A. A. de. Gene flow between conventional and transgenic soybean pollinated by honeybees. In: HASANEEN, M. N. (Ed.). **Herbicides - mechanisms and mode of action**. Disponível em: <<http://www.intechopen.com/books/herbicides-mechanisms-andmodeof-action/gene-flow-betweenconventional-and-transgenic-soybean-pollinated-byhoneybees>>. Acesso em: 23 jan. 2015.

CHIARI, W. C.; TOLEDO, V. de A. A. de ; HOFFMANN-CAMPO, C. B.; RÚVOLO-TAKASUSUKI, M. C. C.; TOLEDO, T. C. S. de O. A. de; LOPES, T. de S. Pollination by *Apis mellifera* in transgenic soy (*Glycine max* (L.) Merrill) Roundup Ready™ cv. BRS 245 RR and conventional cv. BRS 133. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 30, n. 2, 2008. Disponível em: <<http://www.thefreelibrary.comActa+Scientiarum+Agronomy+%28UEM%29/2008/April/1-p51339>>. Acesso em: 11 maio 2016.

CHIARI, W. C.; TOLEDO, V. de A. A. de; HOFFMANN-CAMPO, C. B.; RÚVOLO-TAKASUSUKI, M. C. C.; TOLEDO, T. C. S. de O. A. de; LOPES, T. de S. Polinização por *Apis mellifera* em soja transgênica [*Glycine max* (L.) Merrill] Roundup Ready™ cv. BRS 245 RR e convencional cv. BRS 133. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 30, n. 2, p. 267-271, 2008.

CHIARI, W. C.; TOLEDO, V. de A. A. de; RUVOLO-TAKASUSUKI, M. C. C.; OLIVEIRA, A. J. B. D.; SAKAGUTI, E. S.; ATTENCIA, V. M.; COSTA, F. M.; MITSIU, M. H. Pollination of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) by honeybees (*Apis mellifera* L.). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 48, p. 31-36, 2005.

CLEMENT JUNIOR, W. M. Flower color, a factor in attractiveness of alfalfa clones for honeybees. **Crop Science**, v. 5, p. 267-268, 1965.

CONRAD, E. C.; PALMER, J. K. Rapid analysis of carbohydrates by high-pressure liquid chromatography. **Food Technology**, v. 30, p. 84-92, 1976.

CORBET, S. A. Bee visits and the nectar of *Echium vulgare* L. and *Sinapsis alba* L. **Ecological Entomology**, v. 3, p. 25-37, 1978.

CORBET, S. A.; DELFOSSE, E. Honeybees and the nectar of *Echium plantagineum* L. in south-eastern Australia. **Australian Journal of Ecology**, v. 9, p. 125-139, 1984.

CORBET, S. A.; WILLMER, P. G.; BEAMENT, J. W. L.; UNWIN, D. M.; PRYS-JONES, O. E. Post-secretory determinants of sugar concentration in nectar. **Plant Cell and Environment**, v. 2, p. 293-308, 1979.

CORSO, I. C. **Relação entre o efeito associado de percevejos e fungos na produção e na qualidade de sementes de soja, bem como transmissão de moléstias.** 1977. 86 f. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

CORSO, I. C.; PORTO, M. D. M. Relação entre o efeito associado de percevejos e na produtividade e teores de óleo e proteína de sementes de soja. **Agronomia Sulriograndense**, v. 14, n. 1, p. 41-46, 1978.

CROZIER, T. S.; THOMAS, J. F. Normal floral ontogeny and cool temperature-induced aberrant floral development in *Glycine max* (Fabaceae). **American Journal of Botany**, v. 80, p. 429-448, 1993.

CRUDEN, R. W.; HERMANN, S. M.; PETERSON, S. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. In: Bentley, B.; Elias, T.S. **The biology of nectaries.** New York: Columbia University Press, 1983. p. 80-125.

CUTLER, G. H. A simple method for making soybean hybrids. **Journal of the American Society of Agronomy**, v. 26, p. 252-254, 1934.

DAFNI, H.; LENSKY, Y.; FAHN, A. Flower and nectar characteristics of nine species of Labiatae and their influence on honeybee visits. **Journal of Apicultural Research**, v. 27, p. 103-114, 1988.

DALL'AGNOL, A. **Flowering and fruiting patterns of five determinate soybean cultivars.** 1980. 88 f. Thesis (Ph. D. Genetics) - University of Florida, Gainesville.

DAVIS, A. R.; GUNNING, B. E. S. The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L. 2. Stomatal number and distribution as selection criteria for breeding for high nectar sugar production. **Acta Horticulturae**, v. 288, p. 329-334, 1991.

DAVIS, A. R.; GUNNING, B. E. S. The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L.: development, anatomy and ultrastructure. **Protoplasma**, v. 164, p. 134-152, 1992.

DAVIS, A. R.; GUNNING, B. E. S. The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L. 3. Physiological aspects, including comparisons with foliar stomata. **Botanica Acta**, v. 106, p. 241-253, 1993.

DAVIS, A. R.; PETERSON, R. L.; SHUEL, R. W. Vasculature and ultrastructure of the floral and stipular nectaries of *Vicia faba* (Leguminosae). **Canadian Journal of Botany**, v. 66, n. 7, p. 1435-1448, 1988.

- DAVIS, J. H. Soybeans for honey production. **American Bee Journal**, v. 92, p. 18-19, 1952.
- DE LA BARRERA, E.; NOBEL, P. Nectar: properties, floral aspects, and speculations on origin. **Trends in Plant Science**, v. 9, p. 65-69, 2004.
- DECHAUME-MONCHARMONT, F. X. D.; AZZOUZ, H.; PONS, O.; PHAM-DELÈGUE, M. H. Soybean proteinase inhibitor and the foraging strategy of free flying honeybees. **Apidologie**, v. 36, n. 3, p. 421-430, 2005.
- DEGRANDI, G. L.; COLLISON, C. H. Factors affecting honeybee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) foraging on birdsfoot trefoil (*Lotus corniculatus*). **Journal of the New York Entomological Society**, v. 88, p. 43, 1980.
- DEINZER, M. L.; THOMPSON, P. A. ; BURGETT, D. M.; ISAACSON, D. L. Pyrrolizidine alkaloids: their occurrence in honey from tansy ragwort (*Senecio jacobaea* L.). **Science**, v. 195, p. 497499, 1977.
- DELAPLANE, K. S.; MAYER, D. F. **Crop pollination by bees**. New York: CABI Publishing, 2000. 301 p.
- DODSON, C. H.; DRESSLER, R. L.; HILLS, H. G.; ADAMS, R. H.; WILLIAMS, N. H. Biologically active compounds in orchid fragrances. **Science**, v. 164, p. 1243-1249, 1969.
- DODSON, C. H.; HILLS, H. G. Gas chromatography of orchid fragrances. **American Orchid Society Bulletin**, v. 35, p. 720-725, 1966.
- DURKEE, L. T. The ultrastructure of floral and extrafloral nectaries. In: BENTLEY, B.; ELIAS, T. S. (Ed.). *The biology of nectaries*. New York: Columbia University Press, 1983. p. 1-29.
- DURKEE, L. T.; GAAL, D. J.; REISNER, W. H. The floral and extrafloral nectaries of *Passiflora*. 1. The floral nectary. **American Journal of Botany**, v. 68, p. 453-462, 1981.
- DZIKOWSKI, B. Studia nad soja *Glycine hispida* (Moench) Maxim. **Memories Institute National Polish Economie Rurale**, v. 254, p. 69-100, 1936.
- DZIKOWSKI, B. Studia nad soja *Glycine hispida* (Moench) Maxim. Cz. II. Anatomia. **Memories Institute National Polish Economie Rurale**, v. 258, p. 229-265, 1937.
- ECROYD, C. E.; FRANICH, R. A.; KROESE, H. W.; STEWARD, D. Volatile constituents of *Dactyloctenium aegyptium* flower nectar in relation to flower pollination and browsing by animals. **Phytochemistry**, v. 40, p. 1387- 1389, 1995.

ELIAS, T. S. Extra floral nectaries: their structure and distribution. In: BENTLEY, B.; ELIAS, T. S. (Ed.). *The biology of nectaries*. New York: Columbia University Press, 1983. p. 174-203.

ELIAS, T. S.; ROZICH, W. R.; NEWCOMBE, L. The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia* L. **American Journal of Botany**, v. 62, p. 570-576, 1975.

ERBAR, C. Pollen tube transmitting tissue: place of competition of male gametophytes. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. 5, p. S265-S277, 2003.

ERICKSON, E. H. Bee pollination of soybeans. In: SOYBEAN SEED RESEARCH CONFERENCE, 6. 1976, Chicago. **Report ...** Washington: American Seed Trade Association, 1976. p.46-49.

ERICKSON, E. H. Effect of honeybees on yield of three soybean cultivars. **Crop Science**, v. 15, p. 84-86, 1975a.

ERICKSON, E. H. Honeybees and soybeans. **American Bee Journal**, v. 115, p. 351-353, 1975c.

ERICKSON, E. H. Soybean floral ecology and insect pollination. **Soybean Genetics Newsletter**, v. 11, p. 152-162, 1984a.

ERICKSON, E. H. Soybean pollination and honey production - A research progress report. **American Bee Journal**, v. 124, p. 115-119, 1984b.

ERICKSON, E. H. The soybean for bees and bee-keeping. **Apiacta**, v.18, p. 1-7, 1982.

ERICKSON, E. H. Variability of floral characteristics influences honeybee visitation to soybean blossoms. **Crop Science**, v. 15, p. 767-771, 1975b.

ERICKSON, E. H., BERGER, G. A., SHANNON, J. G. AND ROBINS, J. M. Honeybee pollination increases soybean yields in the Mississippi Delta region of Arkansas and Missouri. **Journal of Economic Entomology**, v. 71, p. 601-603, 1978.

ERICKSON, E. H.; GARMENT, M. B. Soya-bean flowers: nectary ultrastructure, nectar guides, and orientation on the flower by foraging honeybees. **Journal Apicultural Research**, v. 18, n.1, p. 3-11, 1979.

ERICKSON, E.H.; THORP, R.W.; BRIGGS, D.L.; ESTES, J.R.; DAUN, K.J.; MARKS, M.; SCHROEDER, C.H. Characterization of floral nectars by high-performance liquid chromatography. **Journal of Apicultural Research**, v. 18, p. 148-152, 1979.

- ERIKSSON, M. The ultrastructure of the nectary of red clover (*Trifolium pratense*). **Journal of Apicultural Research**, v. 16, p. 184–193, 1977.
- ESAU, K. **Anatomy of seed plants**. New York: Wiley, 1977. 576 p.
- ESAU, K. **Plant anatomy**. 2nd ed. New York: John Wiley and Sons, 1965. 550 p.
- FAHN, A. **Secretory tissues in plants**. London: Academic Press. 1979. 302 p.
- FAHN, A. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist**, v. 108, p. 229–257, 1988.
- FARKAS, A.; OROSZ-KOVÁCS, Z.; DÉRI, H.; CHAUHAN, S. V. S. Floral nectaries in some apple and pear cultivars with special reference to bacterial fire blight. **Current Science**, v. 92, n.9, p. 1286–1289, 2007.
- FAULKNER, G. J. Factors affecting field-scale production of seed of F1 hybrid brussels sprouts. **Annals of Applied Biology**, v. 77, p. 181–190, 1974.
- FEHR, W. R. Soybean. In: FEHR, W. R.; HADLEY, H. (Ed.). **Hybridization of crop plants**. Madison: American Society of Agronomy, 1980. p. 589–599.
- FEHR, W. R.; CAVINESS, C. E. **Stages of soybean development**. Ames: Cooperative Extension Service, Agriculture and Home Economics Experiment Station, Iowa State University, 1977. 11 p. (Special Report, 80).
- FEHR, W. R.; CAVINESS, C. F.; BURMOOD, D. T.; PENNINGTON, J. S. Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill. **Crop Science**, v.11, n. 6, p. 929–931, 1971.
- FEINSINGER, P. Ecological interactions between plants and humming-birds in a successional tropical community. **Ecological Monographs**, v. 6, p. 105–128, 1978.
- FERREIRA, J. R. J.; KOLLING, J.; VIDOR, C.; PEREIRA, J. S.; KOLLING, I. G.; MENDES, N. G. Sobre-vivência e competição por sítios de nodulação de estirpes de *Rhizobium japonicum* na cultura da soja. **Revista Brasileira de Ciencia do Solo**, v. 7, n.1, p. 47–53, 1983.
- FERRERES, F.; ANDRADE, P.; GIL, M. I.; TOMAS BARBERAN, F. A. Floral nectar phenolics as biochemical markers for the botanical origin of heather honey. **Zeitschrift für Lebensmittel-Untersuchung und -Forschung**, v. 202, p. 40–44, 1996
- FIGUEIREDO, A. C.; PAIS, M. S. Ultrastructural aspects of the nectary spur of *Limodorum abortivum* (L.) Sw (Orchidaceae). **Annals of Botany**, v. 70, p. 325–331, 1992.

FLORES, E.M.; ESPINOZA, A.M. Epidermis foliar de *Glycine soja* Sieb. y Zucc. **Revista de Biología Tropical**, v. 25, n.2, p. 263-273, 1977.

FRANCESCHI, V. R.; GIAQUINTA, R. T. Glandular trichomes of soybean leaves: cytological differentiation from initiation to senescence. **Botanical Gazette**, v. 144, n.2, p. 175-184, 1983.

FRASER, J.; EGLI, D. B.; LEGGETT, J. E. Pod and seed development in soybean cultivars with differences in seed size. **Agronomy Journal**, v. 74, n. 1, p. 81-85, 1982.

FREE, J. B. **Insect pollination of crops**. 2. ed. Cardiff: University Press. 1993. 768 p.

FREE, J. B.; WILLIAMS, I. H. The pollination of hybrid kale (*Brassica oleracea* L.). **Journal of Agricultural Science**, v. 81, n. 3, p. 557-559, 1973.

FREEMAN, C. E.; WORTHINGTON, R. D.; CORRAL, R. D. Some floral nectar-sugar compositions from Durango and Sinaloa, México. **Biotropica**, v. 17, p. 309-313, 1985.

FREI, E. Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien. **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft**, v. 65, p. 60-114, 1955.

FREY-WYSSLING, A. The phloem supply to the nectaries. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 4, p. 353-369, 1955.

FREY-WYSSLING, A.; HÄUSERMANN, E. Deutung der gestaltlosen Nektarien. **Bericht der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft**, v. 70, p. 150-162, 1960.

FREY-WYSSLING, A.; ZIMMERMANN, M.; MAURIZIO, A. Über den enzymatischen Zuckerumbau in Nektarien. **Experientia**, v. 10, p. 490-491, 1954.

FRISCH, K. VON. **The dance language and orientation of bees**. Cambridge: Harvard University Press, 1967. p. 592.

FUJITA, R.; OHARA, M.; OKAZAKI, K.; SHIMAMOTO, Y. The extent of natural-pollination in wild soybean (*Glycine soja*). **Journal of Heredity**, v. 88, p. 124-128, 1997.

FUKUI, J.; GOTOH, J. Varietal difference on the effects of day length and temperature on the development of floral organs in the soybean. I. Developmental stages of floral organs of the soybean. **Japan Journal of Breeding**, v. 12, p. 17-27, 1962.

FURGALA, B.; GOCHNAUER, T. A.; HOLDAWAY, F. G. Constituent sugars of some northern legume nectars. **Bee World**, v. 39, p. 203-205, 1958.

GAFFAL, K. P.; FRIEDRICHS, G. J.; EL-GAMMAL, S. Ultrastructural evidence for a dual function of the phloem and programmed cell death in the floral nectary of *Digitalis purpurea*. **Annals of Botany**, v. 99, n.4, p. 593-607, 2007.

GAFFAL, K. P.; HEIMLER, W.; EL-GAMMAL, S. The floral nectary of *Digitalis purpurea* L., structure and nectar secretion. **Annals of Botany**, v. 81, p. 251-262, 1998.

GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. Characteristics of nectar secretion by *Lycium cestroides*, *L. ciliatum* (Solanaceae) and their hybrids. **Plant Species Biology**, v. 11, p. 157-163, 1995.

GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. Floral nectaries, nectar production dynamics and chemical composition in six *Ipomoea species* (Convolvulaceae) in relation to pollinators. **Annals of Botany**, v. 94, p. 269-280, 2004.

GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. Nectar secretion pattern and removal effects in six Argentinian Pitcairnioideae (Bromneliaceae). **Botanica Acta**, v. 105, p. 292-299, 1992.

GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. Nectar secretion pattern and removal effects in three Solanaceae. **Canadian Journal of Botany**, v. 71, n.10, p. 1394-1398, 1993.

GALETTO, L.; BERNARDELLO, G.; ISELE, I. C.; VESPRINI, J.; SPERONI, G.; BERDUC, A. Reproductive biology of *Erythrina crista-galli* (Fabaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 87, n.2, p. 127-145, 2000.

GALETTO, L.; BERNARDELLO, G.; RIVERA, G. Nectar, nectaries, flower visitors, and breeding system in some Argentinian Orchidaceae. **Journal of Plant Research**, v. 110, p. 393-403, 1997.

GALETTO, L.; BERNARDELLO, G.; SOSA, C. A. The relationship between floral nectar composition and visitors in *Lycium* (Solanaceae) from Argentina and Chile: what does it reflect? **Flora**, v. 193, p. 303-314, 1998.

GALLAI, N.; SALLES, J. M.; SETTELE, J.; VAISSIÈRE, B. E. Economic valuation of the vulnerability of the world agriculture confronted with pollination decline. **Ecological Economy**, v. 68, p. 810-821, 2009.

GARBER, R. J.; ODLAND, T. E. Natural crossing in soybean. **Journal of the American Society of Agronomy**, v. 18, p. 967-970, 1926.

GAZZONI, D. L. **Manejo de pragas da soja**: uma abordagem histórica. Londrina: Embrapa-CNPSO, Brasília: EMBRAPA-SPI, 1994. 72 p. (EMBRAPA-CNPSO. Documentos, 78).

GAZZONI, D. L. Seleção de inseticidas para uso no programa de manejo de pragas da soja. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 6., 1980, Campinas. **Anais...** Campinas: Fundação Cargill, 1980. p. 265-275.

GAZZONI, D. L.; CORSO, I. C.; MIGUEL, M. Effect of insecticides on predators and parasitoids of soybean pests. **Pesquisa Agropecuária Gaúcha**, v. 5, p. 255-264, 1999.

GAZZONI, D. L.; MINOR, H. C. Efeito do desfolhamento artificial em soja, sobre o rendimento e seus componentes. In: SEMINÁRIO NACIONAL DE PESQUISA DE SOJA, 1., 1978, Londrina. **Anais...** Londrina: EMBRAPA-CNPSO, 1979. p. 47-57.

GAZZONI, D. L.; MOSCARDI, F. Effect of defoliation levels on recovery of leaf area, on yield and agronomic traits of soybeans. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 33, n.4, p. 411-424, 1998.

GAZZONI, D. L.; OLIVEIRA, E. B. de. Distribuição estacional de *Epinotia aporema* e seu efeito sobre o rendimento e seus componentes, e características agronômicas da soja cv Ufv1, semeada em diversas épocas. In: SEMINÁRIO NACIONAL DE PESQUISA DE SOJA, 1., 1978, Londrina. **Anais...** Londrina: EMBRAPA-CNPSO, 1979a. p. 93-105.

GAZZONI, D. L.; OLIVEIRA, E. B. de. Soybean insect pest management in Brazil: I. Research effort; II. Program implementation. In: INTERNATIONAL WORKSHOP IN INTEGRATED PEST CONTROL FOR GRAIN LEGUMES, 1983, Goiânia. **Proceedings...** Brasília, DF: EMBRAPA-DDT, 1984. p. 312-325.

GAZZONI, D. L.; OLIVEIRA, E. B. de. Soybean: *Glycine max* "Paraná" velvetbean caterpillar *Anticarsia gemmatilis* Hubner 1818. **Insecticide and Acaricide Tests**, v. 4, p. 159-163, 1979b.

GAZZONI, D. L.; OLIVEIRA, E. B. de; CORSO, I. C.; CORRÊA-FERREIRA, B. S.; VILLAS-BOAS, G. L.; MOSCARDI, F.; PANIZZ I, A. R. **Manejo de pragas da soja**. Londrina: Embrapa-CNPSO, 1981. 44 p. (Embrapa-CNPSO. Circular Técnica, 5).

GAZZONI, D. L.; OLIVEIRA, E. B. de; CORSO, I. C.; VILLAS BOAS, G. L.; CORRÊA FERREIRA, B. S.; MOSCARDI, F.; SALVADORI, J. R.; RAMIRO, Z. A. **Recomendações de inseticidas para utilização no Programa de Manejo de Pragas da Soja – safra 1981/82 – nos Estados do Paraná, São Paulo e Mato Grosso do Sul**. Londrina: EMBRAPA-CNPSO, 1981. 12 p. (EMBRAPA-CNPSO. Comunicado Técnico, 11).

GAZZONI, D. L.; OLIVEIRA, E. B. de; CORSO, I. C.; VILLAS BOAS, G. L.; CORRÊA-FERREIRA, B. S.; MOSCARDI, F.; SILVA, J. J. C. de; RAMIRO, Z. A. **Recomendações de inseticidas para utilização no Programa de Manejo de Pragas da Soja safra 1982/83 nos Estados de Mato Grosso do Sul, Paraná e São Paulo**. Londrina: EMBRAPA-CNPSO, 1982. 8 p. (EMBRAPA-CNPSO. Comunicado Técnico, 17).

GAZZONI, D. L.; OLIVEIRA, E. B. de; GOMEZ, S. A. **Recomendações de inseticidas para utilização no Programa de Manejo de Pragas da Soja – safra 1980/81**. Londrina: EMBRAPA-CNPSO, 1980. 9 p. (EMBRAPA-CNPSO. Comunicado Técnico, 7).

GEITMAN, A.; RAVISHANKAR, P. Fertilization requires communication: Signal generation and perception during pollen tube guidance. **Floriculture and Ornamental Biotechnology**, v. 1, p. 77-89, 2007.

GEORGE, G. P.; GEORGE, A.; HERR JUNIOR, J. M. A comparative study of ovule and megagametophyte development in field-grown and greenhouse-grown plants of *Glycine max* and *Phaseolus aureus* (Papilionaceae). **American Journal of Botany**, v. 66, p. 1033-1043, 1979.

GILL, F. B. Effects of nectar removal on nectar accumulation in flowers of *Heliconia imbricata* (Heliconiaceae). **Biotropica**, v. 20, p. 169-171, 1988.

GILLIAM, N.; MCCAUGHEY, W. F.; NOFFETT, J. O. Amino acids in the floral nectar of cotton. **Apidologie**, v. 12, p. 125-132, 1981.

GOLUBOV, J.; MANDUJANO, M. C.; LÓPEZ-PORTILLO, J.; EGUIRTE, L. E. The demographic costs of nectar production in the desert perennial *Prosopis glandulosa* (Mimosoideae): a modular approach. **Plant Ecology**, v. 170, p. 267-275, 2004.

GONZÁLEZ-TEUBER, M.; HEIL, M. Nectar chemistry is tailored for both attraction of mutualists and protection from exploiters. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n.9, p. 809-813, 2009a.

GONZÁLEZ-TEUBER, M.; HEIL, M. The role of extra floral nectar amino acids for the preferences of facultative and obligate ant mutualists. **Journal of Chemical Ecology**, v. 35, p. 459-468, 2009b.

GONZÁLEZ-TEUBER, M.; POZO, M. J.; MUCKI, A.; SVATOS, A.; ADAME-ALVAREZ, R. M. ; HEIL, M. Glucanases and chitinases as causal agents in the protection of *Acacia* extra floral nectar from infestation by phytopathogens. **Plant Physiology**, v. 152, 1705-1715, 2010.

- GONZÁLEZ-TEUBER, M.; EILMUS, S.; MUCK, A.; SVATOS, A.; HEIL, M. Pathogenesis-related proteins protect extra floral nectar from microbial infestation. **Plant Journal**, v. 58, n.3, p. 464-473, 2009.
- GORDIENKO, V. Sexual hybrids of soya beans obtained by directed bee pollination. In: MEL'NICHENKO, A. N. **Pollination of agricultural plants by bees**. Moscow: Izd-vo Minist. Sel'sko Khoz, 1960. v.3, p.400-407
- GORI, D. F. Post pollination phenomena and adaptive floral changes. In: JONES, C. E.; LITTLE, R. J. **Handbook of experimental pollination biology**. New York: Van Nostrand Reinhold. 1983. p. 31-45.
- GOSSOT, O.; GEITMANN, A. Pollen tube growth: coping with mechanical obstacles involves the cytoskeleton. **Planta**, v. 226, n. 2, p. 405-416, 2007.
- GRANT, V. Pollinating systems as isolating mechanism in flowering plants. **Evolution**, v. 3, p. 82-97, 1949.
- GRIEBEL, C.; HESS, G. The vitamin C content of flower nectar of certain Labiatae. **Zeitschrift für Lebensmittel-Untersuchung und -Forschung**, v. 79, p. 168-171, 1940.
- GUARD, A. T. Development of floral organs of the soybean. **Botanical Gazette**, v. 91, p. 97-102, 1931.
- GULYÁS, S.; KINCSEK, I. Floral nectaries of species of Papilionaceae. **Acta Biologica Szeged**, v. 28, p. 53-63, 1982.
- HAGLER, J. R. Honeybee (*Apis mellifera* L.) response to simulated onion nectars containing variable sugar and potassium concentrations. **Apidologie**, v. 21, p. 115-121, 1990.
- HAMBLETON, J. I. Soybean for pollen and nectar. **Bee Culture**, v. 64, p. 431, 1936.
- HAMPTON, M.; XU, W. W.; KRAM, B. W.; CHAMBERS, E. M.; EHRNRITER, J. S.; GRALEWSKI, J. H.; JOYAL, J. H.; CARTER, C. J. Identification of differential gene expression in *Brassica rapa* nectaries through expressed sequence tag analysis. **PLoS ONE**, v. 5, p. e8782, 2010
- HANSEN, C. H.; GRAUMAN, H. O.; ELLING, L. J.; DUDLEY, J. W.; CARNAHAN, H. L.; KEHR, W. R.; DAVIS, R. L.; FONSHIESER, F. I.; HOVIN, A. W. Performance of two clone crosses in alfalfa in an unanticipated self-pollination problem. **USDA Technical Bulletin**, 1300, 1964.

HANSEN, W.; SHIBLES, R. Seasonal log of the flowering and podding activity of field-grown soybeans. **Agronomy Journal**, v. 70, p. 47-50, 1978.

HARDER, I. D.; BARRETT, S. C. H. The energy cost of bee pollination for *Pontederia cordata* (Pontederiaceae). **Functional Ecology**, v. 6, p. 226-233, 1992.

HARDMAN, L. L. The effects of some environmental conditions on flower production and pod set in soybean *Glycine max* (L.) Merrill var. Hark. **International Dissertation Abstract**, v. 31, n. 5, p. 2401-8, 1970.

HARTWIG, E. E.; HINSON, K. Inheritance of flower color of soybeans. **Crop Science**, v. 2, p. 152-153, 1962.

HAUGHN, G. W.; SOMERVILLE, C. R. Genetic control of morphogenesis in Arabidopsis. **Developmental Genetics**, v. 9; n. 2; p.: 73-89, 1988.

HEIL, M. Indirect defence - recent developments and open questions. In: LÜTTGE, U.; BEYSCHLAG, W.; MURATA, J. (Ed.). **Progress in botany**. Berlin: Springer, 2007. v. 69, p. 360-395.

HEIL, M. Indirect defence via tritrophic interactions. **New Phytologist**, v. 178, p.41-61, 2008.

HEIL, M. Induction of two indirect defences benefits in Lima bean (*Phaseolus lunatus*, Fabaceae) in nature. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 527-536, 2004.

HEIL, M. Nectar: generation, regulation and ecological functions. **Trends in Plant Science**, Vol. 16, n. 4, p. 191-200, 2011.

HEIL, M.; FIALA, B.; BAUMANN, B.; LINSENMAIR, K. E. Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. **Functional Ecology**, v. 14, p. 749-757, 2000.

HEIL, M.; GONZÁLEZ-TEUBER, M.; CLEMENT, L. W.; KAUTZ, S.; VERHAAGH, M.; BUENO, J. C. S. Divergent investment strategies of *Acacia myrmecophytes* and the coexistence of mutualists and exploiters. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, v. 106, p. 18091-18096, 2009.

HEIL, M.; GREINER, S.; MEIMBERG, H.; KRÜGER, R.; NOYER, J. L.; HEUBL, G.; LINSENMAIR, K. E.; BOLAND, W. Evolutionary change from induced to constitutive expression of an indirect plant resistance. **Nature**, v. 430, p. 205-208, 2004.

HEIL, M.; KOCH, T.; HILPERT, A.; FIALA, B.; BOLAND, W.; LIENMAIR, K. E. Extra floral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, v. 98, p. 1083-1088, 2001.

HEIL, M.; RATTKE, J.; BOLAND, W. Post-secretory hydrolysis of nectar sucrose and specialization in ant/ plant mutualism. **Science**, v. 308, n. 5721, p. 560-563, 2005.

HEINRICH, B. Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. **Oecologia**, v. 40, p. 235-245, 1979.

HEINRICH, B.; RAVEN, P. H. Energetics and pollination ecology. **Science**, v. 176, p. 597-602, 1972.

HERRE, E. A. Coevolution of reproductive characteristics in 12 species of New World figs and their pollinator wasps. **Experientia**, v. 45, p. 637-647, 1990.

HERRERA, C. M.; GARCIA, I. M.; PEREZ, R. Invisible floral larcenies: microbial communities degrade floral nectar of bumble bee-pollinated plants. **Ecology**, v. 89, n.9, p. 2369-2376, 2008.

HERRERA, C. M.; VEJA, C. de; CANTO, A.; POZO, I. Yeasts in floral nectar: a quantitative survey. **Annals of Botany**, v. 103, p. 1415-1423, 2009.

HERRERO, M.; HORMAZA, J. I. Pistil strategies controlling pollen tube growth. **Sexual Plant Reproduction**, v. 9, p.343-347, 1996.

HILL, H.J.; WEST, S.B. Fungal penetration of soybean seed through pores. **Crop Science**, v. 22, p. 602-605, 1982.

HILLS, R.G.; WILLIAMS, N.H.; DODSON, C.H. Identification of some orchid fragrance components. **American Orchid Society Bulletin**, v. 37, p. 967-971, 1968.

HILLWIG, M.S.; LIU, X.; LIU, G.; THORNBURG, R. W.; MACINTOSH, G. C. Petunia nectar proteins have ribonuclease activity. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, p. 2951-2965, 2010.

HONKANEN, E.; MOISIO, T.; KARVONEU, P. Studies on the volatile flavour substances in some clover species. **Suomen Kemistilehti**, v. 42, p. 448-451, 1969.

HORNER, H. T.; HEALY, R. A.; CERVANTES-MARTINEZ, T.; PALMER, R. G. Floral nectary fine structure and development in *Glycine max* L. (Fabaceae). **International Journal of Plant Science**, v. 164, n. 5, p. 675-690, 2003.

HORNER, H. T.; HEALY, R. A.; REN, G.; FRITZ, D.; KLYNE, A.; SEAMES, C.; THORNBURG, R. W. Amyloplast to chromoplast conversion in developing ornamental tobacco floral nectaries provides sugar for nectar and antioxidants for protection. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 1, p. 12-24, 2007.

HORNER, H. T.; KAUSCH, A. P.; WAGNER, B. L. Ascorbic acid: a precursor of oxalate in crystal idioblasts of *Yucca torreyi* in liquid root culture. **International Journal of Plant Sciences**, v. 161, p. 861-868, 2000.

HSU, P. S.; YANG, E. C. The critical cue in pattern discrimination for the honeybee: Color or form? **Journal of Insect Physiology**, v.58, p. 934-940, 2012.

HUANG, T.; BÖHLENIUS, H.; ERIKSSON, S.; PARCY, F.; NILSSON, O. The mRNA of the Arabidopsis gene FT moves from leaf to shoot apex and induces flowering. **Science**, v. 309, p. 1694-1696, 2005.

ILARSLAN, H.; PALMER, R. G.; HORNER, H. T. Calcium oxalate crystal idioblasts in developing seeds of soybean. **Annals of Botany**, v. 88, p. 243-257, 2001.

ILARSLAN, H.; PALMER, R. G.; IMSANDE, J.; HORNER, H. T. Quantitative determination of calcium oxalate in developing seeds of soybean (Leguminosae). **America Journal of Botany**, v. 84, n. 8, p. 1042-1046, 1997.

INOUE, D. W.; FAVRE, N. D.; LANUM, J. A.; LEVINE, D. M.; MEYERS, J. B.; ROBERTS, M. S.; TSAO, F. C.; WANG, Y. Y. The effects of nonsugar nectar constituents on estimates of nectar energy content. **Ecology**, v. 61, p. 992-996, 1980.

ISSA, M. R. C.; VELOCCI, M. E. P.; GONÇALVES, L. S.; SOARES, A. E. E. Ensaio de polinização da soja (*Glycine max*) por abelhas (*Apis mellifera*). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE APICULTURA, 5.; CONGRESSO IBEROAMERICANO DE APICULTURA, 3., Viçosa, MG. **Anais...Viçosa – MG**, 1984.

IVANOFF, S. S. KEITT, G. W. Relations of nectar concentration to growth of *Erwinia amylovora* and fire blight infection of apple and pear blossoms. **Journal of Agricultural Research**, v. 62, n. 12, p. 733-743, 1941.

JAMIESON, C.A.; AUSTIN, G.H. Preference of honeybees for sugar solutions. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF ENTOMOLOGY, 10., 1956, Montreal. Proceedings... 1956. p. 1059-1062.

JANZEN, D. R. Why don't ants visit flowers? **Biotropica**, v. 9, p. 252, 1977.

JAYCOX, E. R. Ecological relationships between honeybees and soybeans. I. Introduction. **American Bee Journal**, v. 110, p. 306-307, 1970a.

JAYCOX, E. R. Ecological relationships between honeybees and soybeans. II. The plant factors. **American Bee Journal**, v. 110, p. 343-345, 1970b.

JIN, W.; HORNER, H.T.; PALMER, R. G.; SHOEMAKER, R. C. Analysis and mapping of gene families encoding  $\beta$ -3-1,3-glucanases of soybean. **Genetics**, v. 153, p. 445-452, 1999.

JIN, Y.; NI, D. A.; RUAN, Y. L. Posttranslational elevation of cell wall invertase activity by silencing its inhibitor in tomato delays leaf senescence and increases seed weight and fruit hexose level. **Plant Cell**, v.21, p. 2072-89, 2009

JOHNS, C. W.; PALMER, R. G. Floral development of a flower-structure mutant in soybeans, *Glycine max* (L.) Merr. (Leguminosae). **American Journal of Botany**, v. 69, p. 829-842, 1982.

JOHNSON, A. P. Honey from soybeans. **American Bee Journal**, v. 84, p. 306, 1944.

JOHNSON, D. L. Honeybees: do they use the direction information contained in their dance maneuver? **Science**, v. 155, p. 844-847, 1967.

JOHNSON, D. L.; WENNER, A. H. A relationship between conditioning and communication in honeybees. **Animal Behavior**, v. 14, p. 261-265, 1966.

JOHNSON, D. L.; WENNER, A. H. Recruitment efficiency in honeybees: studies on the role of olfaction. **Journal of Apicultural Research**, v. 9, p. 13-18, 1970.

JOHNSON, H. W.; BERNARD, R. L. Soybean genetics and breeding. **Advances in Agronomy**, v. 14, p. 149-221. 1962.

JULIANO, J. C. Polinização entomófila da soja. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE APICULTURA, 4., Curitiba. **Anais...** Curitiba, 1976.

JUNG, A. H. **Impacto de inseticidas aplicados em soja sobre abelhas melíferas**. 2014. 64 f. Dissertação ( M. Sc.) – Universidade Federal de Santa Maria. Disponível em: <w3.ufsm.br/ppgea/index.php/publicacoes/dissertacoes>. Acesso em: 9 jan. 2015.

KAMATA, E. Studies on the development of fruit in soybean. **Proceedings of the Crop Science Society of Japan**, v. 20, p. 296-298, 1952.

KAPYLA, N. Amount and type of nectar sugar in some wild flowers in Finland. **Annales Botanice Fennici**, v. 15, p. 85-88, 1978.

KATO, I.; SAKAGUCHI, S. Studies on the mechanism of occurrence of abortive grains and their prevention on soybeans, *Glycine max.* M. **Bulletin of the Division of Plant Breeding and Cultivation, Tokai-Kinki National Agricultural Experiment Station Bulletin**, n.1, p. 115-132, 1954.

KATO, I.; SAKAGUCHI, S.; NAITO, Y. Anatomical observations on fallen buds, flowers, and pods of soybean, *Glycine max.* M. **Bulletin of the Division of Plant Breeding and Cultivation, Tokai-Kinki National Agricultural Experiment Station Bulletin**, n.2, p. 159-168, 1955.

KATO, I.; SAKAGUCHI, S.; NAITO, Y. Development of flower parts and seed in soybean plant, *Glycine max.* M. **Bulletin of the Division of Plant Breeding and Cultivation, Tokai-Kinki National Agricultural Experiment Station Bulletin**, n.1, p. 96-114, 1954.

KAUFFELD, N. M.; SORENSEN, E. L. **Interrelations of honeybee preference of alfalfa clones and flower color, aroma, nectar volume, and sugar concentration.** Kansas Agricultural Experiment Station Research, 1971. 14 p. (Publication, 163).

KEITT, G. W.; IVANOFF, S. S. Transmission of fire blight by bees and its relation to nectar concentration of apple and pear blossoms. **Journal of Agricultural Research**, v. 62, p. 745-753, 1941.

KESSLER, D.; BALDWIN, I. T. Making sense of nectar scents: the effects of nectar secondary metabolites on floral visitors of *Nicotiana attenuata*. **Plant Journal**, v. 49, p. 840-854, 2007.

KETTLE, W. D.; TAYLOR, O. R. Ecological interactions of honeybees and soybeans. **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 52, p. 549, 1979.

KIM, S. Y.; YU, X.; MICHAELS, S. D. Regulation of 'Constans' and 'Flowering Locus T' expression in response to changing light quality. **Plant Physiology**, v. 148; n. 1; p. 269-279, 2008.

KLEIN, A. M.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Bee pollination and fruit set of *Coffea arabica* and *C. canephora* (Rubiaceae). **American Journal of Botany**, v. 90, p. 153-157, 2003.

KLEIN, A. M.; VAISSIÈRE, B. E.; CANE, J. H.; STEFFAN-DEWENTER, I.; CUNNINGHAM, S. A.; KREMEN; C.; TSCHARNTKE, T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences**, v. 274, p. 303-313, 2007.

- KLEINSCHMIDT, M. G.; DOBRENZY, A. K.; MCNAHON, V. A. Gas chromatography of carbohydrates in alfalfa nectar. **Plant Physiology**, v. 43, p. 665-667, 1968.
- KOELLING, P. D.; KENWORTHY, W. J.; CARON, D. M. Pollination of male-sterile soybeans in caged plots. **Crop Science**, v. 21, p. 559-561, 1981.
- KOLTERMAN, R. Learning and forgetting processes exhibited in the honeybee by means of scent training. **Zeitschrift für vergleichende Physiologie**, v. 63, p. 310-334, 1969.
- KOPTUR, S. Extra floral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: BERNAYS, E.A. (Ed.). **Insect-plant interactions**. Boca Raton: CRC Press, 1992. v.4, p.81-129.
- KRAM, B. W.; BAINBRIDGE, E. A.; PERERA, M. A.; CARTER, C. Identification, cloning and characterization of a GDSL lipase secreted into the nectar of *Jacaranda mimosifolia*. **Plant Molecular Biology**, v. 68, n. 1-2, p. 173-183, 2008.
- KRAM, B. W.; CARTER, C. J. *Arabidopsis thaliana* as a model for functional nectary analysis. **Sexual Plant Reproduction**, v. 22, p. 235-246, 2009.
- KRAM, B.W.; XU, W. W.; CARTER, C. J. Uncovering the *Arabidopsis thaliana* nectary transcriptome: investigation of differential gene expression in floral nectariferous tissues. **BMC Plant Biology**, v. 9, p. 92, 2009.
- KRISTON, I. *Apis mellifica*'s learning of unbiological scents. In: INTERNATIONAL BEEKEEPING CONGRESS, 22., Munich. **Proceedings...** 1969, p. 140.
- KROPACOVA, S. Možnosti zlepšení práce včely medonosné (*Apis mellifera* L.) při opylování vojtěšky seté (*Medicago sativa* L.). **Shornvys Skoly Zemed Brne**, p. 111-122, 1965. (Abstract in English).
- KUO, J.; PATE, J. S. The extra floral nectaries of cowpea (*Vicia unguiculata* L.) Wapp). 1. Morphology, anatomy and fine-structure. **Planta**, v. 166, p. 15-7, 1985.
- LACHER, V. Elektrophysiologische untersuehungen an einzelnen rezeptoren für gerueh, kohlendioxid, luftfeuchtigkeit und temperatur auf den antennen der arbeitsbiene und der drohne (*Apis mellifica* L.). **Zeitschrift für vergleichende Physiologie**, v. 48, p. 587-623, 1964.
- LARA, C. ORNELAS, J. F. Effects of nectar theft by flower mites on hummingbird behavior and the reproductive success of their host plant, *Moussonia deppeana* (Gesneriaceae). **Oikos**, v. 96, p. 470-480, 2002.

- LAUTENBACH, S.; SEPPELT, R.; LIEBSCHER, J.; DORMANN, C. F. Spatial and temporal trends of global pollination benefit. **PLoS ONE**, v. 7, p. e35954, 2012.
- LEDERHOUSE, R. C.; CARON, D. M.; HORSE, R. A. Distribution and behavior of honeybees on onion. **Environmental Entomology**, v. 1, p. 127-129, 1972.
- LEISS, K. A.; VRIELING, K.; KLINKHAMER, P. G. L. Heritability of nectar production in *Echium vulgare*. **Heredity**, v. 92, p. 446-451, 2004.
- LELEJI, O. I. Apparent preference of bees for different flower colours in cowpeas (*Vigna sinensis* (L.) Saci. Ex. Hassk.). **Euphytica**, v. 22, p. 150-153, 1973.
- LERSTEN, N. R. Suspensors in Leguminosae. **Botanical Review**, v. 49, p. 233-257, 1983.
- LERSTEN, N. R. Tracheid bar and vestured pits in legume seeds (Leguminosae: Papilionoideae). **American Journal of Botany**, v. 69, p. 98-107, 1982.
- LEVIN, D. A. The role of trichomes in plant defence. **Quarterly Review of Biology**, v. 48, p. 3-15, 1973.
- LIFSCHITZ, E.; ASHED, Y. Universal florigenic signals triggered by FT homologues regulate growth and flowering cycles in perennial day-neutral tomato. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 13, p. 340-514, 2006.
- LIFSCHITZ, E.; EVIASTAR, T.; ROZMAN, A.; SHALIT, A.; GOLDSCHMIDT, A.; AMSELLEM, Z.; ALVAREZ, J. P.; ESHED, Y. The tomato FT ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, p. 6398-6403, 2006.
- LINDEN, J. C.; LAWHEAD, C. L. Liquid chromatography of saccharides. **Journal of Chromatography**, v. 105, p. 125-133, 1975.
- LINSKENS, H. F.; PFAHLER, P. L.; KNUIMAN-STEVENSON, E. L. Identification of soybean cultivars by the surface relief of the seed coat. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 50, p. 147-149, 1977.
- LIU, G. Y.; REN, G.; GUIRGIS, A.; THORNBURG, R. W. The MYB305 transcription factor regulates expression of nectarin genes in the ornamental tobacco floral nectary. **The Plant Cell**, v. 21, n.9, p. 2672-2687, 2009.

LOPER, G. M. Differences in alfalfa flower volatiles among parent and F1 plants. **Crop Science**, v. 16, p. 107-110, 1976.

LOPER, G. M. *Medicago sativa* and *Citrus depressa* flower volatiles. **Phytochemistry**, 11, p. 1865, 1972.

LOPER, G. M.; FIATH, R. A.; WEBSTER, J. L. Identification of ocimene in alfalfa flower aroma by combined GC-Mass spectrometry. **Crop Science**, v. 11, p. 61-63, 1971.

LOPER, G. M.; LAPIOLI, A. M. Photoperiod effects on the emanation of volatiles from alfalfa (*Medicago sativa* L.) florets. **Plant Physiology**, v. 49, p. 729-732, 1971.

LOPER, G. M.; WALLER, G. D. Alfalfa flower aroma and flower selection by honeybees. **Crop Science**, v. 10, p. 66-68, 1970.

LOPER, G. M.; WALLER, G. D.; BERDEL, R. L. Olfactory screening of alfalfa clones for uniform honeybee selection. **Crop Science**, v. 14, p. 120-122, 1974.

LOPER, G. M.; WEBSTER, J. L. Gas sampling technique for the chromatography of alfalfa flower volatiles. **Journal of Chromatographic Science**, v. 9, p. 466-469, 1971.

LÜTTGE, U. Nectar composition and membrane transport of sugars and amino acids: a review of the present state of nectar research. **Apidologie**, v. 8, p. 305-319, 1977.

LÜTTGE, U. Über die Zusammensetzung des Nektars und den Mechanismus seiner Sekretion. I. **Planta**, v. 56, 189-212, 1961.

MADJD, A.; ROLAND-HEYDACKER, F. Secretions and senescence of tapetal cells in the anther of *Soja hispida* Moench, Papilionaceae. **Grana**, v. 17, p. 167-174, 1978.

MALHÓ, R. Pollen tube guidance – the long and winding road. **Sexual Plant Reproduction**, v. 11, n. 5, p. 242-244, 1988.

MANNING, A. Some evolutionary aspects of the flower constancy of bees. **Proceedings of the Royal Physiology Society**, v. 25, p.67-71, 1957.

MARTÍNEZ DEL RIO, C. Dietary, phylogenetic, and ecological correlates of intestinal sucrase and maltase activity in birds. **Physiological Zoology**, v. 63, p. 987-1011, 1990.

MASCARENHAS, J.; MACHLIS, L. Chemotropic response of the pollen of *Antirrhinum majus* to calcium. **Plant Physiology**, v. 39, n. 1, p. 70-77, 1964.

MASON, C. E. Honeybee foraging activity on soybeans in Delaware. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON POLLINATION, 4., 1979. **Proceedings...** Maryland Agricultural Experiment Station, 1979. p.117-122 (Miscellaneous Publication, 1).

MATILE, P. Über den Stoffwechsel und die Auxinabhängigkeit der Nektarsekretion. **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft**, v. 66, p. 237-266, 1956.

MCGREGOR, S. E. **Insect pollination of cultivated crop plants**. 1976. Disponível em: <<http://www.ars.usda.gov/SP2UserFiles/Place/53420300/OnlinePollinationHandbook.pdf>>. Acesso em: 7 jan. 2015.

MCKIM, S. M.; STENVIK, G. E.; BUTENKO, M. A.; KRISTIENSEN, W.; CHO, S. K.; HEPWORTH, S. R.; AALEN, R. B.; HAUGHN, G. W. The BLADE-ON-PETIOLE genes are essential for abscission zone formation in Arabidopsis. **Development**, v. 135, n. 8, p. 1537-1546, 2008.

MENG-YUAN, H. Studies on the embryology of soybeans. 1. The development of embryo and endosperm. **Acta Botanica Sinica**, v. 11, p. 318-328, 1963.

MESSERLI, M. A.; CRÉTON, R.; JAFFE, L. F. Periodic increases in elongation rate precede increases in cytosolic Ca<sup>2+</sup> during pollen tube growth. **Developmental Biology**, v. 222, n. 1, p. 84-98, 2000.

MIKSCHE, J. P. Developmental vegetative morphology of *Glycine max*. **Agronomy Journal**, v. 53, p. 121-128, 1961.

MILFONT, M. O. **Uso da abelha melífera (*Apis mellifera* L.) na polinização e aumento de produtividade de grãos em variedade de soja (*Glycine max* (L.) Merrill.) adaptada às condições climáticas do nordeste brasileiro**. 2012. 122 f. Tese (Doutorado, Entomologia) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza.

MILUM, V. G. Bees and soybeans. **American Bee Journal**, v. 80, p. 22, 1940.

MOFFETT, J. O.; STITH, L. S. Honeybees as pollinators of hybrid cotton. **Environmental Entomology**, v. 1, p. 368-370, 1972.

MONASTEROLO, M.; MUSICANTE, M. L.; VALLADARES, G. R.; SALVO, A. Soybean crops may benefit from forest pollinators. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 202, p. 217-222, 2015.

MONSI, M. Studies on the mechanism of spin motion of soybean var. Hulse. **Journal of Japanese Botany**, v. 12, p. 437-474, 1942.

MORETI, A. C. de C. C.; SILVA, E. C. A. da; ALVES, M. L. T. M. F.; SILVA, R. M. B. da. Observações sobre a polinização entomófila da cultura da soja (*Glycine max* Merrill). **Boletim da Indústria Animal**, v. 55, n. 1, p. 91-94, 1998.

MURNEEK, A. E.; GOMEZ, E. T. **Influence of length of day (photoperiod) on development of the soybean plant, *Glycine max* var. Biloxi**. Missouri Agricultural Experiment Station, 1936. (Research Bulletin, 242).

MURRELL, D. C.; SHUEL, R. W.; TOMES, D. T. Nectar production and floral characteristics in birds-foot trefoil (*Lotus corniculatus* L.). **Canadian Journal of Plant Science**, v. 62, p. 361-371, 1982.

MURRELL, D. C.; TOMES, D. T.; SHUEL, R. W. Inheritance of nectar production in birdsfoot trefoil. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 62, p. 101-105, 1982.

NEILAND, M. R. M.; WILCOCK, C. C. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. **American Journal of Botany**, v. 85, p. 1657-1671, 1998.

NEPI, M.; ADERKAS, P. von; WAGNER, R.; MUGNAINI, S.; COULTER, A.; PACINI, E. Nectar and pollination drops: how different are they? **Annals of Botany**, v. 104, n. 2, p. 205-219, 2009.

NEPI, M.; CIAMPOLINI, F.; PACINI, E. Development and ultrastructure of *Cucurbita* pepo nectaries of male flowers. **Annals of Botany**, v. 78, p. 95-104, 1996.

NEPI, M.; STPICZYNSKA, M. The complexity of nectar: secretion and resorption dynamically regulate nectar features. **Naturwissenschaften**, v. 95, p. 177-184, 2008.

NICOLSON, S. W.; NEPI, M.; PACINI, E. (Ed.). **Nectaries and nectar**. Dordrecht: Springer, 2007. 395 p.

NYE, W. P.; PEDERSEN, M. W. Nectar sugar concentration as a measure of pollination of alfalfa (*Medicago sativa* L.). **Journal of Apicultural Research**, v. 1, p. 24-27, 1962.

O'BRIEN, S. P.; LOVEYS, B. R.; GRANT, W. J. R. Ultrastructure and function of floral nectaries of *Chamelaucium uncinatum* (Myrtaceae). **Annals of Botany**, v. 78, p. 189-196, 1996.

OKUDA, S.; HIGASHIYAMA, T. Pollen tube guidance by attractant molecules: LUREs. **Cell Structure and Function**, v. 35, n. 1, p. 45-52, 2010.

OPLER, P. Nectar production in a tropical ecosystem. In: BENTLEY, B.; ELIAS, T. S. (Ed.). **The biology of nectaries**. New York: Columbia University Press. 1983. p. 30-79.

ORDANO, M.; ORNELAS, J. F. The cost of nectar replenishment in two epiphytic bromeliads. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, p. 541-547, 2005.

ORNELAS, J. F.; LARA, C. Nectar replenishment and pollen receipt interact in their effects on seed production of *Penstemon roseus*. **Oecologia**, v. 160, p. 675-685, 2009.

ORNELAS, J. F.; ORDANO, M.; LARA, C. Nectar removal effects on seed production in *Moussonia deppeana* (Gesneriaceae), a humming-bird-pollinated shrub. **Ecoscience**, v. 14, p. 117-123, 2007.

OVERLAND, L. Endogenous rhythm in opening and odor of flowers of *Cestrum nocturnum*. **American Journal of Botany**, v. 67, p. 378-382, 1960.

OWEN, D. **Palinology – Pollen**. Disponível em: < <http://www.geo.arizona.edu/palynology/polkey.html#keyauthor=Owen>>. Acesso em: 22 fev. 2015

OZAKI, K.; SAITO, M.; NITTA, K. Studies on the seed development and germination of soybean plants at various ripening stages. **Research Bulletin Hokkaido National Agricultural Experimental Station 70**, p. 6-14, 1956.

PACINI, E.; NEPI, M.; VESPRINI, J. L. Nectar biodiversity: a short review. **Plant Systematics and Evolution**, v. 238, p. 7-21, 2003.

PALMER, R. G.; ALBERTSEN, M. C.; HEER, H. Pollen production in soybean with respect to genotype, environment, and stamen position. **Euphytica**, v. 27, p. 427-434, 1978.

PALMER, R.G.; PFEIFFER, T.W.; BUSS, G.R.; KILEN, T.C. Qualitative genetics. In: BOEMA, H. R.; SPECHT, J. E. (Ed.). **Soybeans: improvement, production, and uses**. 3.ed. Madison: American Society of Agronomy, 2004. p. 137-233.

PAMPLIN, R. A. The anatomical development of the ovule and seed in the soybean. **International Dissertation Abstract**, v. 63, p. 5128, 1963.

PARK, S.; THORNBURG, R. W. Biochemistry of nectar proteins. **Journal of Plant Biology**, v. 52, p. 27-34, 2009.

PATE, J. S.; PEOPLES, M. B.; STORER, P. J.; ATKINS, C. A. The extra floral nectaries of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) 11. Nectar composition, origin of nectar solutes, and nectary functioning. **Planta**, v. 166, n. 1, p. 28-38, 1985.

PATEL, J. D. Comparative seed coat anatomy of some Indian edible pulses. **Phyton**, v. 17, p. 287-299, 1976.

PEDERSEN, M. W. Cross-pollination studies involving three purple-flowered alfalfas, one white-flowered line, and two pollinator species. **Crop Science**, v. 7, p. 59-62, 1967.

PEDERSEN, M. W. Seed production in alfalfa as related to nectar production and honeybee visitation. **Botanical Gazette**, v. 115, p. 129-138, 1953.

PEDERSON, M. W.; LEFEVRE, C. W.; WIEBE, H. H. Absorption of C14 labelled sucrose by alfalfa nectaries. **Science**, v. 127, p. 758-759, 1958.

PELLETT, F. C. **American honey plants**. New York: Orange Judd Publ. Co. 1947. 321 p.

PELLETT, F. C. **American honey plants**. 5.ed. Hamilton: Dadant and Sons, 1976. 467 p.

PERCIVAL, M. S. **Floral biology**. Oxford: Pergamon Press. 1975. 243p.

PERCIVAL, M. S. Types of nectar in angiosperms. **New Phytology**, v. 60, p. 235-281, 1961.

PETANIDOU, T.; GOETHALS, V.; SMETS, E. Nectary structure of Labiatae in relation to their secretion and characteristics in a Mediterranean shrub community: does flowering time matter? **Plant Systematics and Evolution**, v. 225, p. 103-118, 2000.

PETANIDOU, T.; LAERE, A. van; ELLIS, W.N.; SMETS, E. What shapes amino acid and sugar composition in Mediterranean floral nectars? **Oikos**, v. 115, p. 155-169, 2006.

PEUMANS, W.J.; SMEETS, K.; VAN NERUM, K.; VAN LEUVEN, F.; VAN DAMME, E. J. Lectin and alliinase are the predominant proteins in nectar from leek (*Allium porrum* L.) flowers. **Planta**, v. 201, n. 3, p. 298-302, 1997.

PIEKLUM, W. E. Developmental morphology of the inflorescence and flower of *Trifolium pratense* L. **Iowa State Journal of Science**, v. 28, p. 477-495, 1954.

PLEASANTS, J. M.; CHAPLIN, S. J. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*: causes and consequences of individual variation. **Oecologia**, v. 59, p. 232-238, 1983.

PLEASANTS, J. M.; HELLMICH, R. L.; DIVELY, G. P.; SEARS, M. K.; STANLEY-HORN, D. E.; MAT-TILA, H. R.; FOSTER, J. E.; CLARK, P.; JONES, G. D. Corn pollen deposition on milkweeds in and near cornfields. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, n. 21, p. 11919-24, 2001.

POTTER, C. F. ; BERTIN, R. I. Amino acids in artificial nectar: feeding preferences of the flesh fly *Sarcophaga bullata*. **American Midland Naturalist**, v. 120, n. 1, p. 156-162, 1988

PRAKASH, N.; CHAN, Y.Y. Embryology of *Glycine max*. **Phytomorphology**, v. 26, p. 302309, 1976.

PRENNER, G. Floral formulae updated for routine inclusion in formal taxonomic descriptions. **Taxon**, v. 59 n. 1, p. 241–250, 2010.

PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. **The natural history of pollination**. Portland, : Timber Press, 1996. 479 p.

PURSEGLOVE, J. W. **Tropical crops: dicotyledons**. Vol 1. London: Longman, 1968. 719 p.

PYKE, G. H. ; WASER, N. M. The production of dilute nectars by hummingbird and honeyeater flowers. **Biotropica**, v. 13, p. 260-270, 1981.

PYKE, G. H. Optimal nectar production in a hummingbird plant. **Theoretical Population Biology**, v. 20, p. 326-343, 1981.

RABINOWITCH, H. D.; FAHN, A.; MEIR, T.; LENSKY, Y. Flower and nectar attributes of pepper (*Capsicum annuum* L.) plants in relation to their attractiveness to honeybees (*Apis mellifera* L.). **Annals of Applied Biology**, v. 123, p. 221–232, 1993.

RADHIKA, V.; KOST, C.; BARTRAM, S.; HEIL, M.; BOLAND, W. Testing the optimal defence hypothesis for two indirect defences: extra floral nectar and volatile organic compounds. **Planta**, v. 228, n.3, 449-457, 2008.

RADHIKA, V.; KOST, C.; BOLAND, W.; HEIL, M. The role of jasmonate signalling in floral nectar secretion. **PLoS ONE**, v. 5, p. e9265, 2010.

RAGUSO, R. A. Why are some floral nectars scented? **Ecology**, v. 85, p. 1486-1494, 2004.

RAY, J. D.; KILEN, T. C.; ABEL, C. A.; PARIS, R. L. Soybean natural cross-pollination rates under field conditions. **Environmental Biosafety Research**, v. 2, p. 133-138, 2003.

RAY, S.; PARK, S. S.; RAY, A. Pollen tube guidance by the female gametophyte. **Development**, v. 124, p. 2489–2498, 1997.

RAZEM, F. A.; DAVIS, A. R. Anatomical and ultrastructural changes of the floral nectary of *Pisum sativum* L. during flower development. **Protoplasma**, v. 206, p. 57-72, 1999.

REMBERT JUNIOR, D. H. Contribution to ovule ontogeny in *Glycine max*. **Phytomorphology**, v. 27, p. 368-370, 1977.

REN, G.; HEALY, R. A.; HORNER, H. T.; JAMES, M. G.; THORNBURG, R. W. Expression of starch metabolic genes in the developing nectaries of ornamental tobacco plants. **Plant Science**, v. 173, p. 621-637, 2007.

REN, G.; HEALY, R. A.; KLYNE, A. M.; HORNER, H. T.; JAMES, M. G.; THORNBURG, R. W. Transient starch metabolism in ornamental tobacco floral nectaries regulates nectar composition and release. **Plant Science**, v. 173, n.3, p. 277-290, 2007.

REYNEMAN, A. J.; COLWELL, R. K.; NAEEM, S.; DOBKIN, D. S.; HALLE, B. Host plant discrimination: experiments with hummingbirds flower mites. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDES, G. W.; BENSON, W. W. (Ed.). **Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. New York: John Wiley and Sons, 1991. p. 455-485.

RIBBANDS, C. R. The scent perception of the honeybee. **Proceedings of the Royal Society of London B- Biological Science**, v. 143, p. 367-379, 1955.

RICHMOND, M. L.; BRANDAO, S. C. C.; GRAY, J. I.; MARKAKIS, P.; STINE, C. M. Analysis of simple sugars and sorbitol in fruit by high- performance liquid chromatography. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 29, p. 4-7, 1981.

RIVERA, G.L. Nectarios y tricomas florales en cuatro especies de Tecomeae (Bignoniaceae). **Darwiniana**, v. 34 p. 19-26, 1996.

RIX, E. M.; RAST, D. Nectar sugars and subgeneric classification in *Fritillaria*. **Biochemical Systematics**, v. 3, p. 207-209, 1975.

ROBACKER, D. C.; AMBROSE, J. T. Effects of partial reinforcement on recruiting behavior In honeybees foraging near the hive. **Journal of Apicultural Research**, v. 20, p. 19-22, 1981.

ROBACKER, D. C.; FLOTTUM, P. K.; ERICKSON, E. H. The role of flower aroma in soybean pollination energetics. In: POLLINATION CONFERENCE, 10., 1982, Carbondale, Illinois. **Proceedings...** 1982.

ROBACKER, D. C.; FLOTTUM, P. K.; SAMMATARO, D.; ERICKSON JUNIOR, E. H. Effects of climatic and edaphic factors on soybean flowers and on the subsequent attractiveness of the plants to honeybees. **Field Crops Research**, v. 6, p. 267-278, 1983.

ROBERTS, R. B. Method for assaying nectar sugars produced by plants and harvested by insects. **Journal of the New York Entomological Society**, v. 85, p. 197, 1977.

ROBINSON, K. The responses of cells to electrical fields: a review. **The Journal of Cell Biology**, v. 101, n. 6, p. 2023–2027, 1985.

RODRIGUEZ-ARCE, A. L.; DIAZ, N. The stability of beta-carotene in mango nectar. **Journal of Agricultural of the University of Puerto Rico**, v. 76, p. 101–102, 1992.

RODRIGUEZ-RIAÑO, T; ORTEGA-OLIVENCIA, A.; DEVESA, J. A.. Types of Androecium in the Fabaceae of SW Europe. **Annals of Botany**, v. 83, p. 109-116, 1999.

RÖSE, U. S. R.; LEWIS, J.; TUMLINSON, J. H. Extra floral nectar from cotton (*Gossypium hirsutum*) as a food source for parasitic wasps. **Functional Ecology**, v. 20, p. 67-74, 2006.

ROSHCHINA, V. V.; ROSCHINA, V. D. **The excretory function of higher plants**. Berlin: Springer, 1993. 314 p.

ROUMET, P.; MAGNIER, I. Estimation of hybrid seed production and efficient pollen flow using insect pollination of male-sterile soybeans in caged plots. **Euphytica**, v.70, p. 61-67, 1993.

RUAN, Y-L; PATRICK, J. W. The cellular pathway of postphloem sugar transport in developing tomato fruit. **Planta**, v. 196, p. 434–44, 1995.

RUHLMANN, J. M.; KRAM, B. W.; CARTER, C. J. Cell Wall Invertase 4 is required for nectar production in *Arabidopsis*. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, n. 2, p. 395–404, 2010.

RUST, R. W.; MASON C. E.; ERICKSON, E. H. Wild bees on soybeans, *Glycine max*. **Environmental Entomology**, v. 9, n. 2, p. 230-232, 1980.

RUSTAMOVA, D. M. Some data on the biology of flowering and embryology of the soybean under conditions prevailing around Tashkent. **Uzbekskii Biologicheskii Zhurnal**, v. 8, n. 6, p. 49-53, 1964.

SADANAGA, K.; GRINDEIAND, L. Natural cross-pollination in diploid and autotetraploid soybeans. **Crop Science**, v. 21, p. 503-506, 1981.

SAGILI, R. R.; PANKIW, T.; ZHU-SALZMAN, K. Effects of soybean trypsin inhibitor on hypopharyngeal gland protein content, total midgut protease activity and survival of the honeybee (*Apis mellifera* L.). **Journal of Insect Physiology**, v. 51, n. 9, p. 953-957, 2005.

SATTLER, R. A dynamic multidimensional approach to floral development. In: LEINS, P., TUCKER, S. C.; ENDRESS, P. K. (Ed.). **Aspects of floral development**. Berlin: J. Cramer/ Borntraeger, 1988. p. 1-6.

SATTLER, R. A new approach to gynoecial morphology. **Phytomorphology**, v. 24, p. 22-34, 1974.

SCHOEN, D. J.; BROWN, A. H. D. Whole- and part-flower self-pollination in *Glycine clandestina* and *G. argyrea* and the evolution of autogamy. **Evolution**, v. 45, p. 1651-1664, 1991.

SCOGIN, R. Nectar constituents in the genus *Fremontia* (Stereuliaceae): sugars, flavonoids, and proteins. **Botanical Gazette**, v. 140, p. 29-31, 1979.

SEARLE, I.; HE, Y.; TURCK, F.; VINCENT, C.; FORNARA, F.; KRÖBER, S.; AMASINO, R. A.; COUPLAND, G. The transcription factor FLC confers a flowering response to vernalization by repressing meristem competence and systemic signaling in Arabidopsis. **Genes & Development**, v. 20, n. 7, p. 898-912, 2006.

SEVERSON, D. W. **Honey bees and soybeans: analyses of floral chemistry relating to foraging preferences**. 1983. 258 f. Thesis (Ph. D.) - University of Wisconsin, Madison.

SEVERSON, D. W.; ERICKSON JUNIOR., E. H. Quantitative and qualitative variation in floral nectar of soybean cultivars in Southeastern Missouri. **Environmental Entomology**, v. 13, n. 4, p. 1091-1096, 1984.

SHEPPARD, W. S.; JAYCOX, E. R.; PARISE, S. G. Selection and management of honey bees for pollination of soybeans. In: INTERNATIONAL POLLINATION SYMPOSIUM, 4., 1979, College Park, MD. **Proceedings...** 1979. p. 123-130.

SHUEL, R. W. The production of nectar. In: GRAHAM, J. M. (Ed.). **The hive and the honeybee**. Hamilton, IL: Dadant and Sons, 1975. p. 265-282.

SILVA, M. T. B.; RUEDELL, J. Ocorrência de percevejos fitófagos da família Pentatomidae em soja (*Glycine max* (L.) Merrill). **Trigo e Soja**, Porto Alegre, n. 65, p.4-6, 1983.

SOUEGES, R. Embryogénie des Papilionacées. Développement de l'embryon chez le *Glycine soja* Sieb et Zucc (*Soya hispida* Moench). **Comptes Rendus de l'Academie des Sciences**, v. 229, p. 1183-1185, 1949.

SOUTHWICK, E. E. Floral nectar. **American Bee Journal**, v. 130, p. 517-519, 1990.

SOUTHWICK, E. E. Photosynthate allocation to floral nectar: a neglected energy investment. **Ecology**, v. 65, p. 1775-1779, 1984.

STELLY, D. M.; PALMER, R. G. Variable development in anthers of partially male sterile soybeans. **Journal of Heredity**, v. 73, p. 101-108, 1982.

STEPHENSON, A. G. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 12, p. 253-279, 1981.

STILES, F. G.; FREEMAN, C. E. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. **Biotropica**, v. 25, p. 191-205, 1993.

STPICZYNSKA, M. The structure of floral nectaries of some species of *Vicia* L. (Papilionoideae). **Acta Societatis Botanicorum Poloniae**, v. 64, n.4, p. 327-334, 1995.

STROMBERG, M. R.; JOHNSEN, P. B. Hummingbird sweetness preferences: taste or viscosity? **Condor**, v. 92, p. 606-612, 1990.

SUETSUGU, L.; ANAGUCHI, L.; SAITO, K.; KUMANO, S. Developmental processes of the root and top organs in the soybean varieties. **Bulletin of the Hokuriku Agricultural Experiment Station**, v. 3, p. 89-96, 1962.

SUTHERLAND, S. D.; VICKERY, R. K. On the relative importance of floral color, shape and nectar rewards in attracting pollinators to *Mimulus*. **Great Basin Naturalist**, v. 53, p. 107-117, 1993.

TAKAHASHI, R.; MATSUMURA, H.; OYOO, M.E.; KHAN, N.A. Genetic and linkage analysis of purple-blue flower in soybean. **Journal of Heredity**, v. 99, n.6, p. 593-597, 2008.

TAKAO, A. Histochemical studies on the formation of some leguminous seeds. **Journal of Japanese Botany**, v. 18, p. 55-72, 1962.

TEPEDINO, V. J.; PARKER, F. D. Interspecific differences in the relative importance of pollen and nectar to bee species foraging on sunflowers. **Environmental Entomology**, v. 11, p. 246-250, 1982.

TEUBER, L. R.; ALBERTSEN, M. C.; BARNES, D. K.; HEICHEL, G. H. Structure of floral nectaries of alfalfa (*Medicago sativa* L.) in relation to nectar production. **American Journal of Botany**, v. 67, n.4, p. 433-439, 1980.

TEUBER, L. R.; BARNES, D. K. Environmental and genetic influences on alfalfa nectar. **Crop Science**, v. 19, p. 874-878, 1979.

THORNBURG, R. W. Molecular biology of the *Nicotiana* floral nectary. In: NICOLSON, S. W.; NEPI, M.; PACINI, E. (Ed.) **Nectaries and nectar**. Dordrecht: Springer, 2007. p. 265-287.

THORNBURG, R. W.; CARTER, C.; POWELL, A.; MITTLER, R.; RIZHSKY, L.; HORNER, H. T. A major function of the tobacco floral nectary is defense against microbial attack. **Plant Systematics Evolution**, v. 238, n. 1, p. 211-218, 2003.

THORNE, J. H. Morphology and ultrastructure of maternal seed tissues of soybean in relation to the import of photosynthate. **Plant Physiology**, v. 67, p. 1016-1025, 1981.

TILMAN, D. Cherries, ants and tent caterpillars: timing of nectar production in relation to susceptibility of caterpillars to ant predation. **Ecology**, v. 59, p. 686-692, 1978.

TILTON, V. R.; PALMER, R. G.; WILCOX, L. W. The female reproductive system in soybeans, *Glycine max* (L.) Merr. (Leguminosae). In: INTERNATIONAL CYTOEMBRYOLOGICAL SYMPOSIUM, 7.; 1984, Bratislava. **Proceedings...** 1984a. p. 33-36

TILTON, V. R.; WILCOX, L. W.; PALMER, R. G. Post-fertilization Wandlabrinthe formation and function in the central cell of soybean, *Glycine max* (L.) Merr. (Leguminosae). **Botanical Gazette**, v. 145, p. 334-339, 1984c.

TILTON, V. R.; WILCOX, L.W.; PALMER R. G.; ALBERTSEN, M. C. Stigma, style, and obturator of soybean, *Glycine max* (L.) Merr. (Leguminosae) and their function in the reproductive process. **American Journal of Botany**, v. 71, p. 676-686, 1984b.

TODA, H.; YAMAGUCHI, K.; SHIBAMOTO, T. Isolation and identification of banana-like aroma from banana shrub (*Michellia figo* Spreng). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 30, p. 81-84, 1982.

TURCK, F.; FORNARA, F.; COUPLAND, G.; Regulation and Identity of Florigen: Flowering Locus T Moves Center Stage. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59 p. 573-594, 2008.

TWELL, D. **Polen is...** Disponível em: < <http://www2.le.ac.uk/departments/biology/people/twell/lab/pollenis>>. Acesso em: 26 fev. 2015.

VAN DER LINDEN J. O. Soybean *Glycine max* honey production in Iowa USA. **American Bee Journal**, v. 121, p. 723-725, 1981.

VAN SCHAİK, P. H.; PROBST, A. H. Effects of some environmental factors on flower productive efficiency in soybeans. **Agronomy Journal**, v. 50, p. 192-197, 1958.

VANSELL, C. H. Relation between nectar concentration in fruit blossoms and the visits of honeybees. **Journal of Economic Entomology**, v. 28, p. 943-945, 1934.

VASSILYEV, A. E. On the mechanisms of nectar secretion: revisited. **Annals of Botany**, v.105, n.3, p. 349-354, 2010.

VELISEK, J.; KUBEIKA, V.; PUDII, F.; SVOBODOVA, Z.; DAVIDEK, J. Volatile constituents of elder (*Sambucus nigra* L.) I. Flowers and Leaves. **Lebensmittel-wissenschaft & Technologie**, v. 14, p. 309-312, 1981.

VILA, V. P. V. **Efeito das abelhas africanizadas, *Apis mellifera* L., na hibridação e na produtividade da soja, *Glycine max* (L.) Merrill**. 1988. 58 f. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

VILA, V. P. V.; MARTINHO, M. R.; SEDIYAMA, T.; FREIRE, J. A. H. Effect of africanized bees, *Apis mellifera* L. in the hybridization and productivity of soybeans *Glycine max* (L.)Merrill. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF APICULTURAL APIMONDIA, 32., 1992, Bucarest. **Proceedings...** Apimondia Publishing House, 1992. p. 414-415

VILLAS BÔAS, G. L., GAZZONI, D. L.; OLIVEIRA, M. C. N. de; COSTA, N. P.; ROESSING, A. C.; HENNING, A. A. **Efeito de diferentes populações de percevejos sobre o rendimento e seus componentes, características agrônômicas e qualidade de semente de soja**. Londrina: EMBRAPA-CNPSo, 1990. 43p. (EMBRAPA-CNPSo. Boletim de Pesquisa, 1).

VOGEL, S. Flowers offering fatty oil instead of nectar. In: INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS, 11., Seattle, 1969. **Abstracts...** p.229.

VON CZAMOWSKI, C. Untersuchungen zur Frage der Nektarabsonderung. **Arch. Geflügelzucht Kleintierk**, v. 1, p. 23-44, 1952.

VON FRISCH, K. The dance language and orientation of bees. Cambridge: Harvard University Press, 1967. p. 592.

WADDINGTON, K. D.; HOLDEN, L. R. Optimal foraging on flower selection by bees. **American Naturalist**, v. 114, p. 179-196, 1979.

WADDLE, R.; LERSTEN, N. R. Morphology of discoid floral nectaries in Leguminosae, especially tribe Phaseoleae (Papilionoideae). **Phytomorphology**, v. 23, p. 152-161, 1973.

WAGNER, R.E.; MUGNAINI, S.; SNIEZKO, R.; HARDIE, D.; POULIS, B.; NEPI, M.; PACINI, E.; ADERKAS, P. von. Proteomic evaluation of gymnosperm pollination drop proteins indicates highly conserved and complex biological functions. **Sexual Plant Reproduction**, v. 20, n. 4, p. 181-189, 2007.

WALLER, G. D. Evaluating responses of honeybees to sugar solutions using an artificial-flower feeder. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 65, p. 857-862, 1972.

WALLER, G. D.; CARPENTER, E. W.; ZIEHL, O. A. Potassium in onion nectar and its probable effect on attractiveness of onion flowers to honeybees. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 97, p. 535-539, 1972.

WALLER, G. D.; LOPER, G. M.; BERDEL, R. L. A bioassay for determining honeybee responses to flower volatiles. **Environmental Entomology**, v. 2, p. 255-259, 1973.

WALLER, G. D.; LOPER, G. M.; BERDEL, R. L. Olfactory discrimination by honeybees of terpenes identified from volatiles of alfalfa flowers. **Journal of Apicultural Research**, 13, p. 191-197, 1974.

WANG, E.; WANG, J.; ZHU, X.; HAO, W.; WANG, L.; QUN, L.; ZANG, L.; WEI, H.; LU, B.; LIN, H.; MA, H.; ZHANG, G.; HE, Z. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication. **Nature Genetics**, v. 40, p. 1370-74, 2008.

WEAVER, N. Foraging behavior of honeybees on white clover. **Insectes Sociaux**, v. 12, p. 231-240, 1965.

WEBER C. R.; HANSON, W. D. Natural hybridization with and without ionizing radiation in soybeans. **Crop Science**, v. 1, p. 389-392, 1961.

WEBER, H.; BORISJUK, L.; WOBUS, U. Controlling seed development and seed size in *Vicia faba*: a role for seed coat-associated invertases and carbohydrate state. **The Plant Journal**, v. 10, p. 823-34, 1996.

WEBSTER, B. D.; LEOPOLD, A. C. The ultrastructure of dry and imbibed cotyledons of soybean. **American Journal of Botany**, v. 64, p. 1286-1293, 1977.

WEBSTER, B. D.; ROSS, R. M.; EVANS, T. Nectar and the nectary of *Phaseolus vulgaris* L. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 107, p. 497-503, 1982.

WENZLER, M.; HÖLSCHER, D.; OERTHER, T.; SCHEIDER, B. Nectar formation and floral nectary anatomy of *Anigozanthos flavidus*: a combined magnetic resonance imaging and spectroscopy study. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, p. 3425-3434, 2008.

WEISS, M. Vision and learning in some neglected pollinators. In: CHITTKA, L.; THOMSON, J. D. (Ed.). **Cognitive ecology of pollination, animal behavior and floral evolution**. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. p. 171-190.

WELLS, P. H. ; A. M. WENNER. Do honeybees have a language? **Nature**, v. 241, p. 171-175. 1973.

WENNER, A. M. Honeybees: do they use the distance information contained in their dance maneuver? **Science**, v. 155, p. 847-849, 1967.

WENZLER, M.; HÖLCHER, D.; OERTHER, T.; SCHNEIDER, B. Nectar formation and floral nectary anatomy of *Anigozanthos flavidus*: a combined magnetic resonance imaging and spectroscopy study. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 12, p.3425-3434, 2008.

WHITEHEAD, A. T.; LARSEN, J. R. Electrophysiological responses of galeal contact chemoreceptors of *Apis mellifera* to selected sugars and electrolytes. **Journal of Insect Physiology**, v. 22, p. 1609-1616, 1976.

WIEBOLD, W. J.; ASHLEY, D. A.; BOERMA, H. R. Reproductive abscission levels and patterns for eleven determinate soybean cultivars. **Agronomy Journal**, v. 73, p. 43-46, 1981.

WILLIAMS, L. F. Structure and genetic characteristics of the soybean. In: MARKLEY, K. S. (Ed.). **Soybeans and soybean products**. New York: Interscience Publishers, 1950. p. 111-134.

WIST, T. J.; DAVIS, A. R. Floral nectar production and nectary anatomy and ultrastructure of *Echinacea purpurea* (Asteraceae). **Annals of Botany**, v. 97, n. 2, p. 177-193, 2006.

WOLF, W. J.; BAKER, F. L.; BERNARD, R. L. Soybean seed coat structural features: pits, deposits and cracks. **Scanning Electron Microscopy**, v. 3, p. 531-544, 1981.

WOODHOUSE, E. J.; TAYLOR, C. S. The varieties of soybeans found in Bengol, Bikar, and Orissa and their commercial possibilities. **India Department of Agriculture Memories of Botanical Series**, v. 5, p. 103-175, 1913.

WOODROW, A. W. Some factors affecting selection of sucrose solutions by foraging honeybees. **American Bee Journal**, v. 108, p. 313-315, 1968.

WOODWORTH, C. M. Inheritance of growth habit, pod color and flower color in soybeans. **Agronomy Journal**, v. 15, n. 12, p. 481-495, 1923.

WOODWORTH, C. M. The extent of natural cross-pollination in soybeans **Journal of the American Society of Agronomy**, v. 14, p. 278-283, 1922.

WYKES, G. R. The preferences of honeybees for solutions of various sugars which occur in nectar. **Journal of Experimental Biology**, v. 29, p. 511-518, 1952.

YAMAGUCHI, K.; SHIBAMOTO, T. Volatile constituents of *Castanopsis* flower. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, 27, p. 847-850, 1979.

YAN, F.; DI, S.; RODAS, F. R.; TORRICO, T. R.; MURALI, Y.; IWASHINA, T.; ANAI, T.; TAKAHASHI, R. Allelic variation of soybean flower color gene W4 encoding dihydroflavonol 4-reductase 2. **Plant Biology**, v. 14, n. 58 p. 1-12. 2014.

YOSHIMURA, Y. Wind tunnel and field assessment of pollen dispersal in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. **Journal of Plant Research**, v. 124, p. 109-114, 2011.

YOUNG, H. J. Differential importance of beetle species pollinating *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). **Ecology**, v. 69, p. 832-844, 1988.

ZER, H.; FAHN, A. Floral nectaries of *Rosmarinus officinalis* L.: structure, ultrastructure and nectar secretion. **Annals of Botany**, v. 70, p. 391-397, 1992.

ZHANG, F.; SMITH, D. L. Soybean (*Glycine max* (L.) Merr. ) physiology and symbiotic dinitrogen fixation. In: SMITH, D. L. (Ed.). **Crop yield, physiology and processes**. Berlin: Springer, 1999. p. 375-379.

ZIEGLER, H.; LÜTTGE, U. E. Über die Resorption von C14 Glutaminsäure durch sezernierende Nektarien. **Naturwissenschaften**, v. 46, p. 176-177, 1959.

ZIMMERMANN, M. Paperchromatographische Untersuchungen über die pflanzliche Zuckersekretion. **Ber. Schweiz. Bot. Ges.**, v. 63, 402- 429, 1953.

ZLTKIS, A.; LICHTENSTEIN, H. A.; TISHBEE, A. Concentration and analysis of trace volatile organics in gases and biological fluids with a new solid adsorbent. **Chromatographia**, v. 6, p. 67-70, 1973.



# GLOSSÁRIO

**Abaxial:** Virada para fora a partir do eixo de um órgão ou organismo; a superfície abaxial de uma folha é a parte inferior ou o lado virado para fora, a partir da haste.

**Abscisão:** Aborto de flores ou vagens

**Adaxial:** Denota a superfície superior, oposto a abaxial.

**Androceu:** Aparelho reprodutor masculino. O filamento e a antera são as duas partes do androceu.

**Antera:** O órgão da planta que produz o gameta masculino.

**Antese:** O período durante o qual uma flor está completamente aberta e funcional.

**Apoptose:** Processo de morte programada de uma célula.

**Arquespórica:** A célula (ou grupo de células) primitiva, que origina as células a partir das quais são derivados os esporos.

**Bainha estaminal:** Revestimento de proteção dos estames.

**Bractéolas:** Pequenas brácteas localizadas no pedúnculo, acima da bráctea e abaixo do cálice.

**Calazal:** A região de um óvulo oposta ao micrópilo, onde os tegumentos e os nucelos são unidos.

**Campilótropo:** Óvulo orientado transversalmente, isto é, com o seu eixo em ângulo reto com a sua haste, e com um saco embrionário curvo.

**Casmogamia:** Quando a polinização ocorre em flores após estarem abertas

**Cleistogamia:** Quando uma flor é autopolinizada antes de sua abertura, e pode abrir ou não após a polinização.

**Crassinucelados:** Óvulo com uma ou mais camadas de células fora do saco embrionário, distintas daquelas da epiderme do óvulo.

**Dioica:** Espécie vegetal na qual os órgãos reprodutivos masculinos e femininos, especialmente flores, estão presentes em diferentes indivíduos.

**Discoide:** Em forma de disco.

**Entomófila(o):** Relativo a insetos

**Esporângios:** Compartimento em que os esporos são formados. Ele pode ser composto por uma única célula ou pode ser multicelular. Todas as plantas, fungos e outros organismos formam esporângios em algum momento de seu ciclo de vida. Esporângios podem produzir esporos por mitose, mas em quase todas as plantas terrestres, eles são o local de meiose e produzem esporos haploides, geneticamente distintos.

**Esporogênio:** Uma célula de forma alongada, em espiral espessada, hidrófila, a qual é derivada de tecidos esporogênicos, cuja função é auxiliar na dispersão de esporos.

**Esporopolenina:** Um dos principais componentes das paredes de esporos (exina) de plantas e de grãos de pólen

**Estame:** O órgão reprodutivo masculino das plantas

**Estames diadelfos:** Tendo os filamentos de uma flor unidos em dois grupos.

**Estigma capitado:** Um estigma ampliado na ponta, reunido em uma massa no ápice, como estigma composto.

**Estilo:** Parte alongada de um carpelo, ou grupo de carpelos fundidos, entre o ovário e o estigma.

**Estioladas:** Uma planta em desenvolvimento com déficit ou ausência de clorofila, por impedimento de sua exposição à luz solar.

**Filamento:** O talo do estame em uma flor, que suporta a antera, e que consiste, principalmente, de tecido condutor.

**Hipocótilo:** Parte do eixo de um embrião de planta ou planta jovem, entre o ponto de inserção do cotilédone e o topo da radícula. Em algumas mudas estioladas, o hipocótilo é muito prolongado.

**Lóculo:** Qualquer uma das câmaras de um ovário ou anteras.

**Megasporócito:** A célula-mãe diploide em um óvulo, que forma megásporos haploides por divisão meiótica.

**Megásporos:** Em angiospermas, uma das quatro células haploides formadas a partir de um megasporócito, durante a meiose. Três dos quatro megásporos degeneram, e o restante gera o gametófito feminino, que produz os óvulos.

**Microfilo:** Um poro na membrana do ovo de um oócito, o que permite que o esperma penetre e fertilize o óvulo.

**Microsporângio:** O desenvolvimento de esporos masculinos inicia com o microsporângio e a célula mãe (micrósporo) incorporada. A célula diploide, localizada em um saco de pólen, na antera, sofre meiose e produz quatro micrósporos (haploides). Cada micrósporo sofre mitose para produzir microgametófitos (grãos de pólen), cada um com duas células.

**Monoica:** Tendo os estames e pistilos em flores separadas, porém na mesma planta.

**Nectário:** Glândula que segrega néctar. Os nectários geralmente estão localizados na base interna de flores polinizadas por insetos, onde servem como um atrante para estes polinizadores.

**Nucelo:** Massa de tecido do óvulo de uma planta que contém o saco embrionário. Após a fertilização, pode ser absorvido pelo embrião em desenvolvimento ou persistir para formar um perisperma.

**Perianto:** Parte da flor composta pelo cálice e corola.

**Periclinal:** Paralela à superfície de um órgão. Na divisão celular periclinal o plano de divisão é paralelo à superfície do corpo da planta.

**Pistilo:** O órgão reprodutivo feminino das plantas.

**Plasmodesmas:** Interligação entre membranas de células vizinhas que criam pontes citoplasmáticas. Ocorrem somente em células vegetais. Os microtúbulos membranosos atravessam as paredes celulares por poros. São a única via de traslado de substâncias e estímulos (alimentação da célula), conformando conexões citoplasmáticas que atravessam a parede celular entre células contíguas. Ao se unirem por meio de plasmodesmas, os protoplastos das células vivas constituem um simplasto único.

**Plúmula:** A parte terminal de um embrião da planta acima dos cotilédones, que consiste no epicótilo e muitas vezes de folhas imaturas.

**Primórdio:** Derivado do latim *primordium*: o primeiro, o começo.

**Prófilis:** Uma estrutura semelhante a uma folha da planta (como um bractéola), ou que consiste de uma folha modificada ou rudimentar (como um primórdio foliar).

**Protoderme:** Um tecido vegetal formada pelo meristema apical de brotos e raízes que, posteriormente, dá origem à epiderme.

**Quilha:** As duas pétalas de fundo, abaixo das asas, em flores da subfamília Faboideae (família Fabaceae); por vezes as quilhas juntam-se para formar uma estrutura, cuja forma se assemelha à quilha de um barco.

**Ribossomo:** Um complexo sistema encontrado em todas as células vivas, que serve como sítio para a síntese de proteínas (translação). Os ribossomos juntam aminoácidos na ordem especificada pelo RNA mensageiro (mRNA), para produzir proteínas específicas.

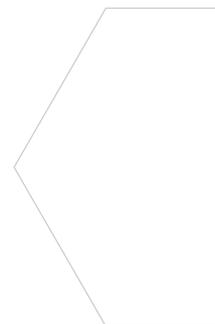
**Sinérgides:** Duas pequenas células localizadas perto do ovo, no saco embrionário maduro de uma planta com flor.

**Suspensor:** A cadeia de células que ancora um embrião de planta no tecido circundante do gametófito. Em plantas com flores, o suspensor liga o embrião no saco embrionário, estendendo-se para empurrar o embrião para o endosperma.

**Tonoplasto:** Membrana citoplasmática que circunda o vacúolo, separando o seu conteúdo interno do citoplasma da célula.

**Tubo estaminal:** Filamentos dos estames unidos em forma de tubo.

**Túnica:** A camada de células exterior do meristema de um broto, que produz as células da epiderme logo abaixo dela.



**Unicarpelar:** Ter um único carpelo (= pistilo), que é a parte feminina da flor, consistindo em estigma, estilo e ovário.

**Zigoto:** Resultado da fusão do esperma com o óvulo (células reprodutivas haploides, ou gametas). O zigoto é uma célula diploide que irá iniciar a divisão celular para se tornar uma semente.



Apoio



**A.B.E.L.H.A.**  
Associação Brasileira de Estudos das Abelhas

A Associação Brasileira para o Estudo das Abelhas (A.B.E.L.H.A.) é uma organização da sociedade civil, sem fins lucrativos, sem conotação política ou ideológica, estabelecida em 2014. Sua missão é coletar, produzir e disseminar informação cientificamente fundamentada, lastreada em uma rede de colaboradores, com foco na conservação das abelhas e de outros polinizadores no Brasil, promovendo seu papel na biodiversidade e na coexistência harmoniosa e sustentável com diferentes sistemas de cultivos agrícolas.

Em adição à consolidação de uma plataforma de conhecimento em abelhas e outros polinizadores, e em constituir-se em uma fonte de consulta e um agente de conscientização da sociedade, a associação também objetiva trabalhar em parceria com diferentes segmentos vinculados ao tema, como produtores, governos, instituições de regulação e supervisão e pesquisadores, para sugerir e encorajar práticas para uso e conservação de polinizadores.

[www.abelha.org.br](http://www.abelha.org.br)