



SOJA Y ABEJAS

Decio Luiz Gazzoni

Embrapa

Empresa Brasileira de Investigación Agropecuaria
Embrapa Soja
Ministerio de Agricultura, Ganadería y Abastecimiento



SOJA Y ABEJAS

Decio Luiz Gazzoni

Embrapa
Brasília, DF
2019

Se puede adquirir copias de esta publicación en:

Embrapa Soja

Rod. Carlos João Strass, s/n, Acesso Orlando Amaral, Distrito de Warta
Caixa Postal 231, Londrina, PR, Brasil
CEP 86001-970
Teléfono: +55 (43) 3371-6000
www.embrapa.br
www.embrapa.br/fale-conosco/sac/

Unidad responsable por el contenido

Embrapa Soja

Comité local de publicaciones

Presidente: *Ricardo Vilela Abdelnoor*

Secretaria Ejecutiva: *Regina Maria Villas Bôas de Campos Leite*

Miembros: *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 and Vera de Toledo Benassi*

Supervisión Editorial: *Vanessa Fuzinato Dall'Agnol*

Standardización bibliográfica: *Ademir Benedito Alves de Lima*

Diseño gráfico y diagramación: *Vanessa Fuzinato Dall'Agnol*

Fotografías de portada: *Decio Luiz Gazzoni*

Revisión de la edición en español: *Jaime Rodriguez (Museo Nacional de Historia Natural de Bolivia. La Paz, Bolivia)*

1ª edición

PDF digitalizado (2019).

Todos los derechos reservados

Copias no autorizadas de esta publicación, en parte o en el todo,
constituye violación de los derechos autorales (Ley 9.610/98).

Datos internacionales de catalogación en la publicación (CIP)

Embrapa Soja

Gazzoni, Decio Luiz.

Soja y abejas / Decio Luiz Gazzoni. – Brasília, DF : Embrapa, 2019.

PDF (150 p.) : il. color.

Publicado anteriormente como: Soybean and bees.

Publicado anteriormente como: Soja e abelhas.

ISBN 978-85-7035-889-9

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

CDD 633.34

AUTOR

Decio Luiz Gazzoni

Ingeniero agrónomo, M.Sc. en Entomología
Investigador de Embrapa Soja
Londrina, PR, Brasil

Foto: Paulo Robson de Souza



Este libro está dedicado a mi amigo de muchos años, el Ingeniero **Dr. Arnildo Pott**, ex investigador de Embrapa, actualmente profesor de Botánica de la Universidad Federal de Mato Grosso do Sul. Es un erudito botánico reconocido en todo el mundo, cuya sabiduría, conocimiento, contribución científica, dedicación, actitud y esfuerzo siempre admiré.



PRESENTACIÓN

Brasil, en línea con los esfuerzos internacionales, ha realizado varios estudios y actividades dirigidas a la conservación y el uso sostenible de los polinizadores. La pérdida del hábitat primario de estos agentes, en gran parte debido a la supresión de la vegetación nativa para múltiples usos, es una de las mayores amenazas para la polinización como un servicio ecosistémico. Las acciones para revertir este problema están en curso. Por ejemplo, en términos de políticas públicas, la Ley Forestal de Brasil presenta elevado potencial para promover el servicio de polinización del medio ambiente, al propiciar refugio y alimento para los polinizadores. La EMBRAPA está comprometida con el estudio y cuantificación de esta contribución.

En EMBRAPA, la mayor atención prestada a esta cuestión pone de relieve la necesidad de ampliar el uso de tecnologías, procesos y estructuras para garantizar que los servicios de polinización sean favorecidos. Los estudios se están desarrollando para el monitoreo continuo, y para la caracterización de los polinizadores y su contribución a los sistemas de producción agrícola que se practican en el país. Se requiere una atención especial para vigilar y estudiar las consecuencias de la deforestación y el uso inadecuado de pesticidas en la agricultura, así como otros procesos que pueden significar una desventaja para el servicio ambiental de la polinización.

Además, en EMBRAPA se cree que la polinización es de gran valor para la agricultura y el medio ambiente. El equilibrio de los ecosistemas depende de la fertilidad del suelo, la no contaminación del agua y del aire, la descomposición de los residuos y el reciclaje, así como la desaceleración en el ritmo de los fenómenos climáticos extremos y los desastres naturales. Por lo tanto todos los esfuerzos para comprender y garantizar la integridad de los servicios de los ecosistemas, son un beneficio importante para la existencia humana en el planeta.

La agricultura a pequeña escala, que se desarrolló en espacios pequeños o en los sistemas de producción orgánica, puede llevarse a cabo sin el uso de pesticidas en ciertas circunstancias. Por otro lado, los plaguicidas son una importante contribución a la agricultura a gran escala, debido a razones operativas y económicas, aunque su aplicación debe seguir las recomendaciones de las buenas prácticas agrícolas. Por lo tanto, los sistemas de producción deben ser mejorados para fomentar la acción de los enemigos naturales y de los polinizadores.

En consecuencia, la gestión de las áreas agrícolas debe basarse en las prácticas que favorecen la presencia y permanencia de los insectos benéficos en los cultivos, con un énfasis en las poblaciones de polinizadores. La adopción de buenas prácticas agrícolas, tales como el manejo integrado de plagas (MIP), se traduce en menores costos de producción y un menor riesgo de perturbación de los ecosistemas. Además, es importante mencionar que la EMBRAPA mantiene históricamente directrices para apoyar el desarrollo continuo y el uso de programas de manejo de plagas, con el fin de minimizar los daños de las plagas a los cultivos, lo que reduce los costos de producción y el impacto negativo al medio ambiente. En este sentido, la EMBRAPA siempre ha mantenido una política clara de la preocupación ambiental en tecnologías desarrolladas por sus científicos.

Este libro acerca de soja y abejas es una revisión de la literatura que involucra el proceso de polinización en soja, cuyo reciente aumento de la productividad, basada en la innovación tecnológica, depende de una gestión eficiente del cultivo. La soja es el cultivo más importante del Brasil, ocupando grandes áreas, por lo tanto con un consumo significativo de plaguicidas, condiciones que pueden afectar negativamente al servicio ecosistémico de polinización, lo que puede también afectar otros cultivos adyacentes en el paisaje agrícola. Un aspecto que también debe tenerse en cuenta es que, si bien la soja es una planta cleistogámica, con una tasa de polinización cruzada baja, algunos estudios apuntan a los beneficios cuando las abejas visitan las flores en forma consistente, un aspecto que definitivamente debe ser aclarado.

El autor apunta, con razón, la necesidad de ampliar el campo de la diversidad y la abundancia estacional de la polinización de las abejas en relación a las diferencias morfológicas entre los cultivares de soja, que es crucial para establecer una estrategia de mitigación de los efectos negativos de las acciones de control de plagas en el servicio de polinización.

En mi opinión, el esfuerzo representado por este libro se justifica por la importancia económica y ambiental de la producción de soja, un cultivo que ha crecido significativamente en los últimos tres decenios, y es responsable de casi el 50% de la superficie de granos en Brasil. Se cultiva principalmente en el Medio Oeste y el Sur, conformando un complejo que consta de granos, harina y aceite, y se erige como el principal producto de la agenda de las exportaciones brasileñas, con aproximadamente el 15% del total exportado por el país.

El esfuerzo realizado por el Dr. Decio Luiz Gazzoni en la organización de este libro es ampliamente bienvenido. Con información detallada, presentada de manera objetiva, didáctica e ilustrada, esta publicación ofrece a los productores, técnicos, estudiantes, oficiales públicos y

otros ciudadanos interesados, datos y cifras para las reflexiones necesarias para la expansión del conocimiento de las interacciones entre la polinización por las abejas y el cultivo de soja. En la obtención de la armonización de las formas, los medios y el tiempo necesarios para el servicio de polinización, también se puede programar la aplicación de plaguicidas, a fin de no perjudicar a los polinizadores, así como para mitigar el daño presente o potencial para el equilibrio de los ecosistemas - un valor permanente de la EMBRAPA.

Sebastião Barbosa

Presidente de Embrapa



PREFACIO

La planta de soja (*Glycine max* (L.) Merrill) es hospedera de varios insectos plagas a lo largo de su ciclo, desde la germinación hasta la madurez. Excepto para el intervalo entre la germinación y la emergencia de la primera hoja trifoliada, el rendimiento de soja y la calidad de las semillas son mucho más afectadas durante la fase reproductiva del ciclo, durante el cual posee vainas en la planta, en comparación con el período de crecimiento vegetativo y la floración.

Las plagas de fase vegetativa de soja son defoliadoras (principalmente lepidópteros y coleópteros), mientras que aquellas que se alimentan de las vainas (chinchas o barrenadores) son más importantes a partir del inicio de la formación de las vainas hasta la maduración fisiológica de las semillas. En los cultivares de ciclo determinado - cesan su crecimiento vegetativo en el inicio de la floración - las vainas están presentes en la planta sólo después del final de la floración. Por lo tanto, durante la floración, las plagas que causan la defoliación se consideran las que tienen mayor potencial de daño en soja, al igual que en la fase vegetativa.

Por otro lado, para las variedades indeterminadas - en las cuales el crecimiento vegetativo no se interrumpe en el inicio de la floración - ocurre una superposición de aproximadamente 15-20 días, cuando hay flores en las plantas al mismo tiempo que están también presentes vainas en diferentes etapas de desarrollo. En esta condición, las plagas que se alimentan de las vainas, especialmente las chinchas, pueden instalarse en grandes poblaciones, más allá del nivel de acción, lo que requiere medidas de control de plagas. En este momento, se debe tener cuidado de evitar o reducir al mínimo el impacto sobre los polinizadores.

La planta de soja es del tipo hermafrodita, produciendo flores perfectas con los sistemas reproductivos masculino y femenino presentes, simultáneamente, en la misma flor. Las anteras producen polen en cuanto los óvulos se desarrollan en el ovario de la misma flor. Cuando un grano de polen maduro alcanza un estigma receptivo, el grano germina dentro de un tubo formado en el estilo, de manera que el núcleo de la célula de polen, con toda la información genética, se mueve a través del tubo, hasta llegar al ovario y combinarse con el óvulo para formar el cigoto. El ovario protege y nutre el cigoto y permite el desarrollo de los embriones, endospermo y el envoltorio de las semillas. En la base de la flor hay un nectario, que produce el néctar, una mezcla de sustancias químicas altamente nutritiva, que atrae a los polinizadores.

La soja es referenciada como una especie autógena, autofecundante y cleistogámica. Para la mayoría de las flores de soja, cuando se produce su apertura, ya ocurrió la autofecundación. Además, después de la apertura, el estigma está completamente cubierto por las anteras de

los estambres, lo que hace que sea muy difícil para el polen exógeno lograr alcanzarlo. Por lo tanto, se menciona en la literatura que la polinización cruzada ocurre a tasas bajas, en general cerca de 2%. La polinización cruzada en el cultivo de soja está mediada por polinizadores, generalmente insectos, especialmente las abejas, siendo la polinización por el viento insignificante. Para efectuar la polinización cruzada, las abejas son atraídas a las flores de soja, donde recogen el néctar como la fuente principal de energía (carbohidratos) y polen como la principal fuente de proteína.

La abscisión de la flor de soja es muy alto, superior al 80% y el número de vainas cosechadas corresponde efectivamente al 10-20% del número de flores abiertas. De acuerdo con la literatura revisada, las flores que caen de la planta contienen proembriones fertilizados que habían pasado por dos o tres divisiones celulares. De acuerdo con los conocimientos disponibles en la literatura, no hay ninguna interferencia de los insectos plagas o de falta de polinización, que se pueda atribuir a la abscisión de flores de soja, lo cual aparenta ser un fenómeno natural.

La fertilización de las flores de soja por lo general se produce un día antes o en el mismo día de la apertura de la flor, lo que reduce teóricamente la dependencia de la polinización por insectos. La polinización cruzada en la soja, aunque a tasas más bajas, está mediada por los insectos polinizadores. Por lo general, las abejas visitan las flores entre las 9h y 15h, pero el forrajeo es más intenso entre las 9h y 12h, dependiendo de la región, la temperatura y la humedad relativa.

A pesar de la baja tasa de fecundación cruzada, algunos autores afirman que la polinización asistida por las abejas aumenta la productividad de la soja, debido principalmente al mayor número de vainas y semillas por vaina. Los estudios realizados en los EE.UU. y Brasil concluyeron que cuando la soja se cultiva en jaulas con colonias de abejas en su interior, los rendimientos pueden aumentar un 10-50% en comparación con parcelas de soja en jaulas sin la presencia de abejas. Cuando se produjo un aumento de la productividad de la soja en presencia de abejas, el número de vainas llenas y el número de semillas por vaina era más grande que cuando la soja fue cultivada en ausencia de las abejas.

Sin embargo, también hay referencias en la literatura para indicar rendimientos similares comparando el cultivo de soja en la presencia o ausencia de abejas. La literatura menciona un predominio de la abeja doméstica, *Apis mellifera*, alimentándose en campos de soja, pero también se encontraron varias especies de abejas nativas. Existe una clara necesidad de establecer al detalle la diversidad y abundancia estacional de las abejas que forrajean en la soja, para apoyar la estrategia de mitigación de los efectos negativos de las acciones de control de plagas sobre los servicios ecosistémicos de polinización.

La flor de soja permanece abierta sólo 1- 2 días. El período de floración dura alrededor de 15 días para la soja en los cultivares de ciclo determinado y 25 días para un ciclo indeterminado. En el caso de cultivares determinados, las vainas sólo se desarrollan cuando se termina el período de floración. Por otro lado, en cultivares indeterminados, parte del período de floración coincide con la formación y el desarrollo de las vainas, que pueden coincidir parcialmente con la etapa de llenado de grano. En la actualidad, los cultivares indeterminados dominan la superficie sembrada en los países que son grandes productores de soja, sea en Norte América o en América Latina.

La diferencia del hábito de la soja es crucial para que coincida la presencia de visitantes florales, especialmente los polinizadores, con plagas que necesiten de control fitosanitario. Las plagas que causan defoliación (escarabajos u orugas) pueden atacar la soja desde la etapa inicial de la planta de semillero a la madurez fisiológica. Los insectos que se alimentan de las vainas (chinchas o barrenadores) solamente son considerados plagas cuando hay vainas más grandes de 0,5 cm de largo en las plantas. En cultivares con hábito determinado no hay necesidad de controlar los insectos que se alimentan de las vainas durante la floración, lo que no es necesariamente válido para los cultivares indeterminados, porque la decisión se hace según la abundancia de las plagas y el nivel de acción recomendado por el Manejo de Plagas. Para estos cultivares indeterminados hay un período de, aproximadamente, dos semanas, tiempo considerado crítico debido a la presencia simultánea de las flores y de las vainas en las plantas de soja.

Las visitas de las abejas a una flor por el olor, color y forma de flores se pueden considerar un proceso de dos etapas. Una etapa del proceso consiste en la orientación a una distancia mayor con un predominio del efecto de las características visuales y entonces la orientación es guiada por las sustancias volátiles exhaladas por las flores, siempre con el objetivo de la búsqueda de néctar y polen. De este modo, el aroma floral, color y forma de las flores parecen influir en la visita de las abejas y proporcionar puntos de referencia, que las abejas utilizan para optimizar la búsqueda de alimento en una especie específica.

El néctar es un poderoso atractivo de gran alcance, para atraer las abejas a una determinada flor. El néctar es un complejo de carbohidratos, básicamente, una solución de fructosa, glucosa y sacarosa en agua, con pequeñas cantidades de otros compuestos (otros hidratos de carbono, aminoácidos, proteínas, minerales, ácidos orgánicos, vitaminas, lípidos, antioxidantes, alcaloides y flavonoides). El contenido de hidratos de carbono en el néctar puede variar desde 4 hasta 60%, dependiendo de la especie de planta y de las condiciones ambientales y una variación con el tiempo de día, que puede determinar las horas de búsqueda de alimento por abejas.

La importancia del olfato en el reclutamiento de abejas forrajeadoras ha sido bien documentada. La abeja tiene un gran número de sencillas en las antenas, que son los principales quimiorreceptores de aromas florales. De hecho, se ha sugerido que el olor juega un papel más importante en el reclutamiento de forraje que la información proporcionada por la danza, observado en las colonias. El aroma es más importante para guiar y retener a las abejas de la miel que el color, la forma o la hora del día, ya que los estudios han demostrado que la discriminación de abejas fue mayor con un cambio en el perfil de sustancias volátiles comparado a cambios del color o de la forma de una flor.

A primera vista, no parece razonable asociar el aumento de rendimiento de la soja con la polinización externa, pues en las plantas cleistogámicas, cuando la flor se abre, normalmente ya está fecundada. La polinización cruzada natural en la soja es baja y se ha estimado por varios autores que, en general, van desde 0,03% a 4%, aunque tasas más elevadas son referidas por algunos autores. Estos valores indican que la polinización por insectos tendría un impacto muy bajo sobre el rendimiento de la soja. Sin embargo, persiste en la literatura una controversia acerca de la contribución de los polinizadores para aumentar el rendimiento y calidad de las semillas de soja. Algunos autores llegaron a la conclusión de que la presencia de los polinizadores, especialmente las abejas, en el entorno abierto, o la soja cultivada en jaulas con abejas, redundará en aumentar la productividad de soja. Es una cuestión abierta, porque no es el comportamiento esperado de una planta cleistogámica, autopolinizante con bajas tasas naturales de polinización cruzada, que la productividad sea incrementada por polinización entomófila. En los estudios que mostraron mayores rendimientos en la presencia de abejas, no se presentó evidencia fisiológica definitiva para fundamentar las observaciones a campo.

Sin embargo, aparte de la discusión anterior, existe la necesidad de realizar estudios específicos para definir las estrategias más adecuadas para minimizar el impacto negativo de las medidas de control de plagas sobre los polinizadores. Como regla general, es esencial observar estrictamente las recomendaciones del MIP para prevenir la reducción en el rendimiento o la calidad de las semillas. Las aplicaciones de insecticidas se deben evitar durante el período de floración. Si es necesario, se debe preferir los pesticidas menos tóxicos para los polinizadores utilizados en sus dosis mínimas recomendadas. La aplicación de plaguicidas debe llevarse a cabo preferentemente durante los períodos del día cuando las poblaciones de abejas en los cultivos de soja son más pequeñas o incluso inexistentes (temprano en la mañana, final de la tarde o noche). Además, otros componentes del sistema de producción, que pueden afectar negativamente a los polinizadores, deben ser repensadas y se deberían reforzar los componentes que promueven el servicio de polinización natural.

RESUMEN

EL CICLO DE LA SOJA	17
TIPOS DE ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE LAS PLANTAS	23
Plantas monoicas y dioicas	23
Flores perfectas.....	24
Flores: estructura, anatomía y principales eventos	26
Las partes de la flor	26
Estructura de una flor	27
Desarrollo de la flor.....	29
Polen	31
Polinización	33
Fertilización.....	35
Fertilización: Secuencia de eventos.....	36
DESARROLLO REPRODUCTIVO DE LA SOJA.....	39
Tipos de crecimiento de la soja	39
Estructura de una flor de soja.....	41
Abscisión de flores, vainas y semillas de soja.....	48
Desarrollo del estambre y del óvulo	50
Polinización de las flores de soja	51
Embrión, endosperma y desarrollo de la semilla	55
ABEJAS Y SUS RELACIONES CON LAS PLANTAS	61
Néctar, un mediador clave	61
Composición, dinámica y rol del néctar	62
Producción de néctar y función de las enzimas	66
Secreción de néctar.....	67

Orientación de las abejas	68
Néctar y atracción de polinizadores	70
Néctar, aroma y fidelidad de los polinizadores	73
Néctar y protección.....	75
Efectos de la remoción de néctar y polen	76
Nectarios	79
Nectarios de soja y producción de néctar.....	79
LOS TRICOMAS Y LOS NECTARIOS	84
LA PRODUCTIVIDAD DE LA SOJA Y SU RELACIÓN CON LAS ABEJAS Y LA POLINIZACIÓN ENTOMÓFILA.....	85
Abejas y polinización cruzada de soja	85
Abejas y productividad de la soja	89
POLINIZADORES FORRAJEROS EN SOJA.....	93
RELACIONES ENTRE LA SOJA Y LOS POLINIZADORES.....	97
CICLO DE LA SOJA Y NECESIDAD DE CONTROL DE PLAGAS.....	103
REFERENCIAS.....	107
GLOSARIO	147



EL CICLO DE LA SOJA

La soja (*Glycine max* (L.) Merrill, Fabaceae, subfamilia Faboideae) es hospedera de diversas plagas pero también abriga numerosos insectos benéficos en el curso de su ciclo (germinación a la madurez fisiológica de las semillas). El rendimiento y la calidad de las semillas de la soja están más sujetos a la pérdida cuando el ataque de plagas se produce durante el período en que las vainas están presentes en la planta, en comparación con la etapa vegetativa y la floración. Las plagas que atacan a la soja durante su fase vegetativa (Cuadro 1 y Figura 1, 2 y 3) son principalmente defoliadoras (lepidópteros y coleópteros). Numerosos estudios realizados en los últimos 60 años han demostrado que la soja puede soportar altas tasas de defoliación, llegando incluso al 100%, hasta el período de floración, sin pérdida de rendimiento o calidad de los granos o semillas, si las condiciones ambientales y de cultivo son las adecuadas. Los resultados de los estudios demuestran la capacidad de recuperación de la soja para estos estreses bióticos, si las condiciones ambientales (temperatura y agua, especialmente) y las prácticas culturales son apropiadas (manejo del suelo, nutrición de las plantas, control de malezas, nematodos y enfermedades), acorde a las recomendaciones técnicas (Gazzoni et al., 1978). Debido a la necesidad de utilizar medidas de control de plagas de insectos que a veces son perjudiciales para los insectos benéficos (enemigos naturales y polinizadores), es esencial adaptar los sistemas de producción para que el entorno en el que se cultiva soja sea lo más favorable posible a los insectos beneficiosos.

Cuadro 1. Estados de desarrollo de la soja

Estados vegetativos	Nombre	Descripción
VE	Emergencia	Cotiledones visibles sobre la superficie del suelo
V1	Primer nudo	Par de hojas unifoliadas totalmente expandidas
V2	Segundo nudo	Primera hoja trifoliada está totalmente expandida
V3	Tercer nudo	Presencia de tres nudos, dos de ellos con hojas trifolioladas
Vn	“Enésimo” nudo	Nudos completamente desarrollados, iniciando con el nudo de hojas unifoliadas

Continúa...

Cuadro 1. Continuación.

Estados reproductivos	Nombre	Descripción
R1	Inicio de floración	Una flor abierta en cualquier nudo del tallo principal
R2	Floración plena	Una flor abierta en uno de los dos nudos superiores del tallo principal, con hojas totalmente desplegadas
R3	Inicio de formación de vainas	Una vaina con 5 mm de largo en uno de los cuatros nudos superiores del tallo principal, con hojas totalmente desplegadas
R4	Vainas completamente desarrolladas	Una vaina de 2 cm en uno de los 4 nudos superiores del tallo principal, con hojas totalmente desplegadas
R5	Inicio de formación de semillas	Semillas con 3 mm de largo en una vaina ubicada en uno de los 4 nudos superiores del tallo principal, con hojas totalmente desplegadas
R6	Semilla completamente desarrollada	Semilla verde que llena la cavidad de una vaina ubicada en cualquiera de los cuatro nudos superiores del tallo principal, con hojas totalmente desplegadas
R7	Inicio de maduración	Una vaina con semillas en cualquier nudo del tallo principal ha alcanzado su color de madurez
R8	Maduración completa	El 95% de las vainas de la planta han alcanzado el color típico de madurez.

Fuente: Fehr y Caviness (1997).



Figura 1. Estadios vegetativos de la soja.

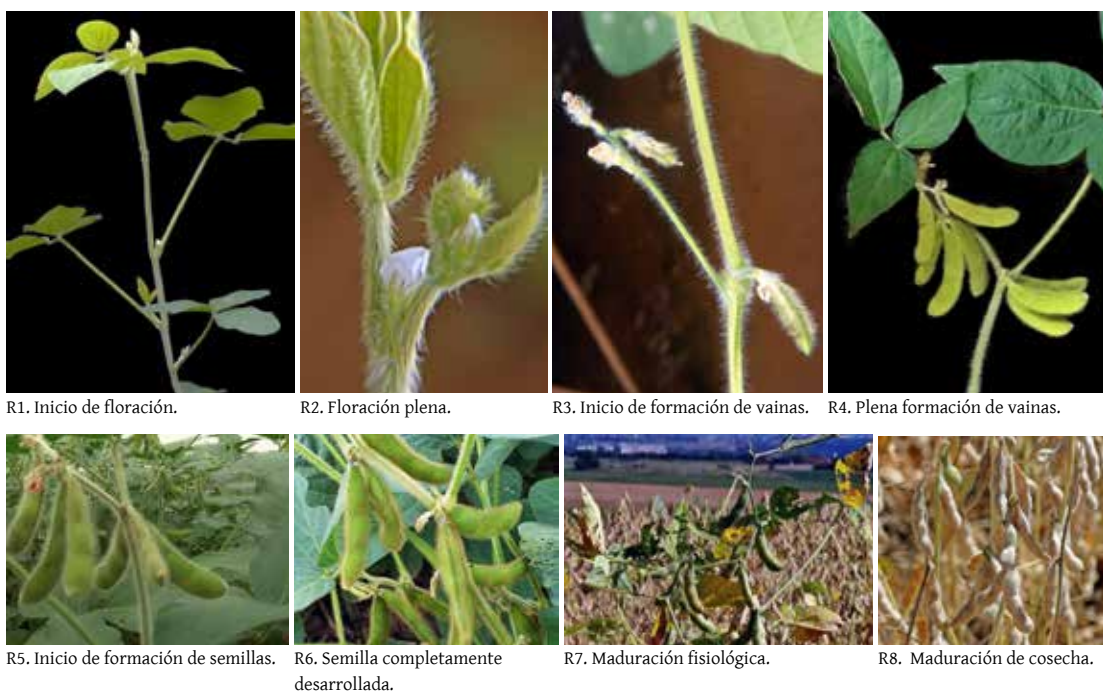


Figura 2. Estadios reproductivos de la soja.



Figura 3. Dimensión de vainas y semillas (cm) de soja en los estados R3 a R8.

La soja se hace más susceptible a los daños causados por el ataque de los insectos plagas en la fase reproductiva, que cuando las vainas están presentes en la planta. Durante la floración, las plantas de soja todavía resisten a altas tasas de defoliación (superior a 50%), siendo más susceptibles a la pérdida de área foliar entre el inicio de formación de vainas y el inicio de la maduración (Gazzoni; Minor, 1979; Gazzoni; Moscardi, 1998).

Las plagas que atacan granos (semillas) son mucho más perjudiciales para la planta de soja que las que atacan las hojas, pero su importancia es limitada a las fases de desarrollo de soja de R3 a R7 (Figuras 2 e 3). El ataque de dichas plagas puede resultar en la pérdida parcial o total de las vainas y granos, o la reducción de peso del grano. La capacidad de resistencia de las plantas de soja disminuye a medida que las vainas aumentan de tamaño, o según avanza el desarrollo de los granos. Los insectos que atacan las semillas de soja pueden causar daños irreversibles cuando las plagas afectan al eje hipocótilo-radícula, que impiden la germinación de semillas o afecta la emergencia de las plántulas (Corso, 1977).

Bajo algunas condiciones, especialmente los ataques más graves de chinches, la planta no completa su ciclo correctamente, lo que retrasa la maduración, provocando la retención de la hoja y el menoscabo de la cosecha mecánica (Ruedell y Silva, 1983). Los chinches también son responsables de la transmisión de enfermedades debido a que el lugar donde las piezas bucales de los chinches penetran el grano, permite la intrusión de organismos patógenos tales como el hongo *Nematospora coryli* y algunas bacterias. Además de reducir la producción, los ataques severos de chinches reducen el contenido de aceite y aumentan el tenor de proteína en el grano (Corso y Porto, 1978; Villas Boas et al., 1990).

Vale la pena señalar que los chinches pueden colonizar plantas de soja en diferentes etapas de desarrollo. Sin embargo, la capacidad de causar daño se limita a su ataque directamente en las vainas y granos, sin daño observable antes de la aparición de las vainas, o cuando están maduras para la cosecha. Se observa con cierta frecuencia poblaciones de chinches antes de la floración, que aumentan progresivamente en la fase reproductiva, a veces con un crecimiento exponencial hasta cerca de la cosecha, especialmente en cultivares de ciclo medio o tardío. Este crecimiento de la población no es el resultado únicamente de los insectos que se han desarrollado en el mismo campo en el que las plagas están presentes. En la mayoría de los casos, el crecimiento de la población se debe a la intensa migración de insectos adultos de zonas en las que sobrevivieron en el paisaje sin la presencia de soja, o provienen de cultivos recién cosechados en busca de refugio, alimentos y condiciones de cría más adecuados.

La soja puede soportar un cierto nivel de población de chinches sin reducir su producción o la calidad de sus semillas. Un estudio pionero y probablemente el más importante y concluyente, fue dirigido por Villas Boas et al. (1990), que estudió durante siete años consecutivos, los efectos de las diferentes poblaciones de chinches en la productividad y calidad de la soja. Los autores llegaron a la conclusión de que el nivel de acción para el control de plagas hasta cuatro chinches por metro de línea de soja no resultó en diferencias significativas en la productividad y calidad de la semilla, en comparación con las parcelas prácticamente sin chinches (población controlada de forma preventiva con aplicaciones semanales de insecticidas). Con el nivel de acción de más de cuatro chinches por metro de línea de soja, el rendimiento disminuyó progresivamente, siendo también afectada la viabilidad de las semillas.

Afortunadamente para los productores y también para los polinizadores, durante el período de floración, cuando las abejas forrajean en la soja, las plagas de vainas y semillas por lo general no son importantes, ya que estas estructuras todavía no están presentes en las plantas. Sin embargo, aunque el hecho es cierto para los cultivos de soja con hábito determinado, la situación es más compleja para los cultivares indeterminados, debido a la coincidencia de la floración con otros estados reproductivos. En cultivares determinados, la época de floración termina al comenzar la etapa R3; mientras tanto, las flores todavía se pueden observar en las plantas hasta la etapa R6, en cultivares indeterminados.

Con el fin de evitar impactos negativos en el control de plagas de soja sobre las abejas y otros polinizadores, es esencial comprender la anatomía y la fisiología de la reproducción de las plantas de soja, así como el momento del ataque de plagas y su daño en relación con las etapas de desarrollo de la soja. Conceptos tales como el monitoreo de los niveles de daños por plagas y el nivel de acción, así como la diversificación de las estrategias de control de plagas, juegan un papel clave en la consecución de este objetivo.

Además, es importante entender los detalles de la resistencia de soja a daños por plagas de insectos, a través de su ciclo, especialmente en el período que las vainas no están presentes en las plantas. Esta especificidad ayudará a organizar las prácticas de manejo de plagas y afinar la estrategia, teniendo como objetivo el menor impacto posible sobre los polinizadores que visitan la soja.

TIPOS DE ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS DE LAS PLANTAS

PLANTAS MONOICAS Y DIOICAS

La polinización se vincula en gran medida al tipo de estructuras florales de las plantas. Algunas plantas tienen flores que no son perfectas, es decir, no tienen ambas partes reproductivas (masculino y femenino) en la misma estructura floral. En su lugar, estas plantas producen solo flores masculinas (sólo tienen estambres) o flores femeninas (tienen solamente pistilos).

Plantas monoicas (Figura 4) tienen flores masculinas y femeninas separadas, aunque presentes en la misma planta. El maíz es una planta monoica típica, con dos tipos de flores desarrollándose en diferentes partes de la planta. Las flores masculinas se forman en el extremo superior de la planta, llamada panoja. Las flores femeninas se encuentran en la parte media del tallo, en la espiga, que posteriormente alojará semillas.

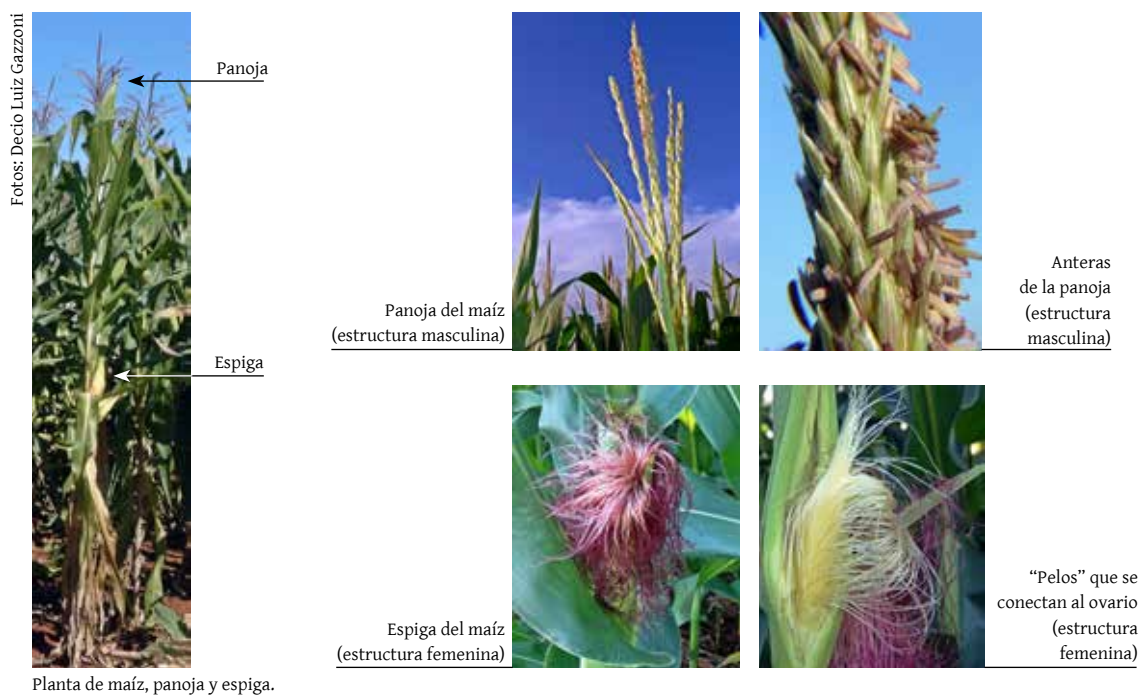


Figura 4. Estructura reproductiva de una planta monoica (maíz).

La panoja comienza a desarrollarse dentro de la planta y se compone de cientos de flores masculinas, que contienen los estambres. Es completamente visible desde el exterior alrededor de un día antes de que sea madura, cuando comienza a producir polen, que se separa fácilmente de las anteras. La estructura femenina se encuentra dentro de la futura espiga y el polen impulsado a los óvulos a través del tubo polínico, se desarrolla en el interior del “pelo”, ubicado externamente (Geitmann y Ravishankar, 2007). Debido a que el polen se desprende fácilmente de las anteras, la polinización en el maíz es principalmente anemófila.

En las especies llamadas dioicas, cada planta es exclusivamente masculina o femenina. Las flores de las plantas dioicas presentan estambres pero no pistilos o viceversa y están presentes en plantas separadas, no en partes separadas de la misma planta. Un ejemplo de planta dioica se puede ver en la Figura 5.



Figura 5. Ejemplo de una planta dioica, *Actinidia deliciosa* (kiwi) A) Hembra, B) Macho and C) Fruta.

FLORES PERFECTAS

Hay plantas hermafroditas, como la soja, en las que coexisten en la misma estructura floral órganos reproductivos masculinos y femeninos y que se consideran flores perfectas (Figura 6). En las mismas, las estructuras necesarias para producir una semilla para la reproducción sexual están presentes en la misma flor, con anteras que producen polen y ovarios que contienen óvulos.

Cuando el polen maduro entra en contacto con un estigma receptivo, el grano germina y hay la formación de un tubo polínico en el interior del estilo. El núcleo del grano de polen, con toda la información genética, viaja a través del tubo y se combina con el óvulo, ubicado en el ovario, el cual protege y nutre el cigoto, siendo responsable no sólo para el desarrollo del embrión, sino también por la formación del endospermo de las semillas.

La parte visualmente más atractiva de la flor es el pétalo. El conjunto de pétalos de una flor se llama corola. Mirando desde una perspectiva humana, el atractivo de los pétalos constituye la razón principal para el cultivo de plantas no alimenticias, llamadas ornamentales. Sin embargo, desde el punto de vista de la estrategia de la naturaleza, los pétalos sirven para atraer a los insectos, por lo que las plantas pueden beneficiarse de los insectos que las visitan, para mover el polen para la estructura femenina de la misma o de otras flores. El color, la forma y el tamaño de los pétalos son parte de la estrategia de atracción de polinizadores para una flor específica. Los sépalos son la estructura situada por debajo de los pétalos, e incluso pueden parecerse a ellos y sirven como una protección alrededor de la flor cuando está cerrada.

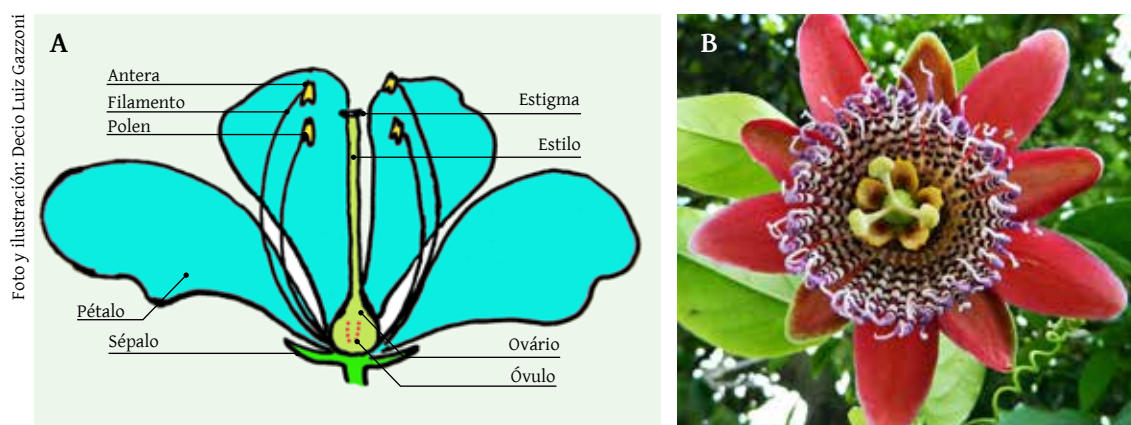


Figura 6. Descripción esquemática y ejemplo de una flor perfecta (maracuyá, *Passiflora edulis*).

Las flores perfectas tienen estructuras denominadas estambres que producen polen (gametos masculinos). Un estambre está compuesto de anteras donde se produce polen y filamentos, que sirven de apoyo a la antera. Las estructuras reproductivas femeninas, llamadas pistilo, consisten en: a) el estigma que recibe el polen; b) el estilo, en cuyo interior se desarrolla el tubo de polen; y c) el ovario donde se encuentran los óvulos (gametos femeninos) y por ende, donde la semilla se desarrolla. El ovario es apoyado por el pedúnculo y puede tener varios huevos. Cada huevo se compone de la célula reproductora femenina, que se combina con el polen para formar el embrión de la semilla y otras células vegetativas, que se convertirán en el endospermo y la cubierta de la semilla. Aunque las partes de una flor perfecta son siempre los mismos, hay una diversidad de flores perfectas. Por ejemplo, algunas flores perfectas tienen una estructura que mantiene separados a los estambres del pistilo, hasta la visita de un insecto.

FLORES:

ESTRUCTURA, ANATOMÍA Y PRINCIPALES EVENTOS

La flor es la estructura reproductiva de las angiospermas. La función biológica de una flor es efectuar la reproducción, proporcionando mecanismos para la unión del espermatozoide con huevos. Las flores pueden facilitar la polinización cruzada (fusión del espermatozoide con los huevos de diferentes individuos de la misma especie) o limitarse a la autofecundación (fusión del espermatozoide y del óvulo de la misma flor). Algunas flores producen diásporas sin fertilización (partenocarpia). Las flores contienen los esporangios, donde se desarrollan los gametofitos. Al final, son las flores que dan lugar a frutos y semillas. Muchas flores han evolucionado para ser atractivo para los polinizadores para convertirse en vectores para la transferencia de polen al estigma de la misma u otras flores de la misma especie.

LAS PARTES DE LA FLOR

Las partes esenciales de una flor se pueden dividir en vegetativas - los pétalos y sépalos asociados en perianto; y reproductiva - con las estructuras masculinas y femeninas. Genéricamente, una flor consiste en cuatro estructuras situadas en el extremo de una varilla. Cada una de estas partes está dispuesta en espiral alrededor de un punto (Figura 7).

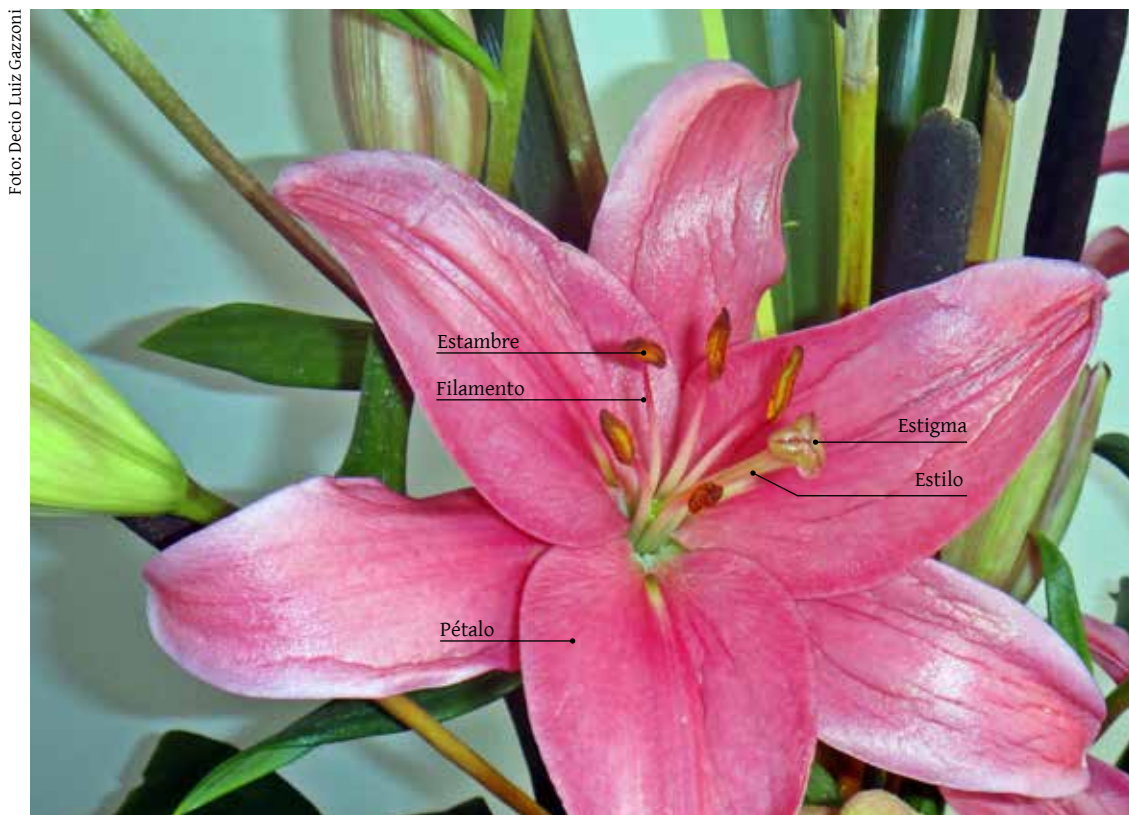


Figura 7. Partes de una flor perfecta.

Los cuatro espirales principales, a partir de la base de la flor, son los siguientes:

a) Vegetativa (periantio)

I. Cáliz: la camada más externa, que consiste en unidades llamadas sépalos. Por lo general son de color verde, que cubre y protege las otras estructuras de la fase de capullo;

II. Corola: la próxima espiral hacia el ápice, compuesto por unidades llamadas pétalos, de textura fina y suave por lo general y que tiene el color como parte de la estrategia de atracción de polinizadores.

b) Reproductiva

I. Androceo (derivado del griego Andros Oikia = la casa del hombre): la siguiente espiral, a veces compuesta de varias vueltas, se compone de unidades llamadas estambres. Los estambres consisten en un filamento, en cuya extremidad superior se ubica la antera, donde el polen es producido por meiosis (Riaño-Rodríguez et al., 1999);

II. Gineceo (derivado del griego Gynaikos Oikia = la casa de la mujer): es la estructura central de una flor, que consiste en una o más unidades llamadas carpelos (Sattler, 1974). El carpelo - o varios carpelos unidos - contiene una estructura llamada ovario. En su interior se encuentran las megasporangios (óvulos) que, por meiosis, generan megasporas, conformando el gametofito femenino. El gineceo de una flor se describe también en forma alternativa, en la que la estructura visible se llama pistilo (que consta de un ovario, estilo y estigma). Un pistilo puede estar formado de un único carpelo o diversos carpelos unidos. La punta pegajosa del pistilo - estigma - es el receptor de polen. La barra de soporte - el estilo - se convierte en el camino para el crecimiento del tubo de polen, formado a partir de granos de polen que se adhieren al estigma, donde germinan (Sattler, 1974).

Las flores pueden variar de acuerdo a la presencia o ausencia de las diversas partes anteriormente mencionadas en la estructura floral (sépalos, pétalos, estambres y pistilo). Una flor se llama completa si los cuatro órganos florales están presentes en la misma estructura de la flor, mientras que una flor incompleta carece de una o más estructuras. A modo de ejemplo, las flores de la familia Poaceae son incompletas - faltan los sépalos y pétalos - y de polinización anemófila. Se infiere que una planta anemófila no necesita atraer a los polinizadores. Se supone que la evolución habría dado lugar a plantas con flores incompletas, una variación de las completas, con polinización mediada por el viento.

ESTRUCTURA DE UNA FLOR

La figura 8 muestra un ejemplo genérico de la estructuras de una flor, aunque haya variabilidad entre diferentes especies de plantas. Las cuatro partes principales de una flor generalmente se definen por su posición sobre el recipiente y no por su función. En algunas flores,

faltan algunas partes o, de lo contrario, pueden ser modificadas para realizar otras funciones; existe también el caso de una estructura que imita lo que normalmente es otra estructura. Por ejemplo, en algunas familias botánicas, los pétalos son muy pequeños, al igual que los sépalos; en otros, los sépalos son coloridos y se asemejan a los pétalos. En otras flores, estambres modificados se parecen a los pétalos (Prenner, 2010).



Figure 8. Detalles de la estructura de una flor perfecta. A) Corte longitudinal de una flor perfecta; B) Detalles de lo ovario y de los nectarios; C)/D) Vista lateral y superior de las estructuras reproductivas.

Cuando partes de la flor se fusionan y proveen del mismo patrón circular, son llamadas conatas; si las partes provienen de diferentes espirales se denominan adnatas. Cuando los pétalos se funden en un tubo o anillo que constituye una sola unidad, la estructura se llama simpétala o gamopétala. Cuando flores simpétalas tienen simetría bilateral con un labio superior y otro inferior, son llamados bilabiadas. Flores con los pétalos y sépalos conatos pueden tener la corola o cáliz con diferentes formas (acampanado, funiliformes, tubulares o giradas (Sattler, 1988).

Cuando el perianto se corta a lo largo del eje central y mitades simétricas se producen, la flor tiene simetría radial. Esas flores también son conocidas como actinomorfas o regulares, presentes en algunas rosáceas. Cuando las mitades simétricas de la flor solamente se obtienen mediante una línea específica, se les llama irregular o zigomorfas, al igual que con la mayoría de las orquídeas (Sattler, 1988).

Las flores pueden estar directamente conectadas con la planta en su base, cuando se les llama sésiles, debido a que el tallo es muy pequeño o inexistente. Si un pedúnculo soporta más de una flor, los tallos que conectan cada flor al eje principal son llamados pedicelos (Sattler, 1988). En las especies que tienen más de una flor sobre un eje, el conjunto se denomina inflorescencia. Algunas inflorescencias se componen de muchas flores pequeñas dispuestas en una formación parecida a una sola flor. Por ejemplo, una margarita o un girasol no son una flor, sino una inflorescencia compuesta de numerosas flores o floretes. Una inflorescencia puede incluir tallos, hojas modificadas y especializadas, conocidas como brácteas (Sattler, 1988).

DESARROLLO DE LA FLOR

Una flor se desarrolla en una yema modificada o de un determinado eje meristemático apical, es decir, el eje crece a un tamaño determinado, cuando se convierte en flor. Los estudios de desarrollo floral han demostrado que, a menudo, los estambres son varillas modificadas (caulomas), que en algunos casos pueden parecerse a pequeñas ramas. Se debe considerar la diversidad en el desarrollo del androceo de flores, que van desde hojas (filomas), varillas (caulomas) y pequeñas ramas modificadas (ramas o brotes) (Sattler, 1988).

La transición a la floración es uno de los principales cambios en una planta durante su ciclo de vida. La transición debe tener lugar en un momento favorable para la fertilización y la formación de semillas, con el objetivo de máximo éxito del proceso reproductivo. Para atender estas necesidades una planta es capaz de interpretar las señales endógenas y ambientales tales como cambios en los niveles de hormonas vegetales, fotoperiodo y temperatura.

La transición de meristemas vegetativos a florales, en las plantas superiores, se desencadena por combinación de las señales internas de la planta con otro carácter ambiental. En la década de 1930, fue elaborada la teoría del florigeno (una posible hormona de la floración), que aún carece de aclaración y confirmación definitiva para todas las situaciones. El florigeno sería una molécula hormonal responsable por desencadenar y controlar la floración de una planta. De acuerdo con esta teoría, el florigeno se produce en las hojas de las plantas y su sitio de actuación sería el brote o meristemas apicales, convirtiéndolos en flores.

Algunos autores han demostrado que el florígeno funciona incluso entre diferentes especies, por observación de su actuación en plantas injertadas. Sin embargo, hasta ahora, la naturaleza precisa del florígeno todavía no está clara aún después de la publicación de Huang et al. (2005), quienes proponen que el FT (Florigen Locus T) mRNA podría ser el florígeno, mientras que Lifschitz et al. (2006) atribuyen la señal de inducción a un producto del ARNm de FT. Autores como Turck et al. (2008) refieren que el florígeno se produce en las hojas, en condiciones favorables a la reproducción, actuando sobre los brotes y ápices del tallo para inducir diferentes cambios fisiológicos y morfológicos que desencadenan la floración, sin profundizarse en la base fisiológica y bioquímica que soportaría la afirmación.

En respuesta a los cambios en el fotoperíodo, señales sistémicas (florígeno?) inducen la floración. Aunque el concepto de florígeno ha sido conceptualizado para las plantas sensibles al fotoperíodo, muchos autores informan que sería activado por diferentes estímulos en diversos sistemas florales, aceptando que la señal es común a todas las plantas. Por ejemplo, el tomate es una planta con reacción neutra para la duración del día. De acuerdo con Lifschitz y Ashed (2006), el 'Single Flower Trust', lo cual es un gen regulador del momento de empezar la floración y de la arquitectura de la yema, codifica al ortólogo de tomate FT, constituyéndose en un gen integrador de la floración. La interpretación molecular de estas señales se produce a través de la transmisión de una señal compleja (florígeno?), que implica una variedad de genes, incluyendo 'Constans' 'Flowering Locus C' y 'Flowering Locus T' (Kim et al., 2008).

El primer paso en la transición a la fase reproductiva es la transformación de los primordios vegetativos en primordios florales (Searle et al., 2006). Cambios bioquímicos provocan la diferenciación celular de los tejidos de las hojas, yemas y tallo, que modularan los tejidos que constituyen los órganos reproductores. En las plantas de hábito determinado, cesa el crecimiento la parte central de la yema apical y sus protuberancias laterales se desarrollan en forma de espiral alrededor del extremo del tallo. Estas protuberancias se convierten en los sépalos, pétalos, estambres y carpelos.

En la mayoría de las plantas, incluida la soja, una vez que se inicia este proceso, no puede ser interrumpido o revertido y ocurre el desarrollo de flores, incluso si el arranque inicial de la formación de las flores depende de una señal del medio ambiente. Una vez que el proceso se inicia, mismo si esa señal cesa, continúa el desarrollo de la flor.

El control molecular del origen y de la identidad de las estructuras que componen una flor está bien descrito para algunas especies. En un modelo sencillo, tres genes interactúan de una manera combinatoria para determinar las identidades de los órganos que se desarrollan en el meristema floral, conocidos como genes funcionales A, B y C. En el primer espiral floral, sólo los genes A se expresan, dando lugar a la formación de sépalos. En el segundo verticilo,

se expresan los genes A y B, formando pétalos. En el tercer espiral genes B y C interactúan para formar los estambres y en el centro de la flor, los genes C dan lugar a carpelos. La teoría llamada ABC fue descrita por Haughn y Somerville (1988).

POLEN

El polen en sí no es el gameto masculino. Visualmente, se ve como un polvo grueso. Los granos de polen son pequeños, lo que requiere ampliación óptica para observar su estructura. En las plantas de semilla, el polen contiene los microgametófitos, que producen los gametos masculinos (las células de esperma). Los granos de polen tienen una capa dura, basada en la esporopolenina, que es un biopolímero que protege el gametofito durante su movimiento desde los estambres al pistilo de plantas con flores, o del cono macho a la hembra, en las plantas de coníferas. Cuando el polen llega a la superficie de un pistilo compatible o de un cono femenino, germina y produce un tubo de polen, que se utiliza para transferir los espermatozoides hacia el óvulo que contiene el gametofito femenino (Twell, 2014).

Cada grano de polen contiene células reproductivas (generativa) y también células vegetativas, sin función reproductiva. Observase solo una célula reproductiva en la mayoría de las plantas con flores, pero hay especies con varias celdas. En las plantas de floración, la célula vegetativa produce un tubo de polen, mientras que la célula generativa se divide para formar dos células de esperma (Twell, 2014). En el caso de la auto-polinización, el polen se mueve desde la antera al estigma de la misma flor, mientras que en la polinización cruzada, el polen se utiliza para la transferencia de material genético haploide masculino de las anteras de una flor al estigma de otra.

El polen se produce en el microsporangio, que se encuentra en la antera de una flor de las angiospermas o en el cono macho de una conífera. Los granos de polen presentan una amplia variedad de formas, con mayor frecuencia esférica, con tamaños y marcas en su superficie, que son características de las especies. En el caso de las plantas con polinización anemófila, granos de polen tienen dimensión aproximada de 90-100 micrómetros (Pleasant et al., 2001).

En las angiospermas, durante la etapa inicial de la flor, la antera se compone de una masa de células indiferenciadas, excepto en la dermis, que aparece parcialmente diferenciada.

Conforme se desarrolla la flor, cuatro grupos de células esporogénicas se forman en el interior de las anteras. Las células esporogénicas son fértiles y están rodeadas de capas de células estériles, que crecen en la pared del saco de polen. Algunas de las células proporcionan nutrientes para las microósporas que se forman por división meiótica, a partir de las células esporogénicas (Twell, 2014).

Por medio de un proceso llamado microsporogenesis se producen cuatro micrósporas haploides por meiosis de cada célula esporogénica diploide, las cuales son llamadas microsporocito y que constituyen las células madre del polen o meiocito. Después de la formación de las cuatro micrósporas, que están contenidas por paredes de callosa (un polímero de glucosa) comienza el desarrollo de las paredes del grano de polen. La callosa de la pared es metabolizado por una enzima llamada calasa y los granos de polen crecen en tamaño y adquieren su forma característica, formando una pared exterior más resistente, llamada exina y una pared interna llamada intina (Owen, 2014).

Durante la microgametogenesis, las micrósporas unicelulares sufren mitosis y se desarrollan en microgametófitos maduros que contienen los gametos. En algunas plantas con flores, muchas veces la germinación del grano de polen se inicia antes de que el mismo salga del microsporangio, con la célula generadora formando dos células del esperma. La exina puede tener espinas o verrugas u otros patrones secuenciales, que son marcas taxonómicamente valiosas para la identificación de género, especie, o incluso cultivar. Las espinas pueden medir menos de un micron de longitud, llamada espinosa o puede ser mayor que un micron, referida como equinata. Otras designaciones describen la apariencia externa del grano de polen, tales como reticulada, cuyo aspecto es el de una red que consiste en elementos separados una de los demás por un espacio libre (lumen) (Owen, 2014).

La superficie de los granos de polen se cubre con ceras y proteínas, que se mantienen en su sitio por estructuras llamadas elementos escultóricos, presente en su superficie. De acuerdo con Owen (2014), la pared exterior del grano de polen se compone de dos capas, que impide su arrugamiento o encogimiento durante el secado, lo que podría causar la compresión del material genético. Estas dos capas son el tapete y el techo situado anteriormente a la intina. Estas camadas están separadas por una región denominada columela. La pared exterior se construye con un biopolímero resistente, llamado esporolenina. En el desplazamiento del grano de polen entre la antera y el estigma, la pared protege a los espermatozoides contra la desecación y la luz solar.

Como regla general, el tubo de polen atraviesa la pared del grano de polen a través de estructuras denominadas aperturas (Owen, 2014), que pueden o no estar presentes. Dichas aperturas son modificaciones de la pared de los granos de polen, como estrechamiento, ranuras y poros, cuya función primaria es permitir un cierto grado de contracción e hinchazón del grano de polen, causada por cambios en el contenido de humedad, sin afectar a su funcionalidad.

Para el estudio de polinizadores, especialmente de sus hábitos y preferencias, es esencial identificar las fuentes de polen que, por lo general, pueden ser diferenciados por su apari-

encia física. El polen puede ser diferenciado por la presencia o ausencia de aperturas. De acuerdo con Owen (2014), las aperturas alargadas o ranuras en el grano de polen se llaman surcos o colpos. Los que son más circulares son llamados poros. La apertura puede tener un opérculo (tapa), por lo tanto el polen se describe como operculado. La orientación de las ranuras (en relación con la tétrada de micrósporas originales) clasifican el polen como ranurado o colpado. Si el polen dispone de una única ranura, denominado monosulcado.

POLINIZACIÓN

La polinización es el proceso de transferencia del polen del estambre al pistilo de una flor, un paralelo a las relaciones sexuales en los animales. En general, se pueden dividir las flores en tres grandes grupos, de acuerdo con el método de polinización dominante:

a) entomófilas: las flores atraen a los insectos para efectuar la transferencia del polen al pistilo de la misma flor o de otra flor de la misma especie (exogamia). Eventualmente, otros animales, como los murciélagos y pájaros, actúan como polinizadores de plantas entomófilas. Muchas veces existe una especialización en la forma y/o disposición de los estambres, para garantizar que los granos de polen se transfieren eficazmente al cuerpo del polinizador cuando este aterriza en la flor en busca de su atractivo (néctar o polen). En la búsqueda de este recurso, el polen es transferido por los polinizadores a los estigmas de las flores de la misma especie, cuando de sus visitas. Muchas flores utilizan una estrategia de proximidad entre los componentes de la flor, para asegurar la polinización. Otros tienen sistemas más sofisticados, en que uno de los objetivos es fomentar la polinización cruzada y evitar la auto-polinización.

b) anemófilas: El viento es el vector que mueve el polen de una flor a otra, o de los estambres al pistilo de la misma flor. En este caso, no hay necesidad de atraer a los polinizadores y por lo tanto estas plantas tienden a no tener flores grandes o particularmente atractivas. Mientras el polen de las flores entomófilas tiende a presentar granos grandes, pegajosos y ricos en proteínas (la “recompensa” para los polinizadores), el polen de las flores anemófilas suele ser pequeño, muy ligero y de poco valor nutricional a los insectos, a pesar de que todavía puede ser útil cuando se produce escasez de alimento más adecuado. Sorprendentemente, abejas y otros polinizadores recogen el polen de maíz (planta anemófila), aunque de bajo valor nutricional.

c) auto-polinización: En algunas plantas, como la soja, la mayoría de las flores son polinizadas antes de su apertura. En otras plantas, las flores no abren, incluso después de la autopolinización. Estos dos tipos de flores son llamados cleistogámicas.

La anatomía de una flor impone un proceso dominante de polinización para que las plantas produjeran semillas con éxito. Algunas plantas son autopolinizadas porque poseen flores

perfectas, con estambres y pistilos desarrollándose en perfecta sincronía. En este caso, las anteras lanzan el polen al estigma de manera eficiente, a medida que maduran. Este es el caso de la soja y de otras especies de la misma familia (Fabaceae) como se muestra en la Figura 9.



Figure 9. Ejemplos de flores perfectas de Fabaceae (familia botánica de la soja). A) Guisante, B) Frijol and C) Soja.

Algunas plantas tienen flores perfectas, pero el tubo polínico no crece en el estilo si el polen viene de la misma flor. Estas plantas tienen flores autoincompatibles, por lo que hay necesidad de polinización cruzada para producir semillas. Cuando una abeja u otros polinizadores visitan la flor, pétalos especializados ponen en marcha un proceso de vibración de los estambres, lanzando el polen sobre el cuerpo del insecto. Por eso, cuando los mismos insectos visitan las flores en otras plantas de la misma especie, se supera el problema de autoincompatibilidad, permitiendo la polinización y la fertilización.

Dos procesos principales están presentes en la polinización de las flores perfectas:

- a) **cleistogamia** cuando la polinización se produce en flores cerradas como la soja, una especie de autopolinización típica;
- b) **casmogamia** cuando la polinización se produce en flores abiertas.

Sin embargo, existe alguna evidencia de que incluso plantas cleistogámicas como la soja, pueden, bajo ciertas circunstancias, beneficiarse de la polinización por insectos, aumentando su productividad. Es necesario hacer una aclaración definitiva del tema, para que las prácticas agrícolas que pueden afectar la polinización adecuada sean adaptadas para favorecer los polinizadores y permitir más altos rendimientos de la soja más altos.

FERTILIZACIÓN

Un tubo polínico es parte del gametofito masculino de las plantas de semilla. Actúa como un conducto dentro del cual se transportan las células de gametos del grano de polen masculino, empezando en el estigma y que se extiende hasta llegar a los óvulos, sobre la base del pistilo. En el maíz, la única célula vegetativa puede crecer más de 30 cm, pasando por toda la extensión del pistilo.

La reproducción en las angiospermas es un proceso complejo que incluye varios pasos, que pueden variar entre especies. El polen es producido por los estambres, el órgano reproductor masculino de la flor. Cada grano de polen contiene una célula vegetativa y una célula generativa, la cual se divide para formar dos células de esperma. El polen se libera en la apertura de las anteras, lo que permite la transferencia de polen para el pistilo, el órgano reproductor femenino. La polinización puede llevarse a cabo por gravedad, por el viento, por el agua, por los insectos u otros animales. Los ovarios abrigan los óvulos, que producen el gameto femenino, es decir, la célula generativa femenina.

Cuando un grano de polen llega a la superficie de un pistilo compatible, la germinación se produce en respuesta a la inducción promovida por un fluido azucarado secretado por el estigma maduro. Los lípidos en la superficie del estigma estimulan el crecimiento del tubo de polen, si el grano de polen es compatible. Plantas autoestériles inhiben la germinación de los granos de polen que genera sus propias flores.

En algunas plantas, la presencia de múltiples granos de polen estimula el crecimiento más rápido del tubo de polen. La célula vegetativa produce entonces el tubo de polen, un resalto tubular del grano de polen, que transporta los espermatozoides en el ovario. Para alcanzar el óvulo, el tubo polínico debe “perforar” su camino por el estilo, que es rico en nutrientes, haciendo un giro cuando llega a la parte inferior del ovario. Cuando el tubo de polen alcanza un óvulo, se rompe e introduce las dos células de esperma en el interior del óvulo. Una de las células fecunda el óvulo para formar un embrión, en cuanto la otra se fusiona con dos núcleos polares de la célula central para formar el endospermo, que sirve como una fuente de alimento para el embrión. Al final del proceso el ovario se convertirá en una fruta y los óvulos fecundados se convertirán en semillas.

A pesar de los estudios sobre el tema (Mallet, 1988; Messerli, 2000; Gossot y Geitmann, 2007), aún no está completamente claro cómo el tubo polínico responde a la orientación de señales extracelulares para llevar a cabo la fertilización. Se cree que los tubos de polen responden a una combinación de estímulos químicos, eléctricos y mecánicos durante su viaje a través del pistilo. Sin embargo, no está claro cómo estos estímulos externos actúan, como son procesados internamente y cuáles son los propios receptores sensoriales. Sin embargo, se aceptan varios aspectos claves en el proceso de crecimiento del tubo de polen como definitivos. Por ejemplo, se acepta como fundamental para el proceso la presencia de filamentos de actina en el citoesqueleto, las peculiaridades de la pared celular, las vesículas secretoras dinámicas y el flujo de iones, como algunas de las características fundamentales aunque sus funciones no han sido elucidadas por completo (Mascarenhas y Machlis, 1964; Robinson, 1985; Chebli y Geitmann, 2007; Okuda y Higashiyama, 2010).

FERTILIZACIÓN: SECUENCIA DE EVENTOS

Cuando un grano de polen viable alcanza un estigma receptivo, se desencadena una serie de eventos secuenciales y concatenados, iniciando con la germinación del grano de polen y la formación del tubo de polen, que emerge y crece. Los granos de polen se mueven en el interior del tubo de polen hasta que alcanza el ovario.

Para la formación del tubo de polen se requiere digerir parte de la estructura femenina de la flor, con la ayuda de enzimas hidrolíticas, conforme el tubo se mueve a través del estilo entre el estigma y el ovario. El tejido digerido se convierte en una fuente de nutrientes para el tubo de polen.

Dos tipos de núcleos están presentes en el polen (vegetativo y generativo) y tanto el tubo polínico como los núcleos se mueven estimulados por una sustancia azucarada secretada por el estigma.

La forma del tubo de polen hasta el ovario no es una línea recta. Alrededor del ovario se produce una ondulación en dirección a su base, cerca del receptáculo. Aquí, el tubo de polen penetra en el óvulo a través de un pequeño poro llamado micrópilo. En su interior, uno de los dos núcleos masculinos se fusiona con el núcleo femenino y forma un cigoto diploide, método conocido como fertilización verdadera o singamia.

En la secuencia, otro núcleo masculino ingresa en el saco embrionario y se fusiona con el núcleo secundario (diploide), formando un núcleo triploide llamado núcleo del endospermo primario. Este proceso se denomina de fusión triple.

Después de la fertilización, el embrión resultante se somete a una serie de divisiones mitóticas, con la formación de una semilla. El núcleo del endospermo también se divide formando progresivamente las células del endospermo y que sirve como una fuente de nutrientes para el desarrollo del embrión. Al final, la fruta se forma y en el caso de frutas con múltiples semillas, diversos granos de polen son necesario para que todos los óvulos sean fertilizados, siguiendo la misma secuencia anterior.

A veces, una doble fertilización está presente. Es una variante más compleja de la fertilización en angiospermas, con la conjunción de dos gametos masculinos con un único gametofito femenino. Mientras que un núcleo de esperma fertiliza el óvulo, otro núcleo se une con dos núcleos polares del megagametofito. Así, un espermatozoide haploide se combina con un gameto femenino también haploide, resultando en un cigoto diploide, mientras que otro núcleo masculino se fusiona con otros dos núcleos polares haploides del megagametofito, generando un núcleo triploide. Este último forma el núcleo del endospermo primario, lo que resulta en el desarrollo del endospermo.

En las gimnospermas, los gametos masculinos son microgametófitos, desarrollándose a partir de espermatozoides producidos por micrósporas. En las estructuras femeninas, los gametos presentes en el óvulo se desarrollan a partir de megagametófitos, que producen múltiples arquegonios.

Similarmente a lo que se ha descrito para las plantas de flores, los granos de polen son transportados de los conos productores de polen hasta el óvulo por la polinización anemófila o entomófila. Los granos de polen ingresan en el óvulo a través del micrópilo y maduran dentro del gametofito femenino, produciendo las células de esperma. Después de la fertilización, el embrión se forma en el gametofito, resultando en una semilla rodeada de un recubrimiento con funciones de protección y/o nutrición.

DESARROLLO REPRODUCTIVO DE LA SOJA

TIPOS DE CRECIMIENTO DE LA SOJA

Después del período de crecimiento vegetativo, cuya duración depende del cultivar, la latitud y las condiciones ambientales (duración del día y temperatura), además de las prácticas culturales, la planta de soja entra en la fase reproductiva, durante la cual la brotación axilar se transforma en agrupamiento de 2 a 35 flores, las cuales pueden ser blancas o moradas (Figura 10), éstas en diferentes graduaciones.



Figure 10. Variación en la coloración de las flores de soja. A) Flor morada; B) Flor blanca.

Bernard y Weiss (1973) revisaron la literatura referente a la herencia de los pigmentos de color en soja. Independientemente de partes verdes de la planta, los pigmentos coloreados ocurren en flores, vainas, pubescencia, semillas e hilo. En la literatura más antigua, se afirma que los colores de la flor de soja son blancos y morados, controlados por un solo par de genes ($W1, w1$) con púrpura ($W1$) completamente dominante sobre blanco ($w1$) (Woodworth, 1923; Johnson y Bernard, 1962). Algunos otros *loci*, que causan graduación entre los colores morados y blancos de la flor, han sido reportados y designados ($W2, w2$), ($W3, w3$) y ($W4, w4$).

Más recientemente, Palmer et al. (2004) y Takahashi et al. (2008) establecieron que el color de las flores de soja es controlado, principalmente, por seis genes (W1, W2, W3, W4, Wm y Wp). Bajo el genotipo W1, la combinación con W3W4 redundante en flores de color morado oscuro, W3w4 presenta flores moradas pálidas o con coloración púrpura en la base del pétalo, w3W4 produce flores púrpuras y w3w4 tiene flores casi blancas (Hartwig y Hinson, 1962). En genotipos con combinación de alelos W1w3w4, el color de la flor fue indistinguible con la combinación que produce flores blancas bajo muchos ambientes, sugiriendo que los ambientes afectan el color de la flor en esa combinación de alelos (Hartwig y Hinson, 1962). Yan et al. (2014) describieron dos nuevas variantes (casi blanco y púrpura claro), concluyendo que la pérdida completa de función del gen DFR2 genera flores casi blancas, y que un nuevo alelo del locus W4 (lp) regula flores levemente enrojecidas. El color de la flor puede interferir en la orientación de las abejas.

Hay dos tipos de hábitos de crecimiento, íntimamente vinculados a la iniciación floral en soja (Guard, 1931; Dzikowski, 1936; Williams, 1950). Comúnmente, los dos tipos se denominan indeterminados y determinados. En el tipo de hábito indeterminado, el brote terminal continúa creciendo durante la fase reproductiva, después del surgimiento de las vainas. En este tipo, las inflorescencias son racimos axilares (Figura 11a) de la planta que, en la madurez, tienen una distribución de vainas que disminuye cerca de la extremidad del tronco o de las ramas. Finalmente, la varilla parece tener una inflorescencia terminal que, en realidad, está compuesta por una o dos inflorescencias axilares, que se vuelven muy cercanas, en virtud de los entrenudos cortos en la punta del vástago.

El segundo tipo es el hábito determinado, en el cual la actividad vegetativa de la yema terminal cesa cuando se convierte en una inflorescencia (Figura 11b), en la etapa R2. Este tipo presenta tanto racimos axilares como uno terminal, con vainas bien distribuidas a lo largo del vástago, así como un conjunto denso de vainas en la raíz terminal del tronco.

El nudo de la primera flor está relacionado con el estadio de desarrollo de la planta. Los nudos de los cotiledones, de las hojas primarias y de las primeras dos o tres hojas trifolioladas son generalmente vegetativos, por lo que las primeras flores aparecen a partir de los nudos cinco o seis, dependiendo del cultivar, de las condiciones ambientales y de las prácticas culturales. Una vez iniciada la floración, las flores surgen progresivamente hacia el extremo superior del tronco principal, así como hacia las puntas de las ramas laterales, cuando existen.

Tanto el inicio como la duración de la floración son controlados genéticamente, pero esta característica es influenciada por la época de siembra y la latitud. En los cultivares más antiguos, la floración podía extenderse entre 3 y 5 semanas para cultivares determinados, con una duración aún más larga para las indeterminadas (Borthwick y Parker, 1938; Hardman, 1970).



Figura 11. Floración de la soja: inflorescencia axilar y terminal. A) Inflorescencia en la axila del tallo de la soja B) Inflorescencia terminal.

ESTRUCTURA DE UNA FLOR DE SOJA

La flor de soja es una papilionácea típica, con un cáliz tubular, compuesto por sépalos en cinco lóbulos desiguales y una corola de cinco partes, que consiste en a) una pétala bandera posterior; B) dos pétalos ala laterales; C) dos pétalos quilla anterior. Los pétalos están en contacto entre sí, pero no constituyen una estructura fundida única.

Cuando una yema en la axila de una hoja trifoliolada desarrolla una inflorescencia, el pedúnculo permanece con la misma anatomía, incluyendo epidermis, córtex, endodermo, tejido vascular y crecimiento secundario considerable a partir del cambium vascular (Dzikowski, 1937). En el desarrollo de una inflorescencia, la bráctea de cada flor es homóloga a una hoja trifoliolada y las dos bractéolas son homólogas a los folíolos que se desarrollan normalmente, en la base de cada rama. Después de formar los primordios de las bractéolas, el meristema apical de la flor origina a los órganos florales.

Los 10 estambres que componen el androceo forman dos grupos. En el grupo mayor, los filamentos de nueve de los estambres se funden en una sola estructura, mientras que el estambre posterior permanece separado.

El único pistilo es unicarpelar y tiene uno a cuatro óvulos, alternados a lo largo de la sutura posterior (Carlson y Lester, 2004) y muy raramente puede tener 5 o mismo 6 óvulos. El estilo es aproximadamente la mitad de la longitud del ovario, curvado hacia atrás, en dirección al estambre posterior (libre) y termina en un estigma capitado. Las Figuras 12 e13 muestran ejemplos de flores de la familia de la soja (Fabaceae), identificando sus partes. La Figura 14 muestra una vista transversal de las estructuras de la flor de soja y la Figura 15 muestra una vista esquemática, longitudinal, de una flor de soja.

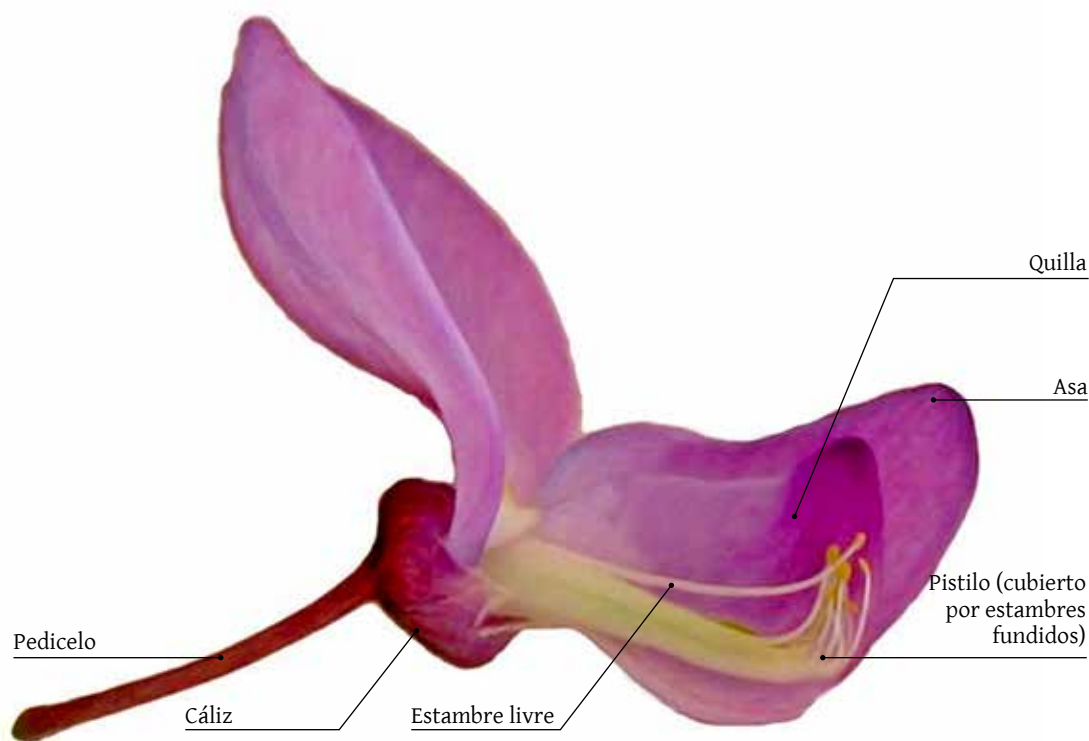


Figura 12. Estructura de una flor típica de la familia Fabaceae.

En el pistilo y en la superficie exterior del tubo del cáliz, de las brácteas y bractéolas, pueden encontrarse tricomas, los cuales no se observan en los pétalos o estambres. Al principio del proceso, la futura flor, o primordio floral, surge como un botón en la axila de la bráctea. Los sépalos constituyen el primer espiral de órganos florales que se desarrollan. El lóbulo anterior del sépalo abaxial aparece primero en el lado abaxial del primordio floral y es seguido, en rápida sucesión, por los dos lóbulos laterales y, finalmente, por los dos lóbulos posteriores adaxiales. Rápidamente, las bases de estos lóbulos se amplían y se funden, creando el tubo del cáliz.

Todos los órganos de la flor se desarrollan rápidamente, con la excepción de los pétalos, que no se alargan mucho hasta que las anteras dispongan de microsporangios bien desarrollados. El tubo estaminal, el estambre libre y el estilo se alargan al mismo ritmo, en tiempos similares, de modo que las anteras maduras se agrupan alrededor del estigma. En ese instante, los pétalos crecen muy rápidamente, luego superando el cáliz, estambres y pistilo, haciendo la flor visible.

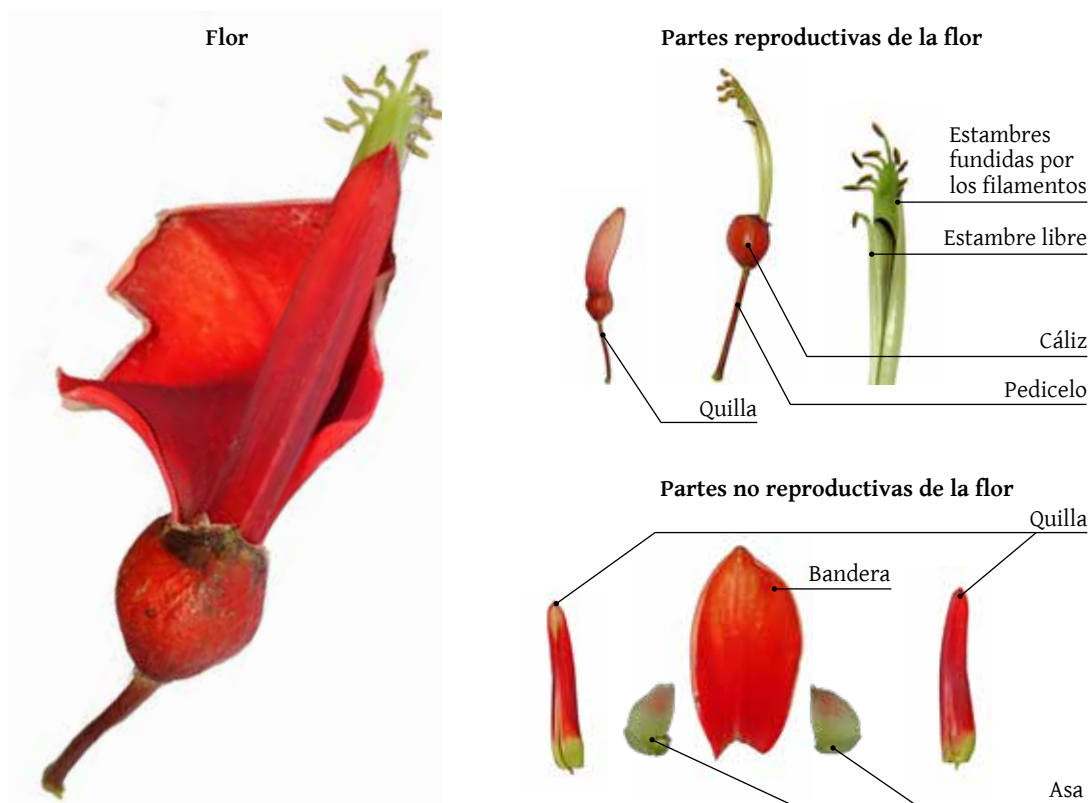


Figura 13. Flor de *Erythrina crista-galli* (familia Fabaceae), con las estructuras típicas de flores de esta familia.



Figura 14. Visión superior de los principales componentes de una flor de soja.

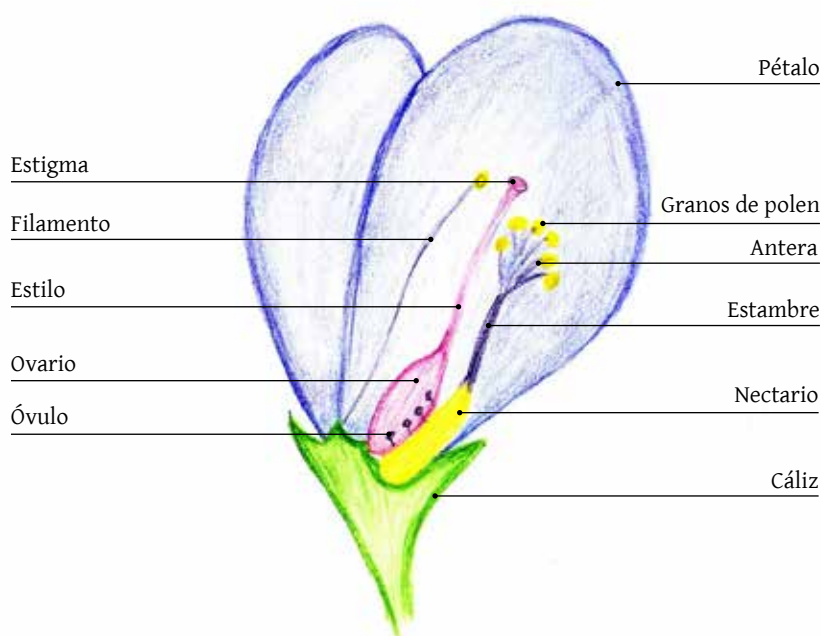


Figura 15. Representación esquemática de una flor de soja incluyendo el nectario.

Antes de la fusión de los márgenes del pistilo, dos a cuatro primordios de óvulos se producen alternadamente y se desarrollan simultáneamente sobre la superficie interior de los márgenes de la placenta (Guard, 1931; Pamplin, 1963). Cada uno de los óvulos se vuelve campilótropo, con su extremo micropilar apuntando arriba, hacia el estigma.

El nectario se hace visible unos 10 días antes de la antesis, como un borde de tejido entre las bases del pistilo y de los estambres. En el momento de la antesis, el nectario discoide, totalmente formado, mide entre 0,2 y 0,4 mm de altura, circundando la base de la vaina estaminal (Carlson, 1973; Erickson y Garment, 1979).

Las estomas del nectario son ligeramente ovales y se concentran en cada lado del retroceso adaxial del nectario, en el lugar donde se conecta el filamento del estambre libre. La mayoría de las estomas están ubicados en el borde de la superficie ventral interna del nectario, ocasionalmente en grupos de dos o tres. En la porción abaxial hay apenas algunos estomas (Erickson y Garment, 1979). Waddle y Lersten (1973) observaron que los nectarios son, en gran parte, vascularizados por ramificaciones que emanan del floema, a partir de la base estaminal.

Se verifica por la estructura anatómica que el nectario está asociado con los estambres. No es una asociación aleatoria, pero deliberada, para forzar los insectos a tener contacto cercano con los estambres, para obtener el néctar. Por el contacto, el cuerpo de los polinizadores se cubre con polen, transportado al estigma de la misma flor (flores perfectas) o a la flor fe-

menina en flores monoicas o dioicas. La Figura 16 muestra los granos de polen de soja bajo el microscopio. La Figura 17 muestra una abeja doméstica, destacando la corbícula en la tibia del último par de patas, donde la abeja deposita el polen para ser llevado a la colmena.

Foto: K. Raja Reddy /Mississippi State University



Figura 16. Granos de polen al microscopio.

Foto: Decio Luiz Gazzoni



Figura 17. Abeja cargando una pelota de polen en la corbícula, ubicada en su tibia.

Robacker et al. (1983) estudiaron el comportamiento de plantas de soja cultivadas con variaciones de la temperatura del aire (diurna y nocturna), temperatura del suelo y concentraciones de N, P y K en el suelo para investigar posibles efectos de las condiciones ambientales sobre las características de las flores (el número de flores, la intensidad del color, la apertura, el tamaño, la secreción de néctar y la emanación del aroma) en la atracción de la soja a las abejas. La mayoría de las características de la flor varía en estrecha asociación con el cambio de la temperatura diurna del aire de 20 a 24° C, alcanzando los valores máximos a 28° C, posteriormente disminuyendo a 32° C, con excepción del tamaño de la flor y de la secreción de néctar, que continuaran aumentando hasta la temperatura de 32° C. Se analizaron dos componentes del aroma de la flor y se observó que la emanación de un componente aumentó, mientras que la del otro disminuyó, con el aumento de la temperatura del aire. La hipótesis sugerida por Robacker et al. (1983) es que los dos productos químicos del aroma pueden transmitir información a los polinizadores, en cuanto a la receptividad y adecuación nutricional de las flores.

Tanto la producción como la apertura de flores respondieron linealmente a la temperatura nocturna del aire en el ambiente en que las plantas fueron cultivadas, alcanzando valores más elevados en las mayores temperaturas (22 y 26° C) cuando se cotejaron con las temperaturas más bajas (14 y 18° C). La producción de flores también respondió de forma lineal a la temperatura del suelo, alcanzando valores más elevados en las mayores temperaturas (28 y 32° C), en comparación con las temperaturas más bajas (16 y 20°C, acorde al estudio de Robacker et al. (1983).

De dos niveles de fertilización de nitrógeno (75 y 175 ppm) y fósforo (15 y 30 ppm) probados, el nivel más alto de N estimuló una mayor producción de flores, aumentó el tamaño de la flor y la secreción de néctar, mientras que el nivel más alto de P disminuyó las mismas tres características florales (Robacker et al, 1983). Por otro lado, los menores niveles de N y los niveles más altos de P promovieron una mayor apertura de flores.

En su estudio, Robacker et al. (1983) concluyeran que el atractivo de las plantas de soja para las abejas varía en función de las características de las flores y las condiciones ambientales. Se observó una mayor atracción de abejas para las plantas cultivadas a una temperatura del aire diurna de 28° C, temperatura del aire nocturno entre 22 y 26° C y con el nivel más alto de N, combinado con el nivel más bajo de P.

Severson y Erickson (1984) investigaron las características del néctar de 17 cultivares de soja para evaluar la preferencia de forraje por abejas domésticas. Los autores verificaron que las flores permanecían abiertas sólo por un día y la secreción de néctar ocurrió entre las 9h y las 15h. La producción de néctar por flor varió de 0,022 a 0,127 µL entre las cultivares, mientras

que el contenido total de carbohidratos en el néctar varió de 0,301 a 1,354 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$. Se observó una gran variación en el contenido de los azúcares totales e individuales. El contenido de carbohidratos totales por flor varía de 16 μg a 134 μg , mientras que el contenido de fructosa, glucosa y sacarosa varía de 42 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ a 314 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$, de 43 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ a 262 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ y de 97 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ a 986 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$, respectivamente.

Las proporciones de fructosa: glucosa: sacarosa entre las cultivares se distribuyó en una serie continua relativamente amplia, desde aquellas con bajo contenido de sacarosa (alrededor de 1,2: 1,0: 1,4), hasta las que presentaron alta proporción de sacarosa (alrededor de 1,2: 1,0: 6,7).

Severson (1983) encontró diferencias significativas entre cultivares con flores moradas y blancas, para los niveles de fructosa y de glucosa, cantidad de néctar por flor y carbohidratos totales por flor. Él observó que los cultivares con flores blancas tenían un contenido de carbohidratos más uniforme por flor a lo largo del día, en comparación con las de las flores moradas. Sin embargo, se observó que los niveles de fructosa y glucosa variaron significativamente en función del día, la hora del muestreo y la temperatura, mientras que el contenido de sacarosa de cultivares de flores moradas varía sólo con la hora del día.

Las características del néctar de soja de las cultivares Centennial y Coker 237, cultivadas en Marion (AR, EE.UU.) fueron analizadas durante los años 1980 y 1981 por Severson (1983). La secreción de néctar disminuyó con el tiempo y con aumento de la temperatura, mientras que la fructosa, la glucosa, la sacarosa y el contenido total de carbohidratos de la planta y por flor, aumentó con el transcurso del tiempo de floración y con la temperatura. También observó que los factores ambientales que promueven el estrés de las plantas parecen influenciar la proporción de los componentes de la fracción de carbohidratos del néctar. Por ejemplo, la deficiencia hídrica promovió una disminución en el contenido de sacarosa y un aumento de cuatro veces en los niveles de fructosa y de glucosa.

Severson (1983), también, estudió el atractivo de soja 'Bragg', 'Centenario', 'Coker 237' y 'Davis' en experimentos con jaulas. Los resultados indicaron que las abejas presentaron mayor fidelidad a 'Centennial' y 'Davis' que a 'Bragg' y 'Coker 237'. Sorprendentemente, la mayor atracción de las abejas no estaba correlacionada con características del néctar, ya que los cultivares Coker 237 y Bragg producen un néctar químicamente más atractivo y en mayor volumen que Centennial o Davis. El autor teoriza que la atracción inicial de las abejas para las flores de soja sería determinada por componentes volátiles florales y, en el caso, 'Centennial' y 'Davis' producirían un espectro de volátiles más atractivo en cantidad y / o calidad que 'Bragg' o 'Coker 237'.

Las flores de soja tienen un período corto de viabilidad para la polinización y la fecundación, lo que condiciona el forraje por abejas, que está altamente correlacionado con la disponibilidad de polen y néctar. De acuerdo con Free y Williams (1973), la concentración de azúcar en el néctar determina la frecuencia de visitantes, mientras que el volumen limita la cantidad de abejas forrajeras que visitará el cultivo. En las condiciones de Ortigueira, PR, Brasil, la visita de las abejas a las flores de soja ocurre entre las 9h y las 15h y entre las 9h y las 13h, en Sorriso, MT, Brasil (Gazzoni, 2013). El pico de esas actividades y el tiempo que las flores permanecen abiertas varía entre cultivares y por el efecto de la condición ambiental local.

La intensidad de forraje por abejas está relacionada con las características nutricionales y el volumen de néctar (Heinrich, 1979; Hagler, 1990) y en particular con el perfil de azúcares del néctar (Waller, 1972; Abrol y Kapil, 1991; Abrol, 2012). Erickson (1984) y Delaplane y Mayer (2000) observaron que el contenido de azúcar total en el néctar de flores de soja varía de 37 a 45%, verificando también un aumento del contenido de carbohidratos y disminución del volumen de néctar de acuerdo con la hora del día y la temperatura.

El volumen de néctar en cada flor varió significativamente entre los cultivares de soja (0,2 a 0,5 μ L) y el aumento de la temperatura, como observó Severson y Erickson (1984). Los autores no verificaron diferencias aparentes en las características del néctar entre los cultivares de flores blancas o púrpuras. La hora del día fue el principal factor a afectar las características del néctar de soja, pues los niveles de fructosa, glucosa, sacarosa y el total de carbohidratos en el néctar aumentó a lo largo del día, mientras que el volumen de néctar por flor disminuyó. Las variaciones entre días y en relación al cambio de temperatura fueron menores que el efecto de la hora de muestreo. Los autores también observaron diferencias en las características del néctar entre los cultivares lo que podría establecer preferencias de forraje por las abejas.

ABSCISIÓN DE FLORES, VAINAS Y SEMILLAS DE SOJA

Diversos estudios relatan que una planta de soja produce muchas más flores que aquellas que efectivamente evolucionan hasta vainas. De 20 a 80% de las flores sufren un proceso de abscisión, dependiendo de las condiciones ambientales y genéticas (Van Schaik y Probst, 1958; Hardman, 1970; Hansen y Shibles, 1978; Dall'Agnol, 1980; Wiebold et al, 1981). La mayoría de los cultivares con muchas flores por nudo tienen un mayor porcentaje de abscisión de las flores que aquellas con pocas flores por nudo.

La abscisión no está restringida a las flores y también puede suceder con las vainas. Puede ocurrir desde el momento de la iniciación de los brotes florales, durante el desarrollo de

órganos florales, en el momento de la fertilización, durante la fase precoz del embrión, o en cualquier fase de desarrollo de los cotiledones. La abscisión de flores ocurre con más frecuencia de 1 a 7 días después del inicio del florecimiento (estadio R1) (Williams, 1950; Kato y Sakaguchi, 1954; Kato et al, 1955; Pamplin, 1963) y en la formación de vainas, después del florecimiento (Carlson y Lersten, 1987). Normalmente, las primeras y las últimas flores son las más susceptibles a la abscisión, pero incluso después de R3 algunas de las semillas o incluso vainas enteras pueden abortar (Zhang y Smith, 1999).

Al parecer, la planta produce más flores que las reservas de fotosintatos que podría producir, siendo que las reservas son esenciales para la producción de vainas y semillas. Un equilibrio dinámico y continuo parece estar permanentemente en curso, actualizando la capacidad de la planta para generar la cantidad máxima de semillas viables con vistas a la perpetuación de la especie. No hay informes de insectos plagas que provoquen abscisión de flores de soja más allá de lo que el proceso natural produce normalmente. Esta hipótesis concuerda con la conocida tolerancia de la planta de soja para ataques de insectos plagas, incluso durante la fase reproductiva del cultivo.

Hansen y Shibles (1978) constataron que, en dos cultivares indeterminados, la abscisión fue mayor en la parte inferior de los vástagos, habiendo mayor retención y producción de vainas en la porción media de las plantas. En contraste, en 11 cultivares determinados, más vainas se desarrollaron en el tercio superior de la copa y la abscisión aumentó en las porciones inferiores (Weibold et al., 1981).

Es importante señalar que Abernathy et al. (1977) relatan que la falla de fertilización es insignificante como causa de abscisión floral en soja. En su mayoría, las flores abortadas estaban fertilizadas, con la presencia de proembriones que habían pasado por dos o tres divisiones celulares. En consecuencia, la abscisión no se correlacionaría con la mayor o menor visita de polinizadores.

Además de las flores, también los óvulos individuales o los ovarios enteros pueden abortar. Kato y Sakaguchi (1954) observaron que el óvulo basal, que es el último a ser fertilizado, sería más a menudo abortado. Además, el óvulo terminal aborta en frecuencia más alta, debido a su menor capacidad para competir por el agua disponible.

A pesar de su reconocida resistencia al ataque de insectos plagas, uno de los períodos más susceptibles a sus daños, es el inicio de la formación de vainas (R3). Una sola punción de un chinche puede abortar una semilla o una vaina entera, porque las estructuras son muy pequeñas y sensibles.

DESARROLLO DEL ESTAMBRE Y DEL ÓVULO

El primer espiral de cinco primordios de estambres surge poco después del inicio de los primordios de los pétalos, seguida rápidamente por el segundo espiral. La secuencia de desarrollo es la misma para cualquiera de los espirales de estambres. Cada primordio de estambre contiene una masa más o menos homogénea de células, rodeada por una capa de la protoderme. Conforme el estambre se desarrolla, su porción apical forma una antera compuesta de cuatro lóbulos y un filamento corto (Figura 18).

Foto: Decio Luiz Gazzoni



Figura 18. Flor de soja: Detalle de los estambres fundidos envolviendo el pistilo y las anteras cubriendo el estigma, con los granos de polen recubriendo a ambos.

Cada lóbulo de la antera consiste en una región central de células arcasporales (esporógeno primario), periféricamente delimitadas por cuatro a seis capas de células derivadas de divisiones periclinales de la protodermis. Estas capas exteriores maduran y se transforman, posteriormente, en la epidermis, endotecio, capas parietales y alfombra. En dirección al centro de la antera, el arcospio se conecta al tejido conectivo, en el cual también ocurre la unión del estambre aislado.

Palmer et al. (1978) determinaron el número medio de granos de polen de plantas fértiles (Msl) y el número medio de micrósporos cenocíticos de plantas masculinas estériles (msl, msl) en soja. Se realizaron comparaciones entre el número medio de granos de polen y el número medio de micrósporos cenocíticos con respecto al ambiente donde las plantas fueron cultivadas y la posición del estambre en la flor. Según los autores, la producción de polen de plantas fértiles varía de 374 a 760 granos de polen por antera.

El óvulo de soja tiene dos integumentos (bitegmentados) y ambos - óvulo y saco embrionario - se doblan sobre sí mismos (campilótropo). Los megasporos se forman en el nucelo, que es la masa celular central del cuerpo del óvulo que contiene la bolsa embrionaria (Prakash y Chun, 1976). Un máximo de cuatro óvulos surge, inicialmente, como pequeñas masas de tejido sobre la placenta en lados alternados de la sutura posterior del pistilo unicarpelar.

Las células de un primordio de óvulo están cubiertas por una capa única de protoderme. En hasta dos días después del inicio de la formación del óvulo, varias células arcosporales hipodérmicas son distinguibles. Estas células son más grandes que las vecinas y tienen una coloración más intensa del citoplasma. Con el desarrollo, una de las células arqueales supera a las otras en tamaño y se convierte en el megasporocito funcional. Las células vecinas de la arquería se vuelven menos prominentes, asemejándose al resto de las células del óvulo en formación. Las divisiones periclinales en la región de la hipoderme producen dos capas parietales del nucelo entre el megasporocito alargado y la epidermis del óvulo.

En el momento de la fecundación, el nucelo envuelve la bolsa embrionaria, pero sólo la epidermis permanece intacta en la extremidad micropilar, en contacto directo con el tegumento externo (Pamplin, 1963). A medida que la semilla se desarrolla después de la fertilización, el nucelo se rompe en la extremidad micropilar, exponiendo la bolsa embrionaria, de modo que el suspensor del embrión quede en contacto directo con la epidermis del tegumento externo. La extremidad chalazal del nucelo persiste por varios días, pero, debido al desarrollo del endosperma, ocurre su obliteración completa unos 14 días después de la fertilización (Pamplin, 1963).

POLINIZACIÓN DE LAS FLORES DE SOJA

Con la polinización, los estambres diadelfos (fundidos) se elevan para que las anteras formen un anillo alrededor del estigma. Así, el polen se derrama directamente sobre el estigma, resultando en un elevado porcentaje de autofecundación (Williams, 1950), la cual generalmente ocurre en el día inmediatamente anterior a la apertura total de la flor (Dzikowski, 1936). La mayoría de las referencias bibliográficas indican que la polinización cruzada en la soja se limita al 4%.

La fertilización se inicia cuando el grano de polen germina y forma un tubo polínico que crece en el interior del estilo hacia el saco embrionario, penetrando en el óvulo a través de una apertura llamada micrópilo. El crecimiento del tubo polínico requiere enzimas proteolíticas, que digieren el tejido del estilo. La célula generadora del grano de polen sufre

mitosis para producir dos células de esperma. Una vez alcanzado el saco embrionario, un espermatozoide se une con el huevo para formar un cigoto, mientras que la otra célula de esperma se une a los dos núcleos de la célula central, para formar el tejido triploide llamado endosperma.

El estigma húmedo es recubierto en su parte superior por una película proteica que se origina de la cutícula. La función más probable de la película es impedir la desecación del exudado lipídico, presente en el extremo distal del estigma y, también, para confinarlo en la superficie del estigma. Se especula que también puede contener factores de reconocimiento del polen, para facilitar la fertilización (Cheung et al., 1995).

Erbar (2003) refiere que el tejido del estigma se compone de papilas con salientes laterales que se anastomosan entre sí. Las papilas ocupan el extremo distal del estigma y secretan la mayor parte del exudado del estigma. En ellos se sitúan entre uno y tres círculos de papilas libres sin salientes, que también son secretoras.

También acorde a Erbar (2003), existen innumerables canales llenos de exudado en el estigma y en el estilo. Los tubos polínicos crecen en esos canales, que proporcionan nutrición y orientación mecánica para los mismos. En la base del estigma, en la zona de transición entre el estigma y el estilo, ocurre un aumento gradual en la cantidad de exudado entre las células, excepto en el centro del estilo. Estas células forman parte del tejido del estilo, secretando un exudado de apariencia similar al del estigma.

El polen generalmente germina en la superficie de la película que recubre el exudado del estigma. La germinación, también puede ocurrir en los espirales inferiores de las papilas, pero cuando esto ocurre, los tubos se dirigen inicialmente al estigma, posteriormente creciendo en el interior del estilo.

Aunque muchos granos de polen se depositan sobre el estigma, y la mayoría de ellos germina y crece en el espacio entre el estigma y el inicio del estilo superior, la mayor parte atrofia y muere antes de alcanzar el ovario. Sólo algunos tubos polínicos alcanzan el lóculo y compiten para fertilizar los óvulos (Herrero y Hormaza, 1996).

Después de la germinación, los tubos de polen crecen entre las células del tejido del estilo. El tejido del ovario forma un obturador secretor, en la parte superior del cual los tubos de polen crecen hacia los óvulos (Erbar, 2003). Su exudado es péctico, lo que posiblemente controla la dirección del crecimiento del tubo polínico quimiotáticamente (Cheung et al., 1995). Durante el crecimiento del tubo polínico hacia el óvulo, la célula generativa se divide y forma dos gametos masculinos, que son los espermatozoides.

Finalmente, el tubo polínico crece a través del micrópilo del óvulo, entre las células de la epidermis nucelar y entra en el aparato filiforme de la sinergia degenerada. Aquí, el extremo del tubo polínico se rompe, liberando las dos células espermáticas. Una célula espermática se funde con el óvulo y forma el cigoto diploide constituyendo la célula inicial del embrión, mientras que la otra célula de esperma se une a los núcleos secundarios formando el núcleo primario del endosperma (Ray et al., 1997). Rustamova (1964) observó que el tiempo transcurrido entre la polinización y la fertilización varía entre 8 y 10 h. Así, en el día de la apertura total de la flor es probable que la fertilización y fecundación se produjo el mismo día o, tal vez, un día después.

La planta de soja se considera cleistogámica, es decir, pertenece al grupo de plantas auto polinizadas. La polinización cruzada en el cultivo de soja es mediada por los polinizadores, especialmente las abejas (Figuras 19 y 20). Los estudios más antiguos sobre el tema indicaron tasas de polinización cruzada en la soja de tan solamente 0,04% en Wisconsin (EEUU), con diferentes cultivares de soja en filas adyacentes y en diferentes localidades (Woodworth, 1922). La tasa varía entre el 0,18 y el 0,70% en Virginia (EEUU), en años sucesivos (Garber y Odland, 1926) y fue de menos del 1% en Iowa y Maryland (EEUU) (Weber y Hanson, 1961).

De acuerdo con Ahret y Caviness (1994), basado en una media de 2 años, la polinización cruzada varía entre un mínimo de 0,09% para cultivar Walters, hasta un máximo de 1,63% para 'Brim'. Los mismos autores afirman que los cultivares difieren significativamente en la extensión de la polinización cruzada y hasta el 2,5% de cruces pueden ocurrir en cultivares de los grupos de maduración IV, V y VI (clasificación utilizada en los EE.UU.) en algunos ambientes, donde poblaciones adecuadas de polinizadores adecuados están y las demás condiciones son favorables.

En Brasil, la dispersión de polen en plantas de soja fue relatada por Abud et al. (2003), observando que la tasa máxima de transferencia de polen de cultivares transgénicos, en líneas adyacentes fue, en promedio, del 0,45%. Cuando las distancias eran mayores, la tasa se redujo drásticamente. Si se colocó una línea de soja entre otras dos evaluadas, la polinización cruzada varió de 0,04 a 0,14%, disminuyendo a cero cuando 11 líneas (6,5 m entre sí) separaron las líneas en evaluación. Chiari et al. (2011) encontraron una gama de tasas de polinización cruzada, con un mínimo del 0,2% y picos del 2,67% en soja cultivada en jaulas con y sin la presencia de abejas africanizadas en su interior.



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



Figura 20. Abeja cubierta por granos de polen.

Los detalles del desarrollo del óvulo y de la flor de la soja se presentan en la Cuadro 2.

Cuadro 2. Cronología del desarrollo del óvulo y de las flores de soja

Días antes de la antesis	Eventos morfológicos y anatómicos
25	Iniciación de los primordios florales en las axilas o brácteas
25	Diferenciación de los sépalos
20-14	Iniciación de los pétalos, estambres y carpelos
14-10	Iniciación de los óvulos, maduración de los megasporocitos, meiosis, cuatro megásporas presentes.
10-7	Iniciación de la antera, diferenciación de las células arquesporales masculinas, meiosis, microsporogénesis.
7-6	Megásporo funcional entra en la primera división mitótica.
6-2	La segunda división mitótica resulta en cuarto sacos embrionarios nucleados. La tercera división mitótica resulta en ocho bolsas embrionarias nucleadas. Las paredes celulares se desarrollan alrededor de las antípodas y de los huevos, formando una bolsa embrionaria con siete células y ocho núcleos. Los núcleos polares se funden. Las células antípodas comienzan a degenerar. Los nucelos empiezan a desintegrar por la región micropilar, al lado de las bolsas embrionarias. Un haz vascular único en el óvulo se extiende de la chalaza al funículo, juntándose con el haz carpelar.
1	La bolsa embrionaria continúa creciendo, las células antípodas se desorganizan, haciendo difícil su identificación. Las sinérgides presentan un aparato filiforme; una sinérgide degenera. La alfombra en la antera prácticamente desaparece. Los granos de polen maduran y algunos germinan. El nectario circunda el ovario y alcanza la máxima dimensión.
0	Las flores se abren, normalmente en el día de la fertilización. El cigoto permanece en reposo. El núcleo del endosperma primario inicia la división. Se inicia el colapso del nectario.

Fuente: Carlson y Lerster (1987). Los tiempos presentados se refieren a una compilación de datos de diversas cultivares de soja, estudiados por Carlson (1973), Kato et al., (1954), Murneek y Gomez (1936), Pamplin (1961) y Prakash y Chan (1976). La secuencia de desarrollo es esencialmente la misma independiente de cultivar, pero el número de días varía con las condiciones ambientales y la carga genética de la cultivar. Los cultivares modernos seguramente tienen tiempos diferentes que varían de acuerdo a la latitud, temperatura y presencia o ausencia de estreses bióticos o abióticos.

EMBRIÓN, ENDOSPERMA Y DESARROLLO DE LA SEMILLA

Después de la fecundación, con el surgimiento de las vainas, la planta de soja se vuelve mucho más susceptible al ataque y consecuentes daños causados por insectos-plaga, especialmente aquellos que se alimentan directamente de vainas y semillas. Una vez fertilizado, la vacuola en el cigoto se vuelve más pequeña y, finalmente, desaparece completamente después de la

primera división celular, lo que ocurre aproximadamente 30 horas después de la polinización (Pamplin, 1963; Rustamova, 1964).

Soueges (1949) describió la embriogénesis de la soja a partir de la primera división del cigoto, hasta las etapas iniciales de cotiledones. La primera división del cigoto es transversal. La célula apical, frente a la célula central, se convertirá en el embrión. La célula basal, frente al microfilo, forma el suspensor, una estructura efímera que ayuda en el crecimiento del embrión en las fases iniciales. Las sucesivas divisiones de la célula apical producen el proembrión en cerca de 3 días, con forma esférica. El proembrión es aproximadamente del mismo tamaño que el suspensor, éste de forma cónica. Un protodermo bien definido se desarrolla en el proembrión, cerca de 5 días después de la fertilización (Figura 21).

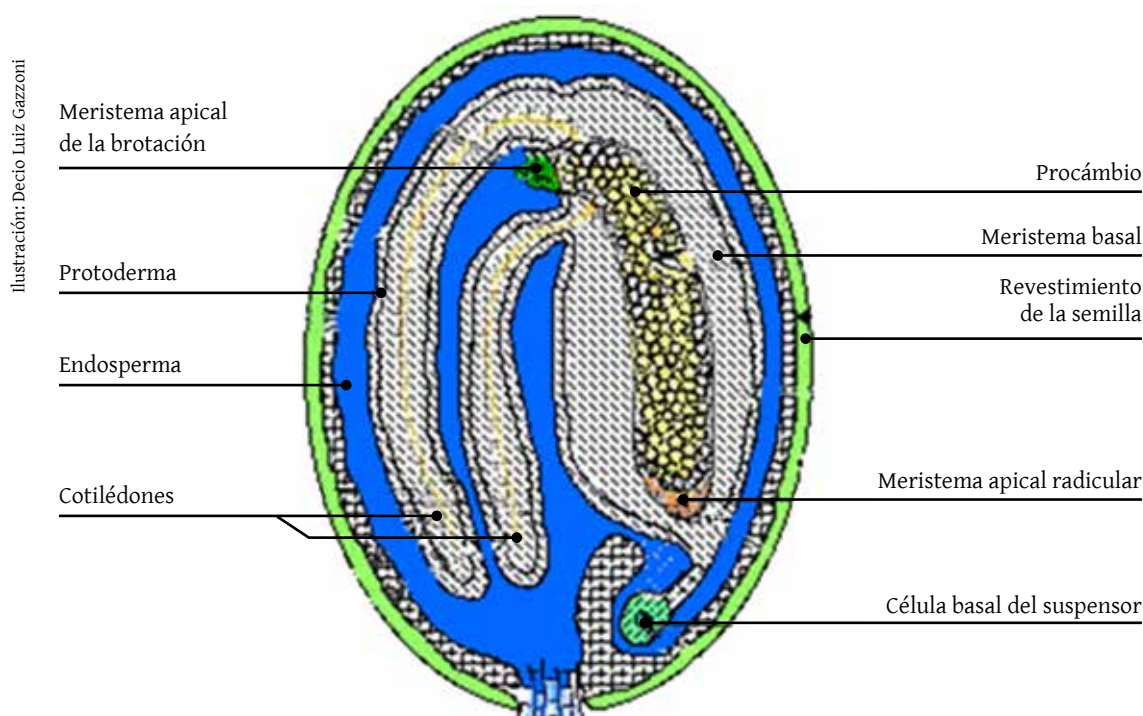


Figura 21. Desarrollo del embrión, semilla y endosperma.

Unos 6 a 7 días después de la fertilización, divisiones localizadas en lados opuestos del proembrión, justo debajo del protoderma, inician la formación de los cotiledones. Pamplin (1963) observó que el cotiledón en el lado chalazal del embrión es, aparentemente, el primero en aparecer, pero rápidamente es seguido por la iniciación del segundo cotiledón, que crece y rápidamente alcanza el mismo tamaño que el primer cotiledón. Con el desarrollo de los cotiledones, hay una rotación gradual de modo que el embrión, con sus cotiledones, gira en ángulo de 90°. A continuación, los cotiledones asumen la posición que ocuparán en la semilla madura, con sus superficies internas formando un plano paralelo con los laterales del óvulo.

De acuerdo con Soueges (1949), en esa fase los cotiledones presentan contornos circulares, pero crecen rápidamente a lo largo de los bordes, especialmente para el extremo chalazal del óvulo. Esto resulta en un estiramiento acentuado de los cotiledones, dándoles su forma típica reniforme. Diez a 12 días después de la fertilización, los tejidos del hipocótilo están bien estructurados y consisten en protodermo, meristema fundamental de la corteza y procambio. Los derivados de la hipófisis formaron los primordios de la raíz, que hasta el momento de la germinación permanecen limitados a una pequeña área al final del hipocótilo, un poco por encima del punto de unión del suspensor (Pamplin, 1963).

El epicótilo se inicia simultáneamente con los dos cotiledones, a partir de un meristema residual existente entre ellos. Pamplin (1963) señala que el epicótilo aparece por primera vez como un aglomerado alargado de células de coloración más intensa y localizado entre las bases de los cotiledones. La capa de células más externas se convierte en la túnica. Cerca de 14 días después de la fertilización, el epicótilo forma el primordio de las dos hojas primarias en ángulo recto con el punto de unión de los dos cotiledones. Las hojas primarias continúan aumentando por cerca de 30 días, hasta alcanzar su tamaño máximo, con la característica pluma de la semilla madura.

El primer primordio foliar trifoliolado, que está totalmente diferenciado cerca de 30 días después de la fertilización, se ubica cerca de la base de las dos hojas unifoliadas y permanece con tamaño reducido y sólo retoma el desarrollo en la germinación.

Paralelamente al desarrollo del embrión ocurre, también, el desarrollo del endosperma, en que su núcleo primario se divide casi inmediatamente después de la fertilización. En el momento de la división del cigoto el endosperma ya presenta varios núcleos libres (Pamplin, 1963; Prakash y Chan, 1976). Las divisiones de los núcleos del endosperma ocurren en ciclos simultáneos en los días que siguen a la fertilización. Los núcleos y el citoplasma común del endosperma se desplazan a la periferia del saco embrionario por el desarrollo de una gran vacuola en el centro de la masa del endosperma. Los núcleos libres del endosperma se distribuyen dentro del citoplasma.

Al cabo de cinco días después de la fertilización, el endosperma comienza a desarrollarse alrededor del embrión, en la porción micropilar del saco embrionario y, después de 8 días, el embrión, cordiforme, se presenta completamente inmerso en el endospermo celular (Takao, 1962; Meng-Yuan, 1963; Prakash y Chan, 1976). Las paredes celulares del endosperma se desarrollan gradualmente hacia el extremo chalazal del saco embrionario y, después de 14 días, se extienden hasta el final del extremo chalazal del óvulo.

En el momento de la fertilización, el tegumento interno del óvulo consta de dos a tres capas de células. Después de eso, la división periclinal, especialmente en la porción chalazal del óvulo, resulta en un aumento del espesor del tegumento interno, alcanzando cerca de 10 capas de células. Aproximadamente 10 a 14 días después de la apertura de la flor, la capa más interna del tegumento interno adquiere coloración densa y se diferencia como un endotelio o alfombra tegumentaria que, presumiblemente, tiene una función nutritiva.

El tegumento externo, en el momento de la fertilización, se compone de dos a cuatro capas de células, excepto en la región del micrópilo y del hilo, donde es considerablemente más gruesa (Pamplin, 1963). Después de la fecundación, ocurren divisiones periclinales y el tegumento externo tiene un espesor de 12 a 15 capas de células (Prakash y Chan, 1976). La epidermis del tegumento externo está constituida por células isodiamétricas en el momento de la fertilización. Durante el crecimiento y maduración de las semillas, estas células se alargan radialmente, especialmente cerca del hilo. Las células epidérmicas del funículo, en la región del hilo, también se alargan radialmente, de modo que pasa a existir en el hilo una doble capa de células epidérmicas alargadas y de paredes gruesas. La secuencia de desarrollo y llenado de la semilla en el interior de la vaina se muestra en la Figura 22.

Detalles acerca del desarrollo de las semillas y vainas, después de la fertilización, son presentados en el Cuadro 3.



Figura 22. Secuencia de desarrollo de la semilla de soja: los granos más pequeños son más sensibles a los daños de insectos-plagas.

Cuadro 3. Cronología del desarrollo de semillas y vainas de soja.

Días después de la floración	Días después de la floración
0	Zigoto en reposo. Divisiones consecutivas del núcleo del endosperma primario.
1	Proembrión con dos células. El endosperma presenta alrededor de 20 núcleos libres.
2	Proembrión con 4 a 8 células.
3	Diferenciación entre proembrión y suspensor. El endosperma ocupa una capa periférica, con un gran vacuolo en su interior.
4-5	El embrión toma forma esférica, con un gran suspensor. El endosperma que lo circunda es celular, pero el resto es acelular y vacuolado.
6-7	Surgen los primordios de los cotiledones. El endosperma es predominantemente celular.
8-10	Inicio de la rotación de los cotiledones. El procambio aparece en los cotiledones y en el eje embrionario. Todos los tejidos del hipocótilo están presentes. Se presenta el primordio del ápice de la raíz. Todo el endosperma es celular.
10-14	Fin de la rotación de los cotiledones, con su superficie paralela a los laterales de los óvulos. Los cotiledones se alargan hacia la cara chalazal del óvulo. Los primordios de las hojas primarias están presentes. El endosperma ocupa cerca de la mitad de la cavidad de la semilla. Vascularización de la epidermis de la semilla.
14-20	Continúa el desarrollo del embrión y de la semilla. El tejido del endosperma se reduce, asimilado por los cotiledones.
20-30	Las hojas primarias alcanzan su tamaño máximo. El primordial de la primera hoja trifoliolada está presente. Los cotiledones alcanzan el máximo tamaño y el endosperma prácticamente ha desaparecido.
30-50	Progresiva acumulación de materia seca, pérdida de humedad de las semillas y vainas. Maduración de las vainas.
50-80	Maduración de la cosecha

Fuente: Carlson y Lerster (1987). Los tiempos presentados se refieren a una compilación de datos de diversas cultivares de soja, estudiados por Bils Y Howell (1963), Carlson (1973), Fukui y Gotoh (1962), Meng-Yuan (1963), Kamata (1952), Kato et al., (1956), Ozaki et al., (1956), Pamplin (1963) y Suetsugu et al. (1962). La secuencia de desarrollo es esencialmente la misma independiente de cultivar, pero el número de días varía con las condiciones ambientales y la carga genética de la cultivar. Los cultivares modernos seguramente tienen tiempos diferentes que varían de acuerdo a la latitud, temperatura y presencia o ausencia de estrés bióticos o abióticos.

ABEJAS Y SUS RELACIONES CON LAS PLANTAS

NÉCTAR, UN MEDIADOR CLAVE

El néctar es una secreción dulce y acuosa de una planta, que media las interacciones con polinizadores y defensores, a veces protegiendo contra usurpadores o microorganismos, debido a la presencia de compuestos secundarios y proteínas antimicrobianas en su composición (Heil, 2011). El néctar puede ser secretado en prácticamente todos los órganos de la planta (excepto las raíces) y el lugar de la secreción generalmente coincide con su función, a pesar de que nectarios funcionalmente extraflorales (EFN) puedan ser encontrados en el interior de las inflorescencias, aunque sin involucrarse en la polinización (Elias, 1983).

Procort et al. (1996) puntúan que el néctar floral debe ser entendido como una recompensa clave ofrecida por las plantas para sus polinizadores, con el objetivo de atraerlos y obtener su lealtad. Fahn (1979) describe el néctar como un exudado de las plantas, secretado por los tejidos glandulares, que son tan importantes que su estructura y características son ampliamente consideradas en taxonomía vegetal y filogenia.

De acuerdo con Brandenburg et al. (2009) y De La Barrera y Nobel (2004), la mayoría de las angiospermas y algunas especies de gimnospermas producen néctar floral (FN) para atraer polinizadores, cuyo objetivo principal es la adecuada polinización y fecundación cruzada. Por otro lado, el néctar extrafloral (EFN) atrae hormigas, parasitoides y predadores generalistas y sirve como una defensa indirecta contra herbívoros para más de 100 familias de helechos, gimnospermas y angiospermas (Koptur, 1992; Heil, 2008). Muchas plantas producen néctar en ritmos diurnos, parcialmente adaptados para la actividad de consumo (Tilman, 1978; Corbet y Delfosse, 1984; Heil et al, 2000; Kuo y Pate, 1985).

Heil (2011) menciona que, aunque no está claro si es posible a las plantas ajustar la secreción *de novo* del néctar, una reabsorción de FN fue inequívocamente demostrada (Nepi y Stpiczynska, 2008). Con métodos diferentes, Pederson (1958) y Ziegler y Lütge (1959) demostraron la reabsorción del néctar y su distribución a otros órganos de la planta, lo que incluía estudios con sacarosa y glutamina marcadas con ^{14}C , aplicados artificialmente. La reabsorción de FN no consumida parece ser común, pero este fenómeno aún no se ha demostrado para EFN (Nepi y Stpiczynska, 2008).

La reabsorción de néctar no secretado por el nectario floral se ha relacionado con la muerte celular programada en el tejido del nectario, mientras que el floema permanece activo, resultando en cambios en las relaciones fuente-dreno (Kuo y Pate, 1985; Gaffal et al., 2007). En este escenario, es probable que los nectarios extraflorales no tengan capacidad para reabsorber el néctar porque la regulación de la secreción EFN no depende de patrones de programación ontogenética.

COMPOSICIÓN, DINÁMICA Y ROL DEL NÉCTAR

El néctar es un líquido dulce. En promedio, los azúcares del néctar representan menos del 2% de la fotosíntesis líquida de un determinado momento (Pate, 1985). Las plantas regulan la producción de néctar de acuerdo con las tasas de consumo (Pedkeon et al, 1958; Corbet et al, 1979; Bolten, 1979; Inouye et al, 1980; Corbet y Delfosse, 1984; Gill, 1988; Pillke, 1991) y reabsorben el excedente (Pacini, 2003). El néctar contiene agua, azúcar y aminoácidos para atraer polinizadores y defensores y para protegerse de organismos “ladrones” de néctar, así como de microorganismos indeseables, por la presencia de compuestos secundarios y proteínas antimicrobianas. La secreción de FN y EFN puede ser inducida por el ácido jasmónico, a menudo ajustada a la preferencia del consumidor y a su tasa de consumo, lo que depende de la actividad de las enzimas de inversión.

Las invertasas cumplen al menos tres papeles: la descarga de la sacarosa presente en el floema, la movilización de carbohidratos durante la secreción activa y el ajuste post-secretor de la relación sacarosa: hexosas del néctar. Sin embargo, de acuerdo con Heil (2011), todavía existen aspectos no dilucidados en la forma en que las plantas producen y secretan componentes no-carbohidratos del néctar, siendo necesarios más estudios para entender cómo las plantas producen néctar y cuál es, efectivamente, la sustancia más importante en la mediación de sus interacciones con animales mutualistas.

Heil et al. (2000, 2009) y Nepi y Stpiczynska (2008) señalan que aún no está claro donde los componentes no-carbohidratos del néctar se sintetizan, como estos compuestos entran en el néctar, como las plantas adaptan la secreción de néctar para las tasas de consumo o para la identidad del consumidor y, también, como el néctar no consumido es reabsorbido. A pesar de que Gonzales-Teuber y Heil (2009) y Nicolson et al. (2007) mencionaron que poco se sabe sobre otros componentes del néctar, como los azúcares y aminoácidos, y sobre la síntesis de componentes del néctar y la regulación de su secreción, recientemente se han hecho importantes descubrimientos sobre los componentes del néctar. Las proteínas del néctar, llamadas nectarinas, fueron identificadas en el FN del tabaco (*Nicotiana* spp.), disponiendo de actividad de protección, así como en el EFN de Acacia y en gotitas de polinización de gimnosper-

mas (Carter y Thornburg, 2004; Wagner et al, 2007; Carter et al, 2007; Gonzales-Teuber et al., 2009A, 2010).

Al investigar la composición del néctar, Heil et al. (2005) y Kram et al. (2008) encontraron algunas enzimas que desempeñan un papel central en las modificaciones químicas post-secreción del néctar. Kessler y Baldwin (2007) identificaron los olores en el néctar que indujeron determinados comportamientos en los polinizadores. Radhika et al. (2010) asociaron la hormona ácido jasmónico (JA) con la modulación de la secreción de FN, mientras que Heil et al. (2001), Heil (2004) y Heil et al. (2004) llegaron a la misma conclusión acerca de EFN.

Los tres genes que codifican para los factores de transcripciones putativas fueron señalados como involucrados en el desarrollo del nectario: 'CRABS CLAW (CRC)', 'BLADE-ON-PETIOLE 1' y 'BLADE-ON-PETIOLE 2' (Bowman y Smyth, 1999; Mckim et al., 2008). Posteriormente, Ruhlman et al. (2010) descubrieron un gen que codifica para una invertasa apoplástica en *Arabidopsis thaliana*, cuya actividad es necesaria para la secreción de FN. Los primeros proteomas obtenidos a partir de los nectarios de varias especies fueron mencionados por Gonzales-Teuber et al. (2010), Park y Tornburg (2009), Peumans et al. (1997) y Hillwig et al. (2010).

Dos alternativas no exclusivas son mencionadas por Heil (2011), sobre los orígenes de los carbohidratos, la principal clase de componentes del néctar: la primera apunta para el transporte de almidón directo del floema, según la necesidad; y la segunda refiere su acumulación durante el desarrollo del nectario y su posterior hidrólisis durante la secreción. Algunos carbohidratos también pueden derivarse de la fotosíntesis *in situ*. La secreción directa de los productos del proceso de asimilación fue demostrada repetidamente para la producción de FN usando el anillo de brotes florales o con experimentos utilizando oscurecimiento y defoliación (Gaffal et al, 2007; Von Czamowski, 1952). Radhika et al. (2008) utilizó CO² marcado con ¹³C para demostrar que el EFN también contiene azúcares que fueron asimilados durante las últimas horas antes de la secreción.

De acuerdo con la primera alternativa mencionada por Heil (2011), los carbohidratos se transfieren del floema al tejido secretor en forma de sacarosa donde se almacenan y/o son procesados (Wenzler, 2008; Kram y Carter, 2009). Es muy conocido que, durante la secreción activa, la sacarosa es metabolizada por las invertasas de la pared celular, produciendo néctares ricos en hexosas (Agthe, 1951; Zimmermann, 1953; Frey-Wyssling, 1954). Más recientemente, se estableció que los genes que codifican para la biosíntesis completa de sacarosa actúan en los nectarios de *A. thaliana* (Kram et al., 2009) y los patrones de expresión de genes involucrados en el metabolismo del almidón permiten una clara separación de una fase anabólica antes de la anthesis y una fase de catabolismo durante la secreción de los nectarios, en tabaco ornamental (Ren et al., 2007).

La segunda alternativa es apoyada por estudios de Horner et al. (2007) y Ren et al. (2007), mostrando que los nectarios del tabaco ornamental y de *A. thaliana* acumulan grandes cantidades de almidón. La degradación de este almidón en mono y disacáridos coincide con el inicio de la secreción de néctar durante la antesis. La degradación del almidón acumulado y la muerte celular programada durante y después de la secreción, también se describieron para otras especies taxonómicamente no relacionadas, tales como la soja (Horner et al., 2003) y *Digitalis purpurea* (Baker y Baker, 1975; Gaffal, 2007). De acuerdo con Pacini et al. (2003), muchas especies poseen amiloplastos en el tejido del nectario, que pueden estar directamente ligados a la vacuola, los cuales son vaciados durante la fase más activa de secreción de FN (Gaffal et al., 2007).

De acuerdo con Zimmermann (1953) y Heil et al. (2005), la sacarosa también puede ser eliminada del néctar por hidrólisis post-secretora, que es mediada por invertasas que se secretan directamente en el néctar. Ruhlmann et al. (2010) descubrieron una invertasa apoplástica en *A. thaliana*, necesaria para promover la secreción activa de néctar. Un linaje mutante, cuya actividad fue referida por Ruhlmann et al. (2010) y Kram y Carter (2009), muestra que existe variabilidad genética para el carácter. Esta enzima se asoció a niveles reducidos de acumulación de almidón dentro del nectario, demostrando que las invertasas apoplásticas también pueden desempeñar un papel central en el transporte de sacarosa a partir del floema y su subsiguiente almacenamiento en los tejidos nectaríferos.

Sin embargo, Gaffal et al. (2007) y Ren et al. (2007) demostraron que la acumulación de almidón sólo puede explicar una parte del azúcar que se secreta durante el pico de actividad de los nectarios florales. Además, Pacini et al. (2003) alertan que los nectarios extraflorales no almacenan almidón y que todos los carbohidratos deben provenir directamente del floema, siendo que la formación de néctar y su secreción dependerían de mecanismos basados en vesículas. Matile (1965) y Heil (2007) recuerdan que los nectarios florales son filogenéticamente derivados de nectarios extraflorales, así que el transporte directo del floema parece representar el mecanismo original, mientras que la acumulación de almidón podría ser una estrategia alternativa para la secreción de grandes cantidades de azúcar durante las actividades de pico de nectarios florales, como afirman De La Barrera y Nobel (2004).

La polémica descubre una serie de preguntas abiertas acerca de donde los constituyentes no carbohidratos del néctar son producidos, dónde y cómo se agregan al pre-néctar y cómo son secretados, postuladas por Heil (2011). El autor teoriza que, considerando la abundancia y la diversidad química de proteínas del nectario, asociada a la falta de mención de la presencia de muchas de esas nectarinas en otros tejidos, parece probable que su síntesis ocurra en los tejidos del nectario.

De hecho, las células secretoras de los nectarios extraflorales de *Vigna unguiculata* contienen inclusiones ricas en proteínas (Kuo y Pate, 1985) y todos los genes nectarin que codifican para proteínas de FN en el tabaco ornamental se expresan en el tejido del nectario, como fue afirmado por Thornburg (2007) y Carter y Thornburg (2004) y que algunos de ellos están bajo el control del factor de transcripción MYB305 (Liu et al., 2009). Además, las nectarinas del tabaco contienen péptidos que señalan para su secreción, de manera que sólo pueden ser secretadas por la fusión de las vesículas con la membrana plasmática.

Existe una gran variación en la composición del néctar, dependiendo de las especies de plantas y de los parámetros ambientales. Varios azúcares dominan el total de solutos en el néctar floral, cuyos componentes principales son disacáridos como sacarosa y monosacáridos como fructosa y glucosa. La proporción de los azúcares en la composición también varía en función de las especies (Baker y Baker, 1983a, b; Freeman et al, 1991; Stiles y Freeman, 1993).

Además de los carbohidratos, otros compuestos como aminoácidos, fenoles, lípidos y antioxidantes se encuentran en la composición del néctar, aunque en cantidades muy inferiores (Baker y Baker, 1975; 1983a). La combinación única del néctar de una planta específica conduce a un sabor y olor típicos lo que puede ser esencial para el mantenimiento de ciertos grupos de polinizadores (Southwick, 1990), especialmente en cuanto a su fidelidad a plantas específicas. Algunos autores teorizan que una acción interactiva puede estar presente y que los polinizadores podrían influir en la composición del néctar, especialmente la proporción de azúcares, así como la morfología de flores e inflorescencias, para adecuarse a sus necesidades y preferencias (Baker y Baker, 1990), basado en una relación de coevolución.

Para ilustrar este punto, los colibríes prefieren soluciones de sacarosa en lugar de una cantidad equivalente de monosacáridos (Martínez Del Río, 1990; Stromberg y Johnsen, 1990), de modo que las flores polinizadas por colibríes tienden a producir néctar con predominio de sacarosa, mientras que las flores polinizadas por abejas presentan niveles más altos de hexosas (Baker y Baker, 1983a, b). Sin embargo, en otros casos, la composición del néctar puede ser menos sujeta a la variación de las restricciones filogenéticas (Galletto et al., 1998).

La producción de néctar puede mostrar patrones diferentes de acuerdo con las especies de polinizadores que visitan las flores (Feinsinger, 1978; Cruden et al, 1983; Galletto y Bernardello, 1992). Baker y Baker (1983a, b) apuntan a las posibles relaciones coevolutivas entre las características del néctar y los diferentes polinizadores. Por ejemplo, flores polinizadas por adultos de lepidópteros producen néctar abundante, pero menos concentrado. Las flores polinizadas por abejas secretan néctar altamente concentrado en menor cantidad, mientras que las flores polinizadas por colibríes presentan valores intermedios (Pyke y Waser, 1981; Opler, 1983; Baker y Baker, 1983a; Sutherland y Vickery, 1993).

El conocimiento de la dinámica de producción de néctar es fundamental para entender la relación ditrófica planta-polinizador. Galetto y Bernardello (2004) demostraron que hay un ritmo específico para la secreción de néctar durante la vida de una flor, permitiendo que la dinámica de producción de néctar de una especie pueda ser determinada. La estrategia de la planta de ofrecer néctar, los patrones de actividad, la frecuencia y diversidad de polinizadores de una especie vegetal, las tasas de consumo de néctar por animales, entre otros, no pueden ser comprendidas sin el conocimiento profundo de las características del néctar y de su dinámica.

PRODUCCIÓN DE NÉCTAR Y FUNCIÓN DE LAS ENZIMAS

Varios estudios trataron de elucidar las funciones de la invertasa apoplástica en tejidos circundantes del floema, que crea el flujo de azúcar en tejidos no fotosintéticos, como es el caso de las partes componentes de las flores. El apoplasto es el espacio de libre difusión entre las células, fuera de la membrana plasmática, entremezclado por espacios de aire entre las células de plantas, también limitado por la cutícula de la planta. De esta forma, el respaldo es conformado por los espacios extracelulares, limitado por las paredes de células adyacentes, formando un compartimiento en el interior del tejido. La ruta apoplástica facilita el transporte de agua y de solutos a través de un tejido u órgano. Este proceso se conoce como el transporte de apoyo, lo cual es importante para la interacción de la planta con su entorno. La principal fuente de carbono (dióxido de carbono) necesita ser solubilizada en el apoplasto antes de difundirse a través de la membrana plasmática para el citoplasma, para ser utilizada por los cloroplastos durante la fotosíntesis. El apoplasto es, también, un lugar para la comunicación célula a célula.

Ruhlman et al. (2010) observaron que la producción de néctar está estrechamente asociada a la presencia de la enzima invertasa apoplástica. Por lo tanto, la mayor producción de néctar es más dependiente de un aumento en la actividad de la enzima que de la capacidad fotosintética de la planta. El aumento del volumen de néctar durante el ciclo de vida de la flor, en reacción a su retirada por polinizadores, está directamente vinculado a un aumento de la actividad de la enzima invertasa. Los mismos autores observaron que el silenciamiento del gen que codifica para una de las isoformas de la enzima - predominante en los órganos reproductivos - impidió la producción de néctar en las plantas de *Arabidopsis* así modificadas.

La lógica fundamental de este proceso fue propuesta por Cheng y Chourey (1999). La invertasa promueve la hidrólisis de la sacarosa para hexosas, como la glucosa y la fructosa y puede estar localizada en la pared celular (apoplástica), en la vacuola (vacuolar) o en el citoplasma

(citoplasmático). La invertasa situada en la pared celular es importante cuando la descarga apoplástica del floema sigue una ruta que facilita el paso de sacarosa a los tejidos-drenajes. Los autores concluyeron que la importancia de la invertasa apoplástica no se restringe al desdoblamiento de la molécula de sacarosa, ya que la introyección de glucosa y fructosa tiene el mismo efecto sobre el paso de fotosintatos en los drenajes del tejido del floema. En este caso, los autores atribuyen a la enzima un posible papel más amplio, actuando como indicador o como factor regulador.

Una evidencia adicional de la importancia de la invertasa apoplástica en el proceso de descarga del floema por esa ruta, es la abundancia de transcritos en esos tejidos, de acuerdo con Jin et al. (2009) y su casi inexistencia en tejidos con descarga simplástica (Ruan y Patrick, 1995), basada en estudios realizados en los tejidos de tomate. En *Vicia faba*, los tejidos que circundan la formación de las semillas que no tienen enlaces de plasmodesmos, también presentan elevada expresión de la enzima (Weber et al., 1996). Además, la supresión de la expresión del gen codificante de la invertasa apoplástica reduce la productividad del arroz. Sin embargo, cuando la concentración de la invertasa aumenta, se observa un incremento del rendimiento, confirmando así el papel crucial de la enzima en el desarrollo de órganos no fotosintéticos (Wang et al., 2008).

SECRECIÓN DE NÉCTAR

La mayoría de los autores concuerdan que, para muchas especies, el néctar representa “la secreción de la savia del floema” (Agthe, 1951; Frey-Wissling, 1954; Lütge, 1961; Fahn, 1988; Carter, 1999; De La Barrera y Nobel, 2004). Mientras tanto, a pesar de que la conexión de los nectarios al floema o al xilema es la regla, en un gran número de especies de plantas la vascularización no alcanza la epidermis del nectario. Wist y Davis (2006) relataron que, para cerca del 50% de las especies de la familia Asteraceae, faltan conexiones vasculares directamente ligadas a sus nectarios florales. Al ampliar el alcance taxonómico, Fahn (1988) descubrió que un tercio de todas las especies de plantas no presentan vascularización directa. Davis et al. (1988) y Elias et al. (1975) afirman que sólo una minoría de los nectarios de plantas posee terminaciones vasculares del floema y del xilema y que, cuando llegan hasta el parénquima o la epidermis, normalmente son ramificaciones del floema.

Aún permanece oscura la forma en que los carbohidratos y otros componentes del néctar pasan del floema al tejido nectarífero, para posterior metabolización y secreción para el ambiente externo. Tanto la vía simplástica como el transporte a través del apoplasma se mencionan. Muy probablemente el pre-néctar se transporta en las vesículas que se mueven a

través del simplasto, siendo secretadas por exocitosis (Kram y Carter, 2009). Los carbohidratos del néctar pueden pre-almacenarse en el tejido nectarífero, al menos en lo que se refiere a la secreción de néctares que son más concentrados que el floema. Los hidratos de carbono pre-almacenados pueden estar involucrados con invertasas que desempeñan un papel doble, tanto en la carga de pre-néctar del floema, como en la movilización de carbohidratos durante la secreción activa (Ruhlmann et al, 2010; Von Czamowski, 1952).

De acuerdo con Heil (2011), hay cinco grandes evidencias que apoyan el modelo descrito arriba:

- La secreción de néctar vía tricomas excluye un transporte apoplástico en esas especies, debido a barreras de apoyo tanto en las paredes de las células externas del tronco, como en las células intermediarias de los tricomas (Kuo y Pate, 1985; Fahn, 1988);
- Las vesículas son comunes en tejidos nectaríferos (Kuo y Pate, 1985; Fahn, 1988);
- Los néctares secretados se caracterizan por una amplia gama de concentraciones y proporciones de sacarosa: hexosas (Baker y Baker, 1975; Baker y Baker, 1982) y, por lo tanto, no pueden producirse sólo mediante un mecanismo de flujo de transporte pasivo y se caracterizan exclusivamente por enzimas de clivaje de sacarosa;
- Los componentes no carbohidratos, tales como lípidos y proteínas, pueden ser sintetizados en el tejido nectarífero, pasando a componer el pre néctar antes de su secreción (Nicolson et al, 2007; Kram et al., 2008);
- La secreción del néctar depende de varios mecanismos de control de acción rápida, los cuales no pueden resultar únicamente de abastecimiento pasivo de una única fuente.

ORIENTACIÓN DE LAS ABEJAS

En general, cuando las abejas se acercan a las flores, son principalmente atraídas por el color y/o la forma de la flor. Estas indicaciones se utilizan continuamente para garantizar el éxito de las visitas. De acuerdo con Hsu y Young (2012), las abejas reciben señales visuales por medio de dos tipos de canales paralelos situados detrás de la retina. El primer canal se utiliza para los colores, el otro es un canal monocromático utilizado para la orientación hasta los bordes de un elemento que está en su campo visual. En el proceso de integración de estos canales, la prioridad y la interacción entre ellos son fundamentales, ya que estas señales cromáticas y acromáticas coexisten naturalmente.

Hsu y Young (2012) entrenaron a las abejas para detectar formas y colores, que posteriormente se utilizaron en pruebas para determinar su capacidad para diferenciar las combina-

ciones de patrones opuestos. Como resultado de la prueba verificaron que las abejas eligieron el color correcto, pero el patrón de forma equivocada, tanto en el experimento anterior como en otras pruebas. El efecto del entrenamiento para recompensa con el color azul difería del equivalente para el color verde. En las pruebas de selección múltiple, había una mayor tendencia de acierto con las abejas entrenadas para identificar el color azul, lo que indica que la señal cromática fue muy importante para la discriminación. Los autores, también, concluyeron que el color tiende a ser el factor decisivo en una situación conflictiva. Además, el color azul fue preferido en relación al color verde, indicando que la preferencia de color estaba involucrada en el reconocimiento visual de las abejas en relación a su objetivo final.

La visita de una abeja a una flor puede considerarse un proceso de dos etapas. El primero, implica la orientación de una distancia relativamente grande hasta la proximidad de la flor y, el segundo, gobierna la orientación a corta distancia, cuando la abeja se posa y prueba el néctar. Von Frisch (1950) estableció que las abejas se orientan a las flores específicas por el color, la forma y el aroma floral. Hansen et al. (1964), Clement (1965), Free (1993) y Leleji (1973) observaron preferencias de forraje asociadas al color floral. Butler (1951) concluyó que las abejas fueron atraídas a distancias de algunos metros por la visión de una flor (es decir, color y forma), pero finalmente fueron inducidas a aterrizar en la flor por su aroma. El aroma floral, el color y la forma de las flores influyen no sólo la visita inicial de las abejas, como proporcionan puntos de referencia que las abejas utilizan para optimizar el forraje en una especie de planta específica.

Sin embargo, llegar a la flor de una determinada planta no es suficiente, la fidelidad a una especie dada requiere un refuerzo para la continuidad del forraje. De esta forma, las flores deben ofrecer polen o néctar, en cantidades que superen la capacidad de forraje de cada abeja individualmente. Este umbral de forraje se considera la recompensa floral mínima aceptable para las abejas, debiendo superar en abundancia y calidad la recompensa de otras especies de plantas próximas que compiten por la visita de las abejas. Desde la perspectiva de las abejas, se trata de una cuestión de eficiencia y de consumo mínimo de energía para el máximo de recolección.

Naturalmente existe un equilibrio entre las recompensas ofrecidas por las plantas (flores individuales) para atraer a las abejas e inducir las a la visita y posteriormente polinizar otras flores de la misma especie, de forma que esas abejas maximicen sus retornos en relación a la energía gastada, considerando necesario visitar un número mínimo de flores (Heinrich y Raven, 1972; Robacker y Ambrose, 1981).

Sin embargo, la fidelidad, en sentido amplio, no es siempre el mejor comportamiento. La fidelidad floral exhibida por individuos de una colonia de abejas puede ser perjudicial para

aumentar las tasas de polinización cruzada. Si hay un cierto grado de variabilidad en las características florales dentro de una población de plantas de la misma especie, determinados miembros de esa población pueden quedar aislados desde un punto de vista reproductivo.

La fidelidad de las obreras a un tipo de flor ha sido propuesta como un medio de especiación por aislamiento etológico (Grant, 1949). Esto se vuelve particularmente evidente en las prácticas agronómicas cuando el cruce entre dos variedades de una determinada especie no ocurre debido a la discriminación de los polinizadores entre las variedades. Como un ejemplo, Hansen et al. (1964) afirman que la selección de forraje de las abejas fue perjudicial en programas de mejoramiento de alfalfa (*Medicago sativa* L.), debido a la elevada fidelidad a determinadas características florales de algunas variedades.

Existen otros ejemplos de fidelidad que conducen a la discriminación entre variedades de algunos cultivos, por ejemplo, el chiquillo (*Lotus corniculatus* L.) (Degrandi y Collison, 1980), coliflor (*Brassica oleracea* L.) (Faulkner, 1974), zanahorias (*Daucus carota* L.) (Erickson et al., 1979), algodón (*Gossypium* spp.) (Moffett y Stith, 1972), cebolla (*Allium cepa* L.) (Lederhouse, 1972), soja (*Glycine max* (L.) Merr.) (Kettle et al., 1979) y girasol (*Helianthus annuus* (DC) Ckll.) (Tepedino y Parker, 1982).

Determinados factores presentes en las plantas, relacionados con la atracción, la orientación y la discriminación de las abejas, se controlan genéticamente. La variación genética y la herencia de la cantidad de néctar floral y concentración de carbohidratos fue demostrada entre clones de alfalfa (Walker et al., 1974, Teuber y Barnes, 1979) y entre cultivares de pepinillo (Murrell et al., 1982). Loper (1976) observó un aumento de la emanación de compuestos de aroma individuales a partir de flores de plantas F1 de alfalfa, demostrando la viabilidad de selección para compatibilidad varietal en características florales de cultivos que requieren mediación de abejas para polinización cruzada.

NÉCTAR Y ATRACCIÓN DE POLINIZADORES

Los polinizadores visitan las flores a la cata de polen y néctar, que son alimentos para sí y para la colonia. La concentración y la abundancia de néctar en las flores afectan profundamente la actividad de forraje de abejas domésticas (Butler, 1945; Corbet, 1978; Kauffeld y Sorensen, 1971; Pedersen, 1953; Vansell, 1934). Desde el punto de vista de la estrategia de la planta, el néctar debe atraer a mutualistas y benéficos y rechazar no mutualistas, ladrones o visitantes indeseables. Estas funciones se deben realizar simultáneamente y dependen de la composición química del néctar.

La concentración de azúcares y su proporción es fundamental para atracción y fidelidad de polinizadores, variando los requerimientos de acuerdo con la especie de polinizador. El néctar se compone fundamentalmente de un complejo de hidratos de carbono, una solución de fructosa, glucosa y sacarosa en agua, con cantidades menores de muchos otros compuestos, como otros hidratos de carbono, aminoácidos, proteínas, iones minerales, ácidos orgánicos, vitaminas, ácidos grasos, antioxidantes, glucósidos, alcaloides y flavonoides (Waller et al, 1972; Baker y Baker, 1977; Luttge, 1977; Scogin, 1979; Gilliam et al., 1981). El contenido de hidratos de carbono en el néctar puede variar de 4 a 60%, dependiendo de las especies de plantas y de las condiciones ambientales (Shuel, 1975), lo que aumenta la especificidad de la relación entre una planta específica y sus polinizadores.

Aunque los azúcares del néctar son 100-1.000 veces más concentrados que los aminoácidos, estos pueden afectar significativamente el atractivo del néctar. Mientras que los pájaros y los murciélagos pueden obtener nitrógeno de otras fuentes, muchos insectos adultos se alimentan sólo de líquidos. Por lo tanto, las flores polinizadas por insectos deben poseer más aminoácidos en su néctar que flores polinizadas por vertebrados. En este sentido, concentraciones elevadas de aminoácidos fueron reportadas para FN de flores adaptadas para polinización por mariposas (Baker y Baker, 1982), moscas (Potter y Bertino, 1988) o abejas (Petalidou, 2006). Las hormigas prefieren néctares ricos en aminoácidos y, al igual que muchos insectos polinizadores, las hormigas pueden mostrar acentuada preferencia por aminoácidos específicos, generalmente los esenciales (Blütgen y Fiedler, 2004; Carter et al, 2006; Gonzales-Teuber y Heil, 2009).

Con base en una investigación con casi 900 especies de plantas, Percival (1961) identificó tres patrones generales de composición del néctar en función de los carbohidratos: a) predominio de sacarosa; b) cantidades iguales de sacarosa, fructosa y glucosa y c) predominancia de fructosa y glucosa. El autor propuso que la cantidad de néctar y su calidad pueden desempeñar un papel importante en la determinación del forraje de las abejas, en lo que fue secundado por Waddington y Holden (1979), aunque no está claro si las abejas adaptan sus estrategias de forraje considerando las fluctuaciones en las características del néctar entre días, o entre horarios dentro de un mismo día. Así, estas alteraciones pueden afectar el atractivo de los polinizadores y su fidelidad.

El desplazamiento de los compuestos del floema para el tejido de los nectarios fue propuesto por Luttge (1977) como una función de mecanismos de transporte activo, específicos para esta finalidad. Sin embargo, la composición del néctar difiere considerablemente de la savia circulando en el floema (Ziegler, 1956). Frey-Wyssling (1955) reforzó la teoría que la secreción de néctar depende del suministro de sustancias del floema a los nectarios florales, añadiendo que el número de células entre las terminales del floema y la superficie del tejido

secretor floral no puede exceder una cierta cantidad de células (en la mayoría de los casos, alrededor de diez) para que ocurra una abundante secreción de néctar. La abundancia de néctar es uno de los principales factores de atracción y de fidelización de los polinizadores.

En este contexto, la principal enzima implicada sería la invertasa apoplástica, localizada en los tejidos que envuelven las terminales del floema en los nectarios y que permite que la sacarosa sea metabolizada en tejidos no fotosintéticos. Ruhlman et al. (2010) observaron que la producción de néctar está estrechamente asociada a la presencia de la enzima invertasa apoplástica y, por consiguiente, la producción de néctar es dependiente de mayor actividad de la enzima, además de la capacidad fotosintética de la propia planta. Estos autores observaron que en *Arabidopsis*, la ausencia de los genes que codifican para las isoformas de la enzima, predominantemente en órganos reproductivos, impidió la producción de néctar.

La invertasa promueve la hidrólisis de la sacarosa en glucosa y fructosa y puede ser localizada en la pared de la célula (apoplástica), vacuola (vacuolar) o citoplasma (citoplasmática). La invertasa en la pared celular es importante para que el flujo de compuestos del floema apoplástico promueva la transferencia de sacarosa a los tejidos de los nectarios. Algunos estudios concluyeron que la importancia de la invertasa apoplástica no se restringe al quiebre de la molécula de sacarosa, puesto que el transporte de glucosa y fructosa a los nectarios tendría el mismo efecto del transporte de fotosintéticos del floema (Cheng y Chourey, 1999). Así, queda establecido un vínculo, aunque distante e indirecto, entre la acción de la enzima invertasa y el atractivo para polinizadores.

Los hidratos de carbono y los aminoácidos libres presentes en el néctar son fundamentales para atraer polinizadores y, como los animales difieren en sus preferencias nutritivas, la composición del néctar determina el espectro de sus consumidores. Por ejemplo, coliflor, mariposas y algunas abejas generalmente prefieren que el néctar floral sea rico en sacarosa, así como ocurre con especies de hormigas que se alimentan de néctar extra floral (Blütgen y Fiedler, 2004; Nepi y Stpiczynska, 2008; Gonzales-Teuber y Heil, 2009; Nepi et al., 2009). La abeja doméstica y otras especies de abejas, así como moscas, prefieren que el néctar floral sea rico en hexosas (Blütgen y Fiedler, 2004; Nepi y Stpiczynska, 2008; Gonzales-Teuber y Heil de, 2009; Nepi et al, 2009). Sin embargo, algunas aves nectaríferas y hormigas no poseen la enzima invertasa, no siendo capaces de procesar la sacarosa, razón por la cual prefieren néctares libres de ese compuesto, según lo afirmado por Heil et al. (2005) y Martínez del Río (1990).

Lo expuesto contradice frontalmente lo que fue encontrado anteriormente por otros autores. Wykes (1952a), en una investigación con la respuesta gustativa de abejas para las soluciones de azúcar con composición variable, pero con la misma concentración de azúcares totales, verificó que las abejas prefieren las soluciones de azúcar en el siguiente orden decreciente de

dominancia: sacarosa, glucosa, maltosa y fructosa. Bachman y Waller (1977) y Waller (1972) mostraron que las abejas prefieren las soluciones de azúcar en las que la sacarosa es el constituyente principal, con una concentración cercana al 50%. En línea con estos resultados, Whitehead e Larsen (1976) determinaron que el máximo de respuesta de los quimiorreceptores de la jalea de la abeja doméstica ocurre con concentraciones cercanas a 1,5 molar (50% w/w) y las concentraciones de glucosa o fructosa alrededor de 3,0 molar (50% w/w). Contrariamente, en otra investigación, con una prueba de preferencia de carbohidratos contenidos en el néctar de las especies de plantas preferidas por las abejas, estas preferían néctar con cantidades relativamente iguales de fructosa, glucosa y sacarosa (Furgala et al, 1958, Kropacova, 1965).

La abeja doméstica prefiere soluciones de sacarosa en el rango del 30-50% (Woodrow, 1968; Waller, 1972). Jamieson y Austin (1956) descubrieron que las abejas pueden discriminar entre concentraciones de sacarosa, diferenciándose entre sí por valores tan bajos como el 5%. Se mostró que las abejas pueden distinguir entre el 50% y el 45%, pero no entre el 50% y el 47,5% o entre el 47,5% y el 45% de la sacarosa.

Además de los carbohidratos y aminoácidos, que están presentes en gran proporción en el néctar, otros compuestos están involucrados en la capacidad de atracción del néctar. Los compuestos orgánicos volátiles (COV) como la benzil-acetona, han sido relacionados con el atractivo de los polinizadores. El efecto atractivo de pétalos perfumados es conocido desde hace siglos, siendo parte del complejo de atracción de polinizadores, pues los olores del néctar son considerados una señal relevante para polinizadores (Raguso, 2004). Por otro lado, otros compuestos presentes en el néctar, como gelsemina y glucósidos iridoides, exhiben propiedades repelentes (Heil, 2011).

NÉCTAR, AROMA Y FIDELIDAD DE LOS POLINIZADORES

La importancia del olfato en el reclutamiento de abejas forrajeras ha sido bien documentada (Von Frisch, 1967; Johnson y Wenner, 1970). Las abejas tienen un gran número de sensilas placoides en las antenas, que son los principales quimiorreceptores para aromas florales (Lacher, 1964). La amputación parcial de las antenas indicó que la agudeza de la percepción del perfume de las flores por las abejas varía con el número de sensilas intactas sobre los segmentos de la antena (Ribbands, 1955). Los autores sugieren que el olfato desempeña un papel más importante en el reclutamiento de las forrajeras, que las maniobras de danza observadas en sus colonias (Johnson y Wenner, 1966; Johnson, 1967; Wenner, 1967; Wells y Wenner, 1973).

Weiss (2001) demostró que los lepidópteros adultos prefieren flores artificiales que contienen néctar perfumado, en contraste con aquellas que contienen soluciones de azúcar puro, mientras que Rose et al. (2006) mencionaron que las avispas parasitoides localizan el néctar extrafloral de las plantas del algodón (*Gossypium hirsutum*) usando sólo sus olores para orientación, el mismo ocurriendo para ácaros que usan los olores del néctar para distinguir entre plantas hospedadoras y no hospedadoras (Reyneman et al., 1991).

González-Teuber y Heil (2009) señalan que el origen del olor del néctar floral está ligado a los volátiles liberados por los pétalos, los cuales son absorbidos y relanzados por el néctar. Sin embargo, una gran variedad de compuestos orgánicos volátiles ocurre en el néctar de tabaco salvaje (*Nicotiana attenuata*) y muchos de estos compuestos no se detectaron en otras partes de la flor, sugiriendo que, en ciertas especies, el néctar emite su propio perfume, acorde a lo señalado por Kessler y Baldwin (2007). Como otros compuestos del néctar, estos volátiles sirven tanto para atraer y fidelizar polinizadores, como para protegerlo de ladrones de néctar, como algunas especies de hormigas (Janzen, 1977; Kessler y Baldwin, 2007).

Kolterman (1969) concluyó que el olor era más importante para el condicionamiento conductual de las abejas que el color o la forma de las flores o, aún, que la hora del día. En la misma línea, Manning (1957) observó que la discriminación de las abejas fue mayor con un cambio en el olor que con un cambio de patrón o forma de flor. Boren et al. (1962) y Pedersen (1967) sugirieron que el olor fue parcialmente responsable de forraje diferencial por abejas en clones seleccionados de alfalfa, mientras que Kriston (1969) descubrió que las abejas podrían ser condicionadas más rápidamente por olores que recuerdan aromas florales que por aromas no florales.

Contrariamente a lo que ocurre en soja, la producción de compuestos volátiles florales en alfalfa y otras fabáceas ha sido extensamente estudiada. La fidelidad de las abejas entre flores de siete líneas clonales de alfalfa, presentadas a ellas por tres días consecutivos, fue consistente entre los días (Loper y Waller, 1970), siendo que las diferencias de aroma de las flores fueron indicadas por los autores como posible base para esta selección. Además, Loper et al. (1974) observaron que la selección por las abejas entre 28 clones de alfalfa dependía de la cantidad y calidad de volátiles florales. El ocimeno (terpeno) fue identificado como el principal componente volátil de flores de alfalfa (Loper et al., 1971; Loper, 1972) y la discriminación olfativa por abejas entre estos compuestos también se demostró (Waller et al., 1973, 1974), estando los mismos asociados a la fidelidad de las abejas.

Un ritmo endógeno en la producción de volátiles también fue demostrado con flores de *Cestrum nocturnum* (Solanaceae) (Overland, 1960) y así como la emanación de sustancias volátiles por flores de alfalfa sigue un patrón cíclico diario, que es controlado por ritmos inducidos

por el fotoperíodo (Loper y Lapioli, 1971). Un aumento de la emanación de compuestos del aroma de flores de algunas plantas F1 de alfalfa, superior al observado en plantas progenitoras, sugiere que el aroma total de flores es un carácter del aroma floral que puede ser controlado genéticamente (Loper, 1976). Por lo tanto, puede ser posible alterar el carácter floral de alfalfa u otra especie de planta para aumentar la fidelidad de las abejas, por la vía del mejoramiento genético.

Se ha estudiado la producción de volátiles en flores de otras especies de plantas. El examen de más de 150 especies de orquídeas demostró la existencia de un espectro volátil complejo que implica cerca de 50 compuestos diferentes (Dodson y Hills, 1966; Hills et al., 1968). La producción de volátiles florales en orquídeas es específica de cada especie y es fundamental para la polinización, una vez que sus principales polinizadores - abejas del género *Euglossine* - discriminan entre especies de orquídeas por el olfato (Dodson et al., 1969). Espectros complejos de volátiles fueron reportados para flores de *Michellia figo* Spreng (Toda et al., 1982), *Castanopsis caspidata* Schottky (Yamaguchi et al., 1979), tréboles (*Trifolium* spp.) (Honkanen et al., 1969) y de *Sambucus nigra* L. (Velisek et al., 1981).

NÉCTAR Y PROTECCIÓN

Carbohidratos, aminoácidos y volátiles son sustancias protagonistas en la atracción de visitantes y su adecuación nutricional “legítima” el néctar para determinadas especies de visitantes. Sin embargo, los néctares también contienen otros compuestos, por ejemplo, proteínas y varias clases de metabolitos secundarios. Las menciones pioneras a las proteínas del néctar datan de la primera mitad del siglo pasado, conforme Buxbaum (1927) y Lütge (1961). Estas proteínas son fuente de nitrógeno orgánico, pero hay otras funciones importantes asociadas a ellas.

Por ejemplo, las nectarinas en el néctar floral de tabaco ornamental (*Nicotiana langsdorffii* x *N. sanderae*) protegen el néctar de infecciones microbianas por el “Ciclo Néctar Redox” (Carter y Thurnburg, 2004; Carter et al, (2006, 2009); Carter et al, 2007; Park y Thornburg 2009), en el que se identificaron sólo cinco proteínas en néctar de tabacos ornamentales, ocho en jacarandá azul (*Jacaranda mimosifolia*) y 10 en *Rhododendron irroratum* (Kram et al., 2008). Hay excepciones, según lo mencionado por Gonzáles-Teuber (2009) acerca del mutualismo en *Acacia myrmecophytes*, donde se identificaron más de 50 proteínas diferentes, en las que esta especie de planta alberga colonias de hormigas para su defensa indirecta. Heil (2011) describe la mayoría de las nectarinas como proteínas relacionadas con la acción anti-patógena como quitinasas, glucanasas y taumatina.

Kram (2008) sugirió un papel en la defensa antimicrobiana para las GDSL-lipasas (enzimas hidrolíticas con propiedades multifuncionales) en el néctar floral de *J. mimosifolia*. La mayoría de las nectarinas parecen estar involucradas en la protección contra microorganismos que, comúnmente, infestan néctares, en particular levaduras, cuya actividad metabólica altera la composición del néctar, de acuerdo con los estudios de Herrera et al. (2008, 2009). Sin embargo, aunque la presencia de algunos microorganismos que infectan el néctar, o incluso de ladrones de néctar, eventualmente puede tener efectos beneficiosos para la planta (Lara y Ornellas, 2002). Herrera et al. (2008) proponen que la mayoría de las plantas se benefician al mantener el néctar tan estéril como sea posible, manteniendo el control de su composición química.

La protección conferida por las sustancias del néctar son importantes una vez que los estomas abiertos en los nectarios pueden ser un punto de entrada de patógenos de plantas, según lo informado por Ivanoff y Keith (1941) y Keith y Ivanoff (1941). Más recientemente, Buban et al. (2003) y Farkas et al. (2007) describen el nectario como un sitio primario de infección por *Erwinia amylovora*, agente causal del fuego bacteriano de manzanas y peras y, para protegerse de la infección, el néctar de las flores de esas plantas contiene proteínas (nectarinas). También se ha observado que algunos néctares poseen compuestos tóxicos para ladrones y plagas, pero a veces también afectan adversamente insectos benéficos, como polinizadores. La toxicidad del néctar se debe a metabolitos secundarios, aminoácidos, compuestos fenólicos y alcaloides (Baker, 1977; Adler, 2000), aunque algunos de estos compuestos pueden tener acción protectora.

EFECTOS DE LA REMOCIÓN DE NÉCTAR Y POLEN

La remoción del néctar por visitantes florales puede tener un efecto pronunciado sobre la cantidad total de néctar segregada por una flor. Aunque en algunas especies la remoción del néctar no modifica el patrón de producción (Galetto y Bernardello, 1993, 1995; Galetto et al., 2000), en otros la cantidad total de azúcar en el néctar puede aumentar (Pyke, 1991; Galetto y 1991; Galetto y Bernardello, 1992; Bernardello et al, 1994; Galetto et al., 1997). Las predicciones para estos patrones no son simples, porque pueden estar relacionadas con los polinizadores, los factores ambientales, la asignación de recursos de la planta, u otros factores (Galetto y Bernardello, 2004).

Por la observación de varias características de la producción de néctar y de su dinámica, además de la interacción con polinizadores, diversos autores investigaron el impacto de la remoción del néctar respecto a la asignación para otros recursos de las plantas (ej., producción de néctar versus producción de semillas) y sobre la polinización cruzada. Ornelas y Lara

(2009) sugirieron una posible teoría vinculando el nivel de polinización cruzada, la remoción de néctar y la mayor productividad. Estudiando diferentes niveles de reposición de néctar removido y de recepción de polen por el estigma, sugirieron que la intensidad de polinización y reabastecimiento de néctar interactúan en sus efectos y afectan la producción de semillas. El estudio de los autores en *Penstemon roseus* involucró siete niveles de remoción manual del néctar: 1) una vez al final de la vida de la flor; 2) una vez al día, durante dos días, en la fase estaminada; 3) una vez al día, durante dos días, en la fase de pistilo; 4) una vez al día, durante cuatro días consecutivos; 5) dos veces al día durante dos días, en la fase estaminada; 6) dos veces al día durante dos días, en la fase de pistilo; 7) dos veces al día durante cuatro días consecutivos. La manipulación del polen involucró los siguientes tratamientos de colocación de anteras sobre estigmas vírgenes: 1) baja frecuencia - una antera de un donante; 2) media frecuencia - dos anteras de dos donantes; 3) alta frecuencia - cuatro anteras de dos donantes.

Al manipular las tasas de reposición de néctar y patrones de recepción de polen, estos autores encontraron evidencias de un *trade-off* entre la inversión de recursos de la planta en néctar o en semillas, principalmente en los niveles con necesidades intermedias de reabastecimiento de néctar. La máxima producción de semillas fue alcanzada cuando las flores produjeron niveles adicionales intermedios de polen, asociados a niveles intermedios y también intermedios de remoción de néctar. Sin embargo, cuando la frecuencia de remoción de néctar fue aumentada, la producción de semillas disminuyó a niveles similares a los de las flores polinizadas naturalmente. Estos resultados sugieren que la producción de semillas de *P. roseus* está limitada por la cantidad de polen, tanto con autofecundación como con polinización cruzada. Sin embargo, la magnitud de la reducción en la producción de semillas, por la limitación del polen, fue más pronunciada cuando las plantas tuvieron el costo de atraer polinizadores adicionales (es decir, costos de reabastecimiento de néctar).

Ornelas y Lara (2009) descubrieron que la producción de semillas fue menor en bajos niveles de deposición de polen, más alta en deposiciones intermedias de polen, e intermedia cuando las cargas de polen fueron las más altas. La frecuencia de eliminación de néctar y deposición de polen tuvo un efecto interactivo sobre la producción de semillas, con niveles intermedios de remoción de néctar resultando en el nivel más alto de formación de semillas, pero sólo cuando las cargas de polen fueron intermedias. En altas cargas de polen, la producción de semillas fue mayor, pero cercana a poca o ninguna remoción de néctar. Con baja deposición de polen, todas las tasas de remoción de néctar también redujeron la fecundidad.

El peso total de las semillas no siguió el mismo patrón de producción de semillas, como efecto de la remoción de néctar y de la intensidad de polinización. Altos niveles de remoción de néctar y de deposición de polen redujeron el peso total de semillas, con poca interacción entre los efectos principales. Este conflicto entre los costos de reabastecimiento de néctar y de

limitación de polen fuerza a la planta a buscar una situación de equilibrio entre la necesidad de atracción de polinizadores y aprovisionamiento de recursos para la futura producción de semillas (Ornelas y Lara, 2009).

Manipulando las tasas de reposición de néctar y patrones de recepción de polen en el estigma, Wang et al. (2008) también encontraron evidencias de un *trade-off* entre inversión de los recursos de las plantas para la producción de néctar o de semillas, principalmente en los niveles intermedios de reposición de néctar.

Aunque algunas flores polinizadas por animales respondían positivamente a la remoción de néctar, produciendo néctar adicional, esa secreción extra no siempre es costosa para la planta (Ordano y Ornelas, 2005). Para algunas plantas, el costo de producción de néctar es insignificante, tanto en términos de inversión en tejido floral (Harder y Barrett 1992; Leiss et al., 2004), de crecimiento vegetativo (Golubov et al., 2004) o de producción de néctar, (Ordano y Ornelas, 2005; Ornelas et al., 2007), aunque la demanda puede ser razonablemente elevada en términos de energía, asimilación de fotosintéticos (Pleasants y Chaplin 1983; Southwick, 1984) o de producción de semillas (Pyke, 1991; Ordano y Ornelas, 2005).

Pyke (1991) analizó los costos de producción de néctar en plantas salvajes de *Blandfordia nobilis* polinizadas a mano, para garantizar la polinización ideal. Sus resultados mostraron que la disponibilidad de recursos y no el nivel de polinización limita el número de semillas por planta.

Algunos estudios mostraron un pico en la producción de semillas con niveles intermedios de visita de polinizadores, ocurriendo disminución en la producción de semillas en niveles de visitas más elevados (Búrquez et al., 1987; Young, 1988; Herre, 1990), que pueden resultar en la remoción de polen ya depositado en el estigma (Gori 1983). Además, la deposición de polen es variable de una flor a otra (Stephenson, 1981; Burd, 1995). Estos resultados pueden indicar la saturación de forraje por la población de abejas en el campo, recogiendo más néctar y polen de lo que sería aconsejable, forzando a la planta a invertir recursos para producir más néctar, o no alcanzando el potencial máximo de fecundación. Este tipo de resultado es contrario a la teoría de que más abejas forrajeando en soja resultaría necesariamente en más polinización cruzada, mayor eficiencia en la fecundación y, finalmente, rendimientos más elevados.

NECTARIOS

Los nectarios pueden ser extremadamente diversificados en cuanto a sus localizaciones, estructuras e incluso en cuanto a sus mecanismos de secreción (Elias, 1983; Fahn, 1988; Pate et al., 1985). En algunas especies ni siquiera hay una estructura que sea visible externamente (Frey-Wyssling y Hausermann, 1960) y su presencia puede ser identificada sólo cuando el néctar aparece en la superficie de la planta. Los nectarios también pueden formar estructuras anatómicas distintas, a veces fácilmente visibles, con una ultraestructura altamente compleja (Heil, 2011).

Los nectarios pueden estar conectados al floema, al xilema o, aún, no disponer de enlace vascular directo como indicado por Fahn (1988) y Wist y Davis (2006). Las secreciones de néctar ocurren a través de estomas modificados, permanentemente abiertos, o de tricomas especializados (Fahn, 1988; Wist y Davis, 2006; Vassiliev, 2010). Tales diferencias pueden ocurrir dentro de la misma planta y en diferente tipos funcionales de nectarios. Por ejemplo, los nectarios florales extra-estipulares del caupí o chícharo salvaje (*Vigna unguiculata*), forman un área de tricomas secretores ampliamente espaciados, que no tienen ninguna conexión directa con el sistema vascular, según Kuo y Pate (1985). Los mismos autores afirman que los nectarios extraflorales, ubicados en el vástago de la inflorescencia, consisten en una región con tejidos secretores en forma de cono, que están ligados al floema y liberan el EFN a través de estomas permanentemente abiertos.

Las secreciones de los tricomas glandulares o del nectario pueden ser temporizadas espacial y funcionalmente y por lo tanto contribuir conjuntamente a la composición final de néctar. Broersma et al. (1972), Levin (1973) y Rivera (1996) mencionan tricomas florales glandulares y vegetativos, presentes en algunas especies, que pueden ser sitios de producción de compuestos antimicrobianos.

NECTARIOS DE SOJA Y PRODUCCIÓN DE NÉCTAR

Diversos estudios se realizaron para elucidar el desarrollo y las características funcionales de los nectarios (Durkee et al., 1981; Durkee, 1983; Dafni et al., 1988; Fahn, 1988; Beardsell et al., 1989; Figueiredo y Pais, 1992; Zer y Fahn, 1992; Rabinowitch et al., 1993; Belmonte et al. 1994; Stpiczynska 1995; Nepi et al., 1996; O'Brien et al., 1996; Gaffal et al., 1998). En cuanto algunos autores estudiaron la fase de madurez del nectario (Percival, 1961; Baker y Baker, 1981; Rabinowitch et al., 1993; Ecroyd et al., 1995; Davis, 1997; Carter et al., 1999; Carter y Thornburg 2000; Thornburg et al., 2003), otros se concentraron en la composición del néctar, en especial

de azúcares como glucosa, fructosa y sacarosa, los cuales son componentes importantes del néctar, en gran parte responsables por sus características y funcionalidad (Butler et al., 1972; Baker y Baker, 1981; Roshchina y Roshchina, 1993).

A pesar de que la familia Fabaceae comprende varias plantas cultivadas de importancia económica, pocos estudios tratan del desarrollo, anatomía y ultraestructura de sus nectarios (Ancibor, 1969; Waddle y Lersten, 1973; Gulyás y Kincsek, 1982). Las especies de esta familia involucradas en estudios recientes son *Lotus corniculatus*, (Murrell et al., 1982; Teuber et al., 1980.), *Phaseolus vulgaris* (Webster et al., 1982.), *Pisum sativum* (Razem y Davis, 1999), *Trifolium pratense* (Picklum, 1954; Eriksson, 1977) y *Vicia faba* (Waddle y Lersten, 1973; Davis et al., 1988; Davis y Gunning, 1991, 1992, 1993; Stpiczynska, 1995). Algunos autores investigaron los nectarios de soja, su estructura y funcionalidad como Purseglove (1968), Carlson (1973), Waddle y Lersten (1973), McGregor (1976), Erickson y Garment (1979), Carlson y Lersten (1987), Crozier y Thomas (1993) y Horner et al. (2003).

El estudio de Horner et al. (2003) detalla los cambios que ocurren en el interior de las células y tejidos del nectario, del receptáculo floral, del sistema de vasos que enerva el néctar y de los tricomas glandulares adyacentes al gineceo. Ellos demostraron que los nectarios de soja tienen una ultraestructura y un método de secreción holocrina no previamente reportado para cualquier otra leguminosa. Estos datos sirven como base para la observación de nectarios de soja silvestre anual (*Glycine soja*) y de especies perennes del mismo género, en los cuales la polinización cruzada y la secreción de néctar son mayores que en la soja cultivada, *G. max* (Brown et al., 1986; Schoen y Brown, 1991; Fujita et al., 1997).

La estructura de los nectarios florales en soja se desarrolla entre las bases del gineceo (central) y del anillo de estambres (lateral). Ellos tienen una forma discoidea, formándose inmediatamente antes de la apertura de la flor, con no más de 24 horas de vida útil. El nectario consiste en células parenquimáticas de paredes finas, citoplasma denso, un núcleo, cuerpos de Golgi y vesículas, mitocondrias, plastídios, retículo endoplasmático, muchos ribosomas y una o más vacuolas, sufriendo muerte celular programada después de la polinización. Las ramificaciones de vasos del floema penetran en el nectario por su base, supuestamente sirviendo para el flujo de azúcares (HORNER et al., 2003), siendo originados a partir de haces vasculares en el xilema, que enervan el anillo estaminal periférico al nectario. El receptáculo de la flor, justo debajo de la base del nectario, el gineceo, el anillo de estambres, los pétalos y sépalos, están conectados al haz vascular principal y sus ramas, que enervan todos esos órganos de flores. En torno a estos haces vasculares basales se localiza el tejido conectivo que contiene muchos cristales de oxalato de calcio.

Además de los azúcares, otras sustancias se encuentran en el néctar (Griebel y Hess, 1940; Vogel, 1969; Baker y Baker, 1973, 1975, 1983; Deinzer et al., 1977; Rodríguez-Arce y Díaz, 1992;

Roshchina y Roshchina, 1993; Ecroyd et al., 1995; Ferreres et al., 1996; Cabras et al., 1999; Petanidou et al., 2000). La eventual variación en la proporción de xilema y floema en la vascularización del nectario parece afectar la composición de los carbohidratos del néctar (Frei, 1955; Frey-Wyssling, 1955; Esaú, 1977). La atracción es la principal característica funcional del néctar, pero algunos de sus compuestos son conocidos por proteger contra el ataque microbiano o contra insectos que atacan vainas o semillas (Carter et al, 1999; Carter y Thornburg, 2000; Thornburg et al., 2003).

Horner et al. (2003) mencionan tres etapas de desarrollo de los nectarios de la soja: pre activo, activo y post activo. En las fases pre activa y activa, los nectarios están compuestos de una sola capa en la epidermis que contiene muchos estomas abiertos y presentando células-guardia con paredes gruesas, plastídios llenos de almidón, además de otros organelas. En las fases activa y post activa, cristales de varios tipos (prismáticos, aglomerados aciculares o cúbicos) se encuentran dentro de algunas de las células del néctar, en espacios intercelulares y en la superficie externa, cerca de la base del nectario. Los cristales de oxalato de calcio del receptáculo no desaparecen durante el desarrollo del nectario y de su degeneración. Además de estos existen otros cristales, cuya composición química no ha sido determinada.

Horner et al. (2003) presentan una descripción detallada de las tres fases de desarrollo de los nectarios de soja, asociados al desarrollo de la flor (Figura 23), a seguir descriptos:

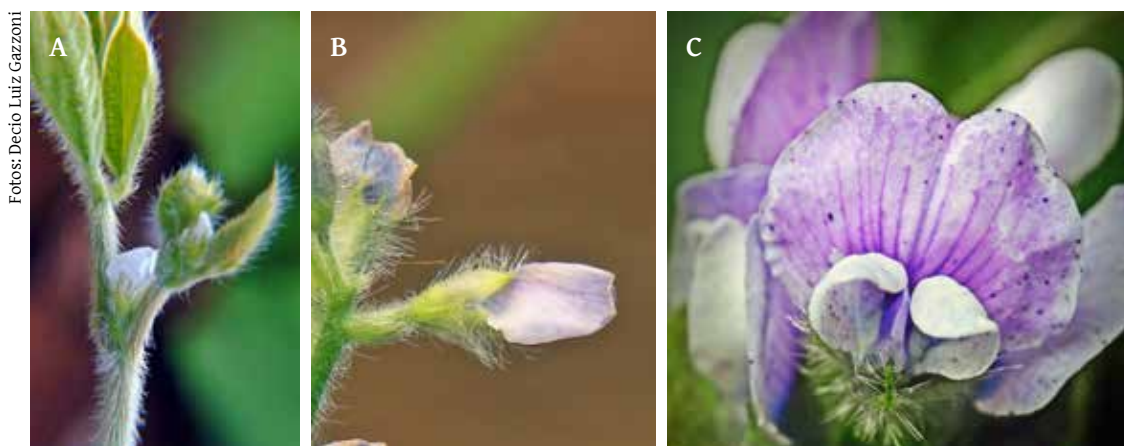


Figura 23. Vista externa de la flor de soja, acorde a las fases de desarrollo de los nectarios. A) Pre-activa; B) Activa; C) Post-activa.

FASE PRE ACTIVA

Durante esta fase, ocurre la formación del nectario entre las bases del anillo de estambres y del gineceo. Al principio de la fase preactiva no hay tricomas sobre el gineceo, los cuales surgirán posteriormente. Los primeros tricomas son alargados y no glandulares, de paredes finas y unicelulares, se desarrollan durante la fase preactiva, siguiendo el surgimiento de

tricomas también alargados, compuestos por 2-3 células, con paredes muy gruesas y, finalmente, tricomas glandulares cortos, compuestos por 5 a 7 células. Además, al inicio del desarrollo del nectario, pequeños cuerpos globulares aparecen en el espacio entre el gineceo recién formado y el nectario. Estos cuerpos poseen un diámetro variable y su origen y función son desconocidos. Ellos desaparecen en el curso de la fase preactiva.

Los cristales se observan dentro de la región basal del néctar, pero en la mayoría de las veces se localizan en una capa de dos a tres células de espesor, debajo de la base del nectario. Esta capa se extiende desde la base compartida entre el nectario y el anillo de estambres hasta la base compartida con el gineceo. Posteriormente, se forma un montículo circular de células especiales del parénquima, recubierto por una sola capa de epidermis, con estomas distintos, que ocurre en toda la superficie del nectario. Ellos consisten de dos células guardas y un poro, con la inclinación hacia el gineceo exhibiendo más estomas. Una cutícula densa y continua recubre todas las células.

Las células del parénquima del nectario tienen paredes finas, con uno o más grandes vacuolas semejantes a las células epidérmicas no estomáticas, en su interior. Plasmodesmos ocurren entre las células especiales del parénquima adyacentes, o entre estas células y células epidérmicas. Las células-guardia, de paredes gruesas, contienen plastidios prominentes, llenos de almidón, así como otras organelas pero, normalmente, no tienen plasmodesmos.

FASE ACTIVA

Durante esta fase, estando la flor aún cerrada, el nectario alcanza su tamaño máximo. Al principio de esta fase, el parénquima alrededor de los terminales vasculares del floema se vuelve altamente vacuolado. Las vacuolas se rellenan con partículas de material no soluble en agua y partículas similares al ribosoma. En muchas de estas células, así como en las células epidérmicas no estomatales, tubos rectos con conjuntos de partículas similares al ribosoma ocurren en el citoplasma, o atraviesan los plasmodesmos y se observan puentes citoplasmáticos, asociados con las vacuolas.

Antes y durante el período en que los fragmentos tonoplásticos y el contenido de las vacuolas se mezclan con las organelas citoplasmáticas, muchas veces se observan haces de tubos presionando hacia fuera del tonoplasto vacuolar y del citoplasma. A continuación, estas células colapsan liberando su contenido a la superficie del nectario, a través de los poros de las células guardadas. Esta secreción holocrina es diferente de la que se informa a otras leguminosas o no leguminosas y sugiere un fenómeno de apoptosis. Al final del proceso, las células espe-

ciales restantes del parénquima del nectario siguen el mismo destino, junto con las células de la epidermis, de modo que todo el nectario decae, dejando sólo algunas de las células de la guardia intactas.

Hay dos tipos de tricomas glandulares no alargados, junto con un tricoma del tipo corto, glandular, compuesto de 5-7 células, localizados en el gineceo, adyacente al nectario. Estos últimos tricomas parecen completar su desarrollo y convertirse en funcionales durante las etapas activa y post activa, posteriormente al colapso del nectario. Esta observación sugiere que el néctar puede consistir en una variedad de compuestos, los cuales se originan tanto en el nectario cuanto en los tricomas glandulares.

Las células especiales del parénquima sufren varias alteraciones antes de su colapso y de la liberación de su contenido. Las que se encuentran más alejadas de las ramificaciones del floema contienen citoplasma periférico denso, que consiste en un núcleo, mitocondria, plastidios, cuerpos de Golgi con vesículas, matrices de retículo endoplásmico rugoso (RER), retículo endoplásmico liso, ribosomas no asociados, al revés de grandes vesículas o pequeñas vacuolas conteniendo material fibrilar y una vacuola central mayor, con varias vacuolas menores.

A medida que aumenta el tamaño de la vacuola en cada célula del parénquima y de la epidermis, el citoplasma periférico es presionado contra la pared celular. Las lagunas aparecen en el tonoplasto en varios lugares, formando entradas que permiten que el citoplasma se mezcle con el contenido de la vacuola. Más tarde la vacuola desaparece y los contenidos mezclados están delimitados sólo por la membrana plasmática y por la pared celular. En esta fase de desarrollo, muchas células especiales del parénquima aparecen parcial o completamente destruidas y otras con el citoplasma y el contenido vacuolar fundido.

Cuando el colapso del nectario se acerca a su final, todas las células del parénquima y de las ramificaciones internas del floema también colapsan, tornándose indistinguibles entre sí, excepción hecha a las células de la epidermis y las células-guardia. Las células epidérmicas no estomatales pasan por las mismas etapas de degeneración que el parénquima especial, eventualmente entrando en colapso. Además de que las vacuolas exhiben puentes con el citoplasma, tubos citoplasmáticos con partículas similares a ribosomas y haces tubulares, también ocurren aglomeraciones de pequeños cristales semejantes a agujas, de composición desconocida, en las vacuolas de algunas de las células epidérmicas en degeneración, así como en algunas de las células especiales del parénquima, antes del colapso. Este material cristalino, de composición desconocida, también se observa en los espacios intercelulares bajo las células guardia.

FASE POST ACTIVA

En las flores recién abiertas los nectarios empiezan el proceso de colapso, con excepción de las células guardias que permanecen intactas. En el decurso del día, el nectario se transforma en un aglomerado de células degeneradas y colapsadas, parcialmente cubiertas con un residuo de material denso con pequeños cristales de formato cúbico, que pueden originarse en el néctar y en otras secreciones.

LOS TRICOMAS Y LOS NECTARIOS

En la flor de soja, tanto los tricomas secretores como los no-secretores del gineceo están asociados con el desarrollo del nectario. Durante el período final de desarrollo pre-activo del nectario, tres tipos de tricomas surgen sobre la epidermis del gineceo. El primer tipo es alargado, no glandular, unicelular y de paredes finas, que contiene una gran vacuola con citoplasma periférico y un gran núcleo (Horner et al, 2003).

El segundo tipo de tricomas, también alargados y no glandulares, está compuesto por una o dos células basales con paredes gruesas y una célula terminal larga, con una pared mucho más gruesa que la de tricomas unicelulares. En ambos tipos, la cara externa de la pared de los tricomas presenta papilas. Estos tricomas contienen núcleos relativamente grandes, con nucléolos avanzados y ocurren en la parte más superior del gineceo, cerca del estigma (Horner et al, 2003).

El tercer tipo de tricomas se desarrolla después de los dos tricomas alargados y es mucho menor y más corto, consistentes de cinco a siete células arregladas linealmente, como es descrito por Horner et al. (2003). Estos últimos tricomas se dispersan entre los tricomas más largos de la base hasta la parte superior del gineceo. El núcleo de las células del último tipo de tricoma es mucho menor que el núcleo en los dos tipos de no glandulares y se encuentra centralmente en cada célula.

LA PRODUCTIVIDAD DE LA SOJA Y SU RELACIÓN CON LAS ABEJAS Y LA POLINIZACIÓN ENTOMÓFILA

A pesar de ser una planta autopolinizada, cleistogámica, no sólo la abeja doméstica (*Apis mellifera*) sino también otros insectos polinizadores se encuentran en la soja. Monasterolo et al. (2015) estudiaron a los visitantes en flores de soja y los efectos de visitas de los polinizadores sobre el proceso reproductivo de la soja, en un paisaje que incluía el cultivo de soja en las proximidades de un fragmento de bosque, en la región del Chaco, Argentina. Las tasas de visita fueron evaluadas en relación a la distancia del bosque, comparando los valores obtenidos en el cultivo de la soja con aquellos observados en flores salvajes presentes en los fragmentos forestales cercanos. Los autores también realizaron un experimento de exclusión, a fin de evaluar la contribución de visitas de insectos a las flores para el éxito reproductivo de la soja, además de analizar la relación entre la dimensión del cuerpo del visitante floral y la distancia entre el bosque y la flor visitada.

Se observaron cinco especies de abejas pertenecientes a dos familias visitando flores de soja, las cuales también fueron bien representadas en las evaluaciones realizadas en las flores silvestres del fragmento forestal. La especie *A. mellifera* fue la especie más abundante encontrada en flores de soja en todas las distancias del punto de muestreo hasta el bosque. Por su parte, los visitantes salvajes presentaron diversidad de especies en función de la distancia entre el punto de muestreo y el borde del bosque. Las especies de menor tamaño se restringían a las áreas más cercanas al bosque, mientras que las mayores se encontraron a menudo dentro del cultivo.

Las tasas de visita fueron significativas y negativamente afectadas por la distancia hasta el bosque (Monasterolo et al., 2015). Todos los componentes de la productividad de la planta, medidos en los experimentos con exclusión para vertebrados, fueron significativamente mejorados, duplicando los valores observados sin la visita de polinizadores, lo que destaca el papel del bosque como reservorio de polinizadores para la soja.

ABEJAS Y POLINIZACIÓN CRUZADA DE SOJA

La literatura apunta a la soja como una especie autógena, cleistogámica, fecundada por autopolinización. Sin embargo, una mirada más atenta apunta controversias, pues ciertos au-

tores evidencian que la soja podría beneficiarse de polinización por insectos. El mayor beneficio es el aumento de rendimiento cuando la polinización por insectos está presente, como inicialmente levantado por Robacker et al. (1983) y Free (1993). Por su parte, existen registros de apicultores norteamericanos y brasileños de que las abejas producen cantidades significativas de miel de soja (Hambleton, 1936; Milum, 1940; Johnson, 1944; Pellet, 1947; Davis, 1952; Jaycox, 1970a; Pellet, 1976), indicando forrageo activo y recolección de néctar y de polen en flores de soja. Además, el estudio conducido por Van Der Linden (1981) informó que 61 de 63 muestras de miel producida en Iowa contenían polen de soja, lo que indica que se obtuvieron, al menos parcialmente (5-10%), a partir de la soja.

Conceptualmente, no es muy aceptable que el aumento de la productividad de la soja dependa de la polinización cruzada, considerando que en plantas cleistogámicas, la fertilización ocurre antes de que la flor se abra. La polinización cruzada natural en soja ha sido estimada como muy baja, situándose la mayoría de los estudios entre el 0,03% (Cavida, 1966) y el 3,62% (Beard y Knowles, 1971). Las estimaciones de Woodhouse y Taylor (1913), Woodworth (1922), Garber y Odland (1926), Cutler (1934) y Weber y Hanson (1961) se sitúan entre estos dos extremos.

Por lo tanto, es sorprendente verificar niveles más altos de cruces, como los que se han reportado en algunas variedades de soja en respuesta a la visita de la abeja doméstica. Gordienko (1960) registró tasas de cruce de 28% y 44% para dos variedades de soja cultivadas en el interior de jaulas con abejas, similares a los observados por Kengni et al. (2015), en Camerún, que oscilaron entre el 21 y el 29%. La polinización de soja con esterilidad masculina, efectuada por abejas en parcelas de soja contenidas en jaulas, fue responsable de un aumento del 477% en la producción de semillas, en relación al observado sin la presencia de abejas (Koelling et al., 1981), atribuida por el autor al aumento de la polinización cruzada. Incrementos en los niveles de cruzamientos atribuidos a la visita de *A. mellifera* fueron relatados en cultivos en campo abierto, con cultivares de soja convencional (Cutler, 1934; Beard y Knowles, 1971; Abrams et al, 1978; Sadanaga y Grindeland, 1981) o con características de macho-esterilidad (Cutler, 1934; Beard y Knowles, 1971; Brim y Young, 1971; Sadanaga y Grindeland, 1981).

En la literatura consultada se observó una posible explicación - aunque parcial - para este fenómeno, que es la expresión del gen mutante p2, que incrementa el nivel de polinización cruzada de soja de menos del 1% al 4-15%, con las tasas más elevadas ocurriendo vecino a las colonias de abejas (Bernard y Jaycox, 1969). De acuerdo con los autores, el gen p2 provoca alteraciones en la pubescencia (pilosidad más corta) en soja, siendo también responsable de la reducción del vigor del polen. Al reducir la capacidad de la flor para autopolinizarse, esta característica aumentó la tasa de polinización cruzada natural a partir de su nivel normal,

de alrededor del 2%, a cerca del 10% en pruebas realizadas en 1967 y 1968, siendo que la proximidad con colonias de abejas ha redundado en porcentajes ligeramente superiores, lo que ya había sido previamente reportado por Abrams et al. (1978).

Para discutir plenamente la relación entre la polinización y el rendimiento de la soja (o de cualquier otra planta) se debe tener en cuenta el costo de energía gastado por la planta para atraer a los polinizadores. (Pyke, 1981; Pyke y Wasser, 1981). Pyke (1991) subraya la importancia de comprender la naturaleza adaptativa de la producción de néctar floral, los costos asociados y los beneficios en términos de desarrollo y/o reproducción (Pyke, 1981; Pyke y Wasser, 1981). La producción de néctar puede utilizar hasta un 37% de energía disponible en un determinado momento (Pleasant y Chaplin, 1983; Southwick, 1984), sin embargo sin afectar al crecimiento o la capacidad reproductiva de las plantas. Por otra parte, Pyke (1991) relató que la remoción del néctar de las flores de *Blandfordia nobilis* aumentó la producción neta de néctar de la planta, pero redujo su capacidad de producir semillas. El ejemplo anterior demuestra que la producción de néctar implica un costo para una planta en términos de desarrollo y/o reproducción y que tanto las ganancias como los costos asociados con la producción de néctar pueden ser estimados en la misma moneda (reservas de fotosintatos).

Conforme aumenta la producción de néctar de una planta, es normal que haya un *trade-off* entre los aumentos resultantes de la polinización mediada por polinizadores, en términos del número de semillas (aumento o reducción), debido a los costos de producción del néctar. En el caso de plantas totalmente autopolinizadas, atraer polinizadores para la polinización abierta puede resultar en costos innecesarios, con eventuales perjuicios para la producción de semillas, así mismo con bajo costo en términos de producción de néctar.

Como se mencionó anteriormente, Ornelas y Lara (2009) sugirieron una teoría similar para conectar el nivel de polinización cruzada, la remoción de néctar y la elevación del rendimiento de las plantas. Estudiando diferentes niveles de reposición de néctar y de recepción de polen por el estigma, sugirieron que la intensidad de polinización y de reabastecimiento de néctar interactúa en sus efectos sobre la producción de semillas. El estudio en *Penstemon rooseus* involucró siete niveles de remoción manual del néctar, en diferentes momentos y en tres diferentes intensidades de deposición de anteras sobre estigmas vírgenes. A pesar de que Ornelas y Lara (2009) indicaron una interacción entre la intensidad de remoción de néctar y polinización, relacionándola con rendimientos crecientes, este fenómeno varía entre las especies, especialmente considerando el grado de dependencia de polinización entomófila para una determinada especie. El creciente volumen de néctar producido por la planta después de la remoción del néctar (tanto artificial como por visitantes florales), puede vincularse a varias vías metabólicas, incluyendo el metabolismo del azúcar en la planta.

El nivel potencial de polinización cruzada debido a la visita de las abejas puede haber sido subestimado, porque el color de la flor de soja se utilizó en la mayoría - si no en todos los estudios - como el indicador genético de polinización cruzada. El color púrpura es dominante sobre el blanco (Woodworth, 1923). La descendencia obtenida en plantas de flores blancas, portando hipocótilos y flores púrpuras, indican que ocurrió la polinización cruzada. Sin embargo, no se tuvo en cuenta en estos estudios la capacidad de discriminación de la abeja doméstica entre cultivares en relación con el color floral y/o otras características, lo que eventualmente podría haber introducido un error sistemático.

Erickson (1975b) apuntó que las características florales asociadas con la atraktividad de las abejas (tamaño de flor, color, abundancia, cleistogamia, aroma, producción de néctar, etc.) varían a lo largo de un continuo entre los límites extremos, para la mayoría de esas características en los diferentes cultivares de soja. Por lo tanto, la discriminación de las abejas entre cultivares de soja podría tener efectos significativos en virtud de diferencias fenotípicas entre cultivares, que favorecieran la fidelidad floral de forraje de las abejas. En consonancia con lo anterior, se verificó que las tasas de cruce fueron mayores cuando los cultivares de flores blancas y moradas se intercalaron en la misma línea, en comparación con el cultivo en líneas separadas para cada color (Beard y Knowles, 1971).

Mientras tanto, y a pesar de los registros anteriores, las flores de soja no siempre son atractivas para las abejas, habiendo sido aventada la hipótesis de que las condiciones ambientales durante el crecimiento y floración de las plantas afectan las características florales (Robacker et al., 1983). En general, las plantas que crecen a temperaturas más altas producen más néctar y son más atractivas que las cultivadas a temperaturas con un máximo de 29°C.

Erickson et al. (1978) también observaron que la atracción de la soja para las abejas no fue la misma para todas las cultivares. En el caso de las abejas, se observó que el número de abejas varía entre 680 y 810 / ha, dependiendo del cultivo de soja, lo que representa aproximadamente el 1% de la población encontrada en la alfalfa (Pedersen, 1962), o el 20% de lo observado para el trébol blanco (Weaver, 1965).

Es importante mencionar que, aunque la potencialidad de secreción de néctar (vinculada al atractivo para las abejas) es hereditaria, está sujeta a la interferencia de factores climáticos y edáficos. Otro factor que puede influir en la capacidad de atracción de las abejas para la soja es la distribución de flores sobre las plantas. Las flores de soja no se agrupan en “racimos”, como en el trébol y la alfalfa, pero están ubicadas en los nudos de las hojas de las plantas. Normalmente se sitúan bajo el follaje, particularmente en cultivares indeterminados. Heinrich y Raven (1972) refieren que inflorescencias son más adecuadas para polinizadores de cuerpo aventajado, como la abeja doméstica, permitiendo mejor manejo de la energía cor-

pórea, comparativamente a flores individuales, una vez que el dispendio de energía en la locomoción entre flores muy cercanas (como en una inflorescencia) puede ser hasta 100 veces menor que un periodo equivalente de vuelo.

En comparación con otras plantas melíferas, el número de flores por planta de soja es bajo. De esta forma, aunque las abejas caminan entre flores en un mismo nudo de la planta de soja, o entre los nudos espaciados, más vuelos serían necesarios para visitar un determinado número de flores en soja que en cultivos como la alfalfa, canola o trébol. Además de la posible mayor oferta de recursos y de la calidad de los mismos, este hecho explica el mayor número de abejas que visitan estos cultivos, en contraste con la soja.

Es importante considerar que el estigma de la flor de la soja se vuelve receptivo uno o dos días antes de la antesis, mientras que las anteras liberan el polen antes de que la flor se abra, una condición extremadamente favorable para la autopolinización (Fehr, 1980; Delaplane y Mayer, 2000). De acuerdo con Yoshimura (2011), la polinización por el viento es insignificante, debido a la baja amplitud de dispersión del polen de la soja y el bajo período de viabilidad.

Milfont (2012) refiere que la autopolinización y la utilización de insecticidas en el cultivo de la soja, durante el período en que las flores están presentes, moldearon el sentido común de que la soja no necesita (o no se beneficia) de la polinización por insectos.

Algunos autores comentaron que el bajo número de vainas en relación al número de flores emitidas por las plantas (normalmente alrededor del 10-15%), puede atribuirse a un déficit de polinización, reduciendo así el rendimiento de la soja (Mcgregor, 1976; Free, 1993; Delaplane e Mayer, 2000). En contraste, Abernathy et al. (1977) relataron que la falla de fertilización es insignificante como causa de abscisión floral en soja. Las flores que sufrieron abscisión eran, en su mayoría, fertilizadas y, por lo general, contenían proembriones, que habían completado dos o tres divisiones celulares.

ABEJAS Y PRODUCTIVIDAD DE LA SOJA

A pesar de lo anteriormente mencionado, con respecto a las bajas tasas de polinización cruzada en la soja, a veces se refiere como parcialmente dependiente de la polinización por insectos (Klein et al., 2007; Gallai et al., 2009). Lautenbach et al. (2012) relataron beneficios de la polinización por insectos en cultivos de soja en estudios realizados en Brasil, Argentina, India, China y Estados Unidos. Robacker et al. (1983) refieren que la soja retorna rendimientos más elevados cuando las abejas fueron introducidas en áreas de cultivo para fines de polinización, a pesar de citar restricciones en la metodología utilizada en los estudios.

Free (1993) menciona que, además de cargar el polen de una a otra flor, el movimiento de los insectos sobre las flores mejora los índices de fecundación, en plantas autopolinizadas, lo que también es referido por Aizen (2008), al verificar mejoría en los índices de fecundación con la presencia de polinizadores en plantas autofecundadas. La intervención de los insectos cargando polen de flores fértiles para flores macho-estériles también contribuye a aumentar la tasa de fecundación de las flores, de acuerdo con Ortiz-Perez et al. (2006). La ocurrencia de macho esterilidad, aunque con tasas variables, es común en cultivos en los que la producción comercial de semillas se deriva por multiplicación en años sucesivos, partiendo de una única fuente de semilla genética básica.

La productividad de tres cultivares de soja cultivados en Indiana - EE.UU. aumentó alrededor del 17,2%, en distancias de hasta 32 m de colonias de abejas (Abrams et al., 1978), contrastando con la productividad menor obtenida por encima de 32 m. En Wisconsin, dos cultivares, Corsoy y Hark, demostraron un 14,8% y un 16,4% de aumento, respectivamente, en jaulas con abejas, en comparación con la soja cultivada en jaulas, sin abejas (Erickson, 1975a). Sin embargo, no se observó un aumento significativo en el rendimiento de Chippewa 64 en las mismas condiciones. En los ensayos en jaula, utilizando la cultivar Pickett 71 en Arkansas y Missouri, se produjo un 15% más de granos de soja en jaulas con abejas que en jaulas sin abejas (Erickson et al., 1978) (Cuadros 4 y 5). En el mismo estudio, los rendimientos en ensayos de campo abierto con las cultivares Forrest y Lee 68, fueron significativamente mayores en distancias de hasta 100 m de apiarios.

Cuadro 4. Rendimiento medio (g) de soja, por 3,05 m de fila.

Año/Cultivar	Con abejas	Sin abejas	Campo abierto	Presencia/ausencia de abejas (%)	N
1971					
Chippewa	588	627	630	-6.6	6
Corsoy	762	669	676	13.9*	6
1972⁽¹⁾					
Hark	783	744	797	5.2	9
1973					
Hark	500	430	480	16.3**	9

⁽¹⁾ Primavera seca, germinación deficiente, población de plantas no uniforme. * Significativo al nivel de 0,05.

Fuente: ERICKSON (1976)

Cuadro 5. Diferencias en los valores de los componentes del rendimiento de soja, debidas a la presencia o ausencia de abejas.

Tratamiento	Total de granos (n)	Vainas con granos (n)	Granos cosechados (n)	Vainas vacías (%)
Con abejas	782***	332***	664*	15,7**
Sin abejas	643	276	577	18.6
Campo abierto	889	386	813	10.7

*, **, *** Comparación entre presencia y ausencia de abejas significativamente diferentes a los niveles de 0,2, 0,1 y 0,05, respectivamente.

Fuente: ERICKSON (1976).

En Kansas, el rendimiento de la soja cv. Forrest, cultivada en jaulas que contenían abejas, fue un 20% mayor que en jaulas sin abejas (Kettle y Taylor, 1979). El aumento de rendimiento en dos variedades probadas por tres años en Delaware, varió del 2,2% al 16,0% en jaulas con abejas, comparadas con la soja cultivada en jaulas sin abejas (Mason, 1979). Sheppard et al. (1979) descubrieron que las poblaciones de abejas adecuadas para la producción de semillas híbridas se alcanzaron con la colocación de una colmena a cada 0,72 hectáreas, sin referirse, sin embargo, al número de individuos de la colonia.

Jung (2014) no encontró diferencias en la productividad de soja cultivada en campo abierto o en jaulas (con o sin abejas en su interior), pero los experimentos en jaulas, conducidos por Erickson et al. (1978) en Arkansas y Missouri, resultaron en un 16% de aumento en el rendimiento, cuando las abejas fueron introducidas en las jaulas.

En el Norte de Paraná, Brasil, Chiari et al. (2005) evaluaron el efecto de la polinización de las abejas en la producción y calidad de semillas de soja, concluyendo que la producción de semillas fue mayor en áreas protegidas, con colonias de abejas (51%), o áreas al descubierto (58%), comparándose a las áreas cubiertas, sin colonias de abejas. El número de vainas en el tratamiento protegido (con abejas) fue un 61% mayor en comparación con el mismo tratamiento protegido, pero sin abejas. Sin embargo, el peso medio de 100 semillas fue mayor en el área protegida, sin abejas.

En otro estudio, Chiari et al. (2008), verificaron que los rendimientos de soja en el área protegida con abejas, fue de 2.757 kg/ha y en el área descubierta fue de 2.828 kg/ha, ambos superiores al área protegida sin abejas (2.000 kg/ha). El número de vainas / planta fue mayor en el área protegida con abejas (38) y en el área descubierta (32), en comparación con el área

protegida sin abejas (21), pero no hubo diferencia para el peso de las semillas o para el poder germinativo de las mismas.

En el estado del Ceará, Brasil, Milfont et al. (2013) refieren incrementos en la productividad de la soja del 18,1%, comparando el área abierta, con libre acceso para los polinizadores salvajes, además de introducción de abeja doméstica, en comparación con la soja cultivada en jaulas sin abejas. Incluso sin la introducción de abejas en el área de soja descubierta, el rendimiento aumentó un 6,3% en relación al obtenido en jaulas sin abejas. Cuando las abejas fueron introducidas en el área no protegida, ocurrió un incremento en el rendimiento, asociado a un aumento del 10% en el número de vainas, del 3% en el número de vainas con dos semillas y del 5% en el número de vainas con tres semillas, en comparación con la soja cultivada en jaulas.

Kengni et al. (2015), en estudios realizados en Camerún, señalan que la presencia de la abeja *A. mellifera adansonii* es responsable de aumentos del 34-38% en la tasa de fructificación de la soja, entendida como la relación entre el número de flores emitidas y el número de vainas efectivamente presentes en la planta, por ocasión de la cosecha. Los autores citan aumentos de 235 a 317% en el número de semillas por vaina y de 111 a 189% en el número total de semillas de soja, comparando parcelas cultivadas en condiciones normales de campo con parcelas similares, pero aisladas del ambiente externo por jaulas, que impedían la presencia de abejas en la soja.

En conclusión, existen resultados conflictivos en la literatura consultada, algunos autores relatando aumentos medios de 10 a 50% en la productividad de la soja, cuando las condiciones de polinización por insectos son adecuadas, contrastando con la referencia de que la polinización cruzada se sitúa entre 0,3-3,5% de las flores de soja, observación que está en línea con los autores que no verificaron aumento de la productividad de la soja que pudiera atribuirse a la polinización entomófila. En el análisis de la literatura referente a la relación entre las abejas y la productividad de la soja, se observó que, cuando la media de productividad de soja era alta, especialmente motivada por buenas condiciones de manejo y ambientales (temperatura y pluviosidad adecuadas), el aumento de productividad debido a la presencia de abejas u otros polinizadores fue más acentuado. Una posible explicación para este hecho sería la producción y la disponibilidad de reservas de fotosintatos en las plantas, para ser transferidos a las semillas. En condiciones ideales, la planta soportaría una producción mayor de granos, beneficiándose de eventuales incrementos de polinización y fecundación de óvulos. En condiciones adversas, la productividad sería disminuida, oscureciendo cualquier efecto positivo de polinizadores. Una red de estudios que involucren diferentes años, materiales genéticos, latitud y condiciones ambientales debe ser implementada para aclarar la controversia.

POLINIZADORES FORRAJEROS EN SOJA

Los polinizadores se atraen hacia una flor específica - como las flores de soja - en la búsqueda por el néctar y el polen y la capacidad de atracción y posterior fidelización es aparentemente proporcional a su cantidad y su calidad nutricional. Incluso a escala global, existen pocos estudios sobre la diversidad y la abundancia estacional de polinizadores que visitan flores de soja. La abeja doméstica (*A. mellifera*) es la especie más comúnmente encontrada en soja (Delaplane y Mayer, 2000; Nogueira-Couto y Peraro, 2000), aunque otros himenópteros (Milfont et al., 2013; Fujita et al. 1997; Santos et al., 2013), dípteros y coleópteros (Santos et al., 2013; Fagúndez et al., 2014) han sido referidos como visitantes florales en soja.

Un total de 29 especies de abejas salvajes en cuatro familias de la orden Hymenoptera (Apidae, Anthophoridae, Megachilidae, Halictidae) fueron recolectadas en el cultivo de la soja, en tres regiones de Estados Unidos, por Rust et al. (1980). Veintidós especies fueron recolectadas en Delaware, visitando 14 cultivares de soja, habiendo sido recuperado polen de soja en seis de esas especies. Siete especies fueron recolectadas en Wisconsin y 10 en Missouri. *Melissodes bimaculata* (Lepeletier) y *Halictus confusus* Smith se encontraron en todas las tres regiones. *Megachile rotundata* (F.), *M. mendica* Cresson y *Dialictus testaceus* (Robertson) fueron los polinizadores más abundantes. La mayor densidad de abejas silvestres fue de 0,36 individuos / m² en la cultivar Essex. La mayor densidad de una sola especie fue de 0,24 individuos / m² para *Ceratina calcarata* Robertson en 'Colombo'.

Las abejas silvestres forrajeando en soja, recogidas por Rust et al. (1985), fueron: 1) Familia Apidae: *Bombus impatiens* Cresson; *Bombus vagans* Smith. 2) Familia Anthophoridae: *Ceratina calcarata* Robertson; *Melissodes bimaculata* (Lepeletier); 3) Familia Megachilidae: *Megachile rotundata* (F.); *M. mendica* Cresson; 4) Familia Halictidae: *Agapostemon virescens* (F.); *Augochlorella sosa* (Provancher); *Halictus confusus* (Smith); *Coriaecum lasioglossum* (Smith); *Dializus 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) mencionó que *A. mellifera* fue la especie dominante forrajeando en soja (57%), en Barra do Bugre-MT, Brasil, mientras que las especies de Meliponini representaron el 29% del total de insectos visitantes florales recogidos, pero no necesariamente siendo polinizadores.

Las flores de soja tienen nectarios funcionales. Para la mayoría de los cultivares, cada flor de soja produce apenas un poco menos néctar que las flores de alfalfa, en regiones del norte de los Estados Unidos y las concentraciones de azúcar en néctares de soja son 5-10% más elevadas que en los de alfalfa, cuando las condiciones ambientales y de manejo del cultivo son favorables (Erickson, 1984).

Alves et al. (2010) estudiaron la influencia del forraje de abejas africanizadas sobre la concentración de azúcar en el néctar de soja, cultivada en jaulas con o sin la presencia de abejas, en áreas semi-cubiertas, con libre visita de las abejas y en área descubierta. El área cubierta, con colonia de abejas africanizadas en su interior, presentó concentración de azúcar superior al área cubierta, sin visitas de insectos, y al área descubierta, pero la concentración de sacarosa en el área abierta fue mayor que en los demás tratamientos. El contenido de glucosa no fue afectado por los tratamientos, mientras que la concentración de fructosa fue menor en área cubierta, sin abejas, en comparación con los demás tratamientos.

En la región central de Estados Unidos, la producción de néctar y la visita de las abejas se concentra entre las 9h y las 15h, similar a la encontrada por Gazzoni (2013) en el sur de Brasil. El volumen de néctar por flor de soja - que es mayor en climas más cálidos - varía significativamente entre los cultivares, normalmente entre 0 y 0,2 μL / flor, con algunas flores alcanzando 0,5 μL , sabiendo que el estómago de una obrera de abeja doméstica tiene una capacidad de 35-50 μL (Erickson, 1984). Este autor relata un contenido medio de azúcar en el néctar de soja variable entre el 37 y el 45%. En Missouri y Arkansas, el contenido total de carbohidratos en el néctar de soja varía de 301 a 1.354 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ de néctar y de 15 a 134 μg / flor. El observó que la concentración de azúcar floral aumentó, pero su volumen disminuyó, según varió la temperatura y la hora del día. Las proporciones de cada azúcar en el néctar (es decir, la relación fructosa: glucosa: sacarosa) difieren entre los cultivares de soja, así como con la hora del día, dentro de un cultivar.

En el caso de los cultivares de flor morada y blanca, Erickson (1984) no encontró diferencias en el contenido de hidratos de carbono, pero cita que el sentido común apuntaba que, en Wisconsin, la producción de miel era más consistente en volumen y contenido de carbohidratos entre los cultivares de flor blanca, razón por la cual cultivar con flores blancas eran consideradas más atractivas que las rojas.

La recolección de polen de soja por abejas en soja es altamente variable, así como la capacidad de una cultivar para producir polen. A pesar de que generalmente la cantidad de polen recogida por las abejas en las flores de soja es pequeña, en algunas áreas el polen de soja puede representar más del 50% de la cantidad total de pólenes recogidos por las abejas, de acuerdo con Erickson (1984). Pelotas de polen de soja retiradas de la corbícula de obreras

son fácilmente reconocidas por su color marrón grisáceo, tamaño pequeño y por su compactación. Una hipótesis probable para explicar la alta concentración de polen de soja, en algunas áreas de apicultura, es la deficiencia de plantas melíferas, en floración, en la misma área de cultivo de soja, durante el período de florecimiento de la soja, explicado por las extensas áreas continuas de cultivo de soja.

Erickson (1984) emprendió el cuestionamiento de la cleistogamia y el hecho de que las flores de soja permanecieran abiertas sólo un solo día. En el caso de los estudios en ambiente controlado, se constató que sólo el 33% de las flores de soja ‘Mitchell’ examinadas se encontraban autopolinizadas a 3,5 horas después del inicio de la fotofase (aurora artificial), pero el 58% estaban autopolinizadas 6,5 h después del inicio del fotoperíodo. Estos resultados sugerirían que, al inicio del día, la soja es más propensa a la polinización cruzada, seguida por un período de intensa autopolinización, que iniciaría antes del mediodía y se extendería hasta el anochecer. Se propuso que el calendario de estas estrategias puede variar en función de la abundancia relativa de polen, además de otros factores. Sin embargo, incluso Erickson (1984) no estaba completamente convencido de su teoría, recomendando que los estudios de seguimiento en el campo fueran conducidos, para confirmar la hipótesis con resultados de campo. La literatura posterior a 1984 no contempla ningún estudio para probar la hipótesis propuesta por el autor.

RELACIONES ENTRE LA SOJA Y LOS POLINIZADORES

Erickson (1976) afirma que, contrariamente a los conceptos populares de sentido común y a una considerable parte de la literatura científica, las abejas normalmente se alimentan activamente en la soja para recoger el néctar y el polen, y que se sabía poco sobre el nivel de preferencia de las abejas en relación al polen de soja, e incluso sobre su calidad nutricional. Las abejas recolectan grandes cantidades de néctar de soja, en muchas áreas de los EE.UU. y, bajo ciertas condiciones, a veces prefiriendo el néctar de soja, en comparación con otras fuentes. Según el autor, el néctar de soja es de alta calidad, producido en cantidad sustancial, dependiendo de la variedad y de las condiciones ambientales, en particular, las condiciones del suelo que predisponen a altas tasas de secreción de néctar en la soja.

En Argentina, estudios palinológicos demostraron que la soja es una importante fuente de néctar para la producción de miel, a veces resultando en miel monoclonal de soja (Fagúndez y Caccavari, 2003, 2006; Gallez, 2005). Además de néctar, Fagundez y Caccavari (2003) reportan que la soja es una importante fuente de polen para el mantenimiento de las colonias de *A. mellifera*.

En general, las plantas compiten por la atención de las abejas, con concentraciones de azúcar en el néctar por encima del 25%. La calidad del néctar de soja (30 a 50% de sólidos disueltos) parece situarse ligeramente por encima del contenido medio de otras plantas, de acuerdo con Erickson (1975a, b). La tasa de secreción de néctar en plantas es controlada por una compleja interacción de factores climáticos y edáficos, así como por la carga genética de cada cultivar de soja (Percival, 1975).

De acuerdo con Erickson (1975a), las flores de algunos cultivares de soja abren sólo parcialmente - o simplemente no se abren - en cultivos acompañados en el sur de Wisconsin. Sin embargo, el autor no determinó si la capacidad de un cultivar de soja para resistir a la cleistogamia es un indicador de su capacidad de secretar el néctar en condiciones inferiores al óptimo climático requeridos por la planta. Cultivares con comportamiento no totalmente cleistogámico continuaron a secretar una pequeña cantidad de néctar, a temperaturas más bajas, pero parece poco probable que las abejas visiten las flores cerradas (Erickson, 1975a).

En otro artículo, Erickson (1975b) afirma que el atractivo de la soja para las abejas aparentaba ser una característica heredable, como ocurre en la mayoría de las plantas polinizadas por insectos y que las alteraciones en la expresión de la cleistogamia, inducidas por la temperatura, pueden proporcionar indicadores para seleccionar características de atractivo de cultivos de soja para las abejas, involucrando, principalmente, néctar y producción de aroma (Erickson, 1975b). El autor subrayó que la relación entre el gen e3 (floración tardía) y la producción de néctar debe ser estudiada en profundidad. Alves et al. (2010) señalan que algunos cultivares de soja brasileña pueden no ser muy atractivos para las abejas, en función de las características del néctar, en especial la concentración total de carbohidratos.

En el estudio de Chiari et al. (2013), ubicado en Londrina, Brasil, el periodo de antesis de la flor fue 8:04h más largo en el área protegida, sin la presencia de abejas, comparado a una área cubierta, con una colonia de abejas y a otra área no cubierta, con libre visita de abejas. La media de la receptividad del estigma de la soja fue de 87,35% y la viabilidad del polen de soja fue del 89,82%. La tasa de abscisión de flores de soja fue de 71,10% en áreas cubiertas, sin colonias de abejas, por encima de los valores para el área cubierta, con una colonia de abejas y de las parcelas con libre visita de insectos, que fueron de 50,78% y 55,12%, respectivamente. En este estudio, *A. mellifera* fue el insecto que más frecuentemente (97,02%) visitó las flores de soja, en las parcelas descubiertas. El tiempo gastado por *A. mellifera* para recolectar néctar fue mayor en el área cubierta, con una colonia de abejas, que en el área de libre visita de insectos.

Gazzoni (información personal) no encontró diferencias en la población de abejas en campos de soja, relacionadas con distancias de hasta 200m (Ortigueira, PR) o 500 m (Sorriso, MT) entre el punto de muestreo y la colonia de abejas. Sin embargo, Erickson (1976) observó mayor número de vainas y de granos en soja cosechada más cerca (hasta 50 m) de la colonia de abejas (Cuadro 6), debido a la mayor presencia de abejas cerca de las colmenas.

Cuadro 6. Efecto de la distancia del apiario sobre algunos componentes de la producción de soja.

Distancia de la colonia (m)	Total de granos (g)	Vainas con granos (n)	Granos cosechados(g)	Vainas vacías (%)
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

*, ** Estadísticamente diferente de valores inferiores a 0,1 y 0,05, respectivamente.

Fuente: Erickson (1976)

De acuerdo con Erickson (1976), el tiempo promedio dedicado por la abeja para la recolección de néctar de soja fue de 2,74 segundos / flor y de 4,37 segundos / flor para la recolección de polen. El autor refiere que *A. mellifera* visitó, en promedio, 7,14 flores / min recogiendo el néctar y 3,75 flores / min para la recolección de polen. La concentración total de azúcares en el contenido estomacal de las abejas fue del 41,19% en el área cubierta con presencia de abejas, mayor que el observado para el área de visita libre, que fue del 38,22%.

Jung (2014) menciona que las abejas domésticas concentran el forraje en el cultivo de la soja en Rio Grande do Sul, entre 9h y 14h, casi sin visitas a las flores de soja después de las 15h. Los resultados coinciden con los encontrados por Gazzoni (información personal) para el Norte de Paraná, pero discrepándose de sus observaciones realizadas en Sorriso-MT, en que la visita de las abejas domésticas a la soja tuvo un pico entre 9h y 10h, prácticamente desapareciendo del campo después de las 12h. Probablemente la temperatura más elevada y la menor humedad relativa del aire en Sorriso-MT, sean determinantes para el menor forraje a partir de las 12h.

El atractivo de una abeja a una planta está asociada a la concentración de azúcar en el néctar, que puede variar mucho (de 2-3% a 75-77%) en el néctar secretado. El néctar más concentrado es el preferido por las abejas porque gastan menos tiempo y necesitan menos trabajo para deshidratarlo, transformándolo en miel. De acuerdo con Erickson (1975), la cantidad media de sólidos disueltos en el néctar recuperado de abejas forrajeando en soja fue del 37% (con intervalos entre 18-55%; n = 30). La concentración de sólidos era menor por la mañana, aumentando a lo largo del día. Las muestras simultáneas se obtuvieron de abejas forrajeras en alfalfa para fines de comparación. A pesar de que la alfalfa es una flor preferida por las abejas, su néctar presenta concentraciones más bajas de sólidos solubles (Cuadro 7).

Cuadro 7. Sólidos solubles en el néctar de soja y alfalfa, acorde a la hora del día

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

Fuente: Erickson (1975)

Robacker et al. (1983) investigaron los efectos de las condiciones ambientales sobre las características de las flores de soja, incluyendo la producción de flores, la intensidad del color, transparencia, tamaño, secreción de néctar y emanación de aroma en el atractivo de las plantas para las abejas. La mayoría de las características de la flor aumentó a medida que las temperaturas diurnas del aire en el ambiente en que se cultivaron las plantas aumentó de 20 a

24° C y alcanzó valores máximos a 28°C antes de estabilizarse o declinar al alcanzar los 32° C. Sin embargo, el tamaño de la flor y la secreción de néctar siguieron aumentando con temperaturas superiores a 32° C.

De los dos componentes de aroma de la flor, la emanación de un componente aumentó, mientras que el otro disminuyó con el aumento de la temperatura (Robacker et al, 1983). La hipótesis sugerida es que los dos productos químicos del aroma pueden comunicar información sobre la receptividad de la flor para los polinizadores. La producción de flores y su apertura respondieron linealmente a las variaciones nocturnas de la temperatura del aire en el ambiente en que las plantas fueron cultivadas, alcanzando los mayores valores en los límites superiores (22 - 26° C), en comparación con las temperaturas más bajas (14 - 18° C). La producción de flores también respondió de forma lineal a la temperatura del suelo, alcanzando valores más elevados en las temperaturas más altas (28-32° C), en comparación con las más bajas (16-20° C).

De los dos niveles de fertilización con Nitrógeno (75 y 175 ppm) y Fósforo (15 y 30 ppm) probados, el nivel más alto de N estimuló mayor producción de flores, aumentando su tamaño y la secreción de néctar, mientras que el nivel más elevado de P disminuyó las mismas tres características de la flor, de acuerdo con Robacker et al. (1983). Por otro lado, el nivel inferior de N y el superior de P promovió mayor apertura de la flor. El atractivo de las plantas para las abejas domésticas varió positivamente con las características de flor, de tal forma que las plantas cultivadas a la temperatura diurna de 28°C, nocturna de 22 y 26°C, con el nivel más alto de N y el más bajo de P fueron las más atractivas para las abejas.

Roumet y Magnier (1993) midieron el flujo de genes por polinización cruzada en el cultivo de soja, mediada por abejas del género *Megachile*, utilizando un material genético macho estéril. La aptitud de las abejas para polinizar plantas de soja con esterilidad masculina (gen ms2), en parcelas conducidas dentro de jaulas, fue evaluada en cuatro experimentos. El menor rendimiento de plantas con macho estéril está asociado a un menor número de nudos reproductivos fértiles. Durante el período de floración se observó un flujo eficiente de polen, tanto con los marcadores morfológicos como con los electroforéticos. El comportamiento de los insectos polinizadores no fue influenciado por el color de la flor y las diferencias en la duración del período de floración de las plantas donantes de polen parecen ser el principal factor de inducción de diferencias en las poblaciones de abejas.

Las características del néctar de 17 cultivares de soja, cultivadas en Hayti (MO, EE.UU.), fueron examinadas para evaluar el potencial de preferencia de forraje por abejas (Severson y Erickson, 1984). La secreción de néctar ocurrió entre 9 y 15 h y las flores permanecieron abiertas por apenas un día. La producción de néctar por flor varió de 0,022 a 0,127 µL entre

los cultivares, mientras que el contenido total de carbohidratos en el néctar varió de 301 a 1.354 $\mu\text{g} / \mu\text{L}$. Los contenidos de fructosa, glucosa y sacarosa oscilaron entre 42 - 314 $\mu\text{g} / \mu\text{L}$, 43 - 262 $\mu\text{g} / \mu\text{L}$ y 97 - 986 $\mu\text{g} / \mu\text{L}$, respetivamente. El contenido de carbohidratos totales por flor varió de 16,0-134 μg .

Acorde a los autores, las proporciones de fructosa:glucosa:sacarosa en el néctar de los diferentes cultivares variaran desde aquellas con bajo tenor de sacarosa (circa 1,2:1,0:1,4) hasta alto tenor de sacarosa (circa 1,2:1,0:6,7). No hubo diferencias en las características del néctar entre los cultivares de flores blancas o púrpuras. La hora del día fue el principal factor que afectó las características químicas del néctar de soja, siendo que tanto los contenidos de los azúcares individuales (fructosa, glucosa y sacarosa) como el contenido total de hidratos de carbono aumentaron a lo largo del día, mientras que el volumen de néctar por flor disminuyó. Los efectos entre los días y la temperatura del aire sobre las características del néctar fueron mínimos. Se observaron diferencias en las características del néctar entre los cultivares de soja que podrían influir en el forraje preferencial por abejas (Severson y Erickson, 1984).

La reciente preocupación por el flujo génico estimuló investigaciones para actualizar las informaciones sobre la polinización cruzada en soja. Ray et al. (2003) realizaron estudios en 2001 y 2002, utilizando dos cultivares de soja: Pace (flor blanca) y DP3588 (flor púrpura), seleccionadas por presentar fechas de floración equivalentes. Los experimentos utilizaron la dominación del color morado sobre el color blanco para identificar polinizaciones cruzadas naturales. En el primer experimento se sembraron 12 líneas de 'Pace' (flores blancas), flanqueadas en los bordes de cada parcela por cuatro líneas de 'DP3588' (flores púrpuras). En total, 73.512 plantas potencialmente híbridas fueron examinadas y las tasas de polinización cruzada natural variaron del 0,41% - cuando la fuente de polen estaba a 0,9m - hasta 0,03% con la fuente de polen a 5,4 m de distancia. Estos valores son consistentes con los valores previamente reportados en la literatura.

En el segundo experimento (Severson y Erickson, 1984), las semillas de 'Pace' y 'DP3588' fueron sembradas dentro de la misma línea con espaciamiento de 15,2 cm entre plantas, alternando las cultivares en la secuencia, dentro de la línea. A cosecha, 167 plantas de la cultivar Pace (flores blancas) fueron cosechadas y un total de 19.151 progenies fueron analizadas para evaluar la tasa de polinización cruzada. La progenie de 56 plantas de las 167 (33,5%) analizadas no mostró ninguna evidencia de polinización cruzada. La progenie de las restantes 111 plantas presentó tasas de polinización cruzada naturales variando de 0,65 a 6,32%, con promedio del 1,8%. Las tasas máximas obtenidas son considerablemente más altas que las tasas usualmente mencionadas, de acuerdo con Ray et al. (2003).

La característica de resistencia a plagas de algunos cultivares de soja genera una preocupación relativa al potencial impacto negativo del inhibidor de proteinasa de soja - una característica de resistencia de la soja a insectos - y la estrategia de forraje de las abejas. Los estudios de laboratorio reportaron interrupciones del comportamiento digestivo y del aprendizaje en abejas tratadas con el inhibidor Bowman-Birk (BBI), un inhibidor de la proteinasa sérica expresado en algunas plantas modificadas genéticamente (Dechaume-Moncharmont et al., 2005). Posteriormente, los mismos autores investigaron los posibles efectos comportamentales de cultivares transgénicos en abejas, en condiciones de laboratorio. Un experimento de libre elección utilizó 150 abejas, que realizaron cerca de 7.700 visitas en las flores. El número medio de visitas por hora, el tiempo medio de alimentación y el intervalo entre las visitas consecutivas no fueron significativamente diferentes, cuando la solución de sacarosa de alimentación se mezcló con BBI a $100 \mu\text{g mL}^{-1}$, una dosis cercana al nivel de la expresión en la planta, en comparación con el control sin inhibidor.

La soja no es considerada una planta anemófila, aquellas cuya polinización cruzada es mediada por el viento. Para comprobar el hecho, Yoshimura (2011) investigó el asunto usando muestreadores de polen Durham, distribuidos hasta 20 m del borde del campo de soja. En laboratorio, la distancia de dispersión fue evaluada en un túnel de viento bajo flujo de aire constante, en comparación con las distancias teóricas previstas con base en el diámetro del polen. En el campo, la densidad máxima de polen al día fue de $1,235 \text{ granos cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en tres puntos de observación, dentro de 2,5 m desde el borde. En el interior del campo, la densidad media fue inferior a $1 \text{ grano de polen cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$, durante 19 días de floración. Los resultados del experimento en túnel de viento ratificaron la información de que las plantas presentaban baja tasa de liberación de polen en el aire y la distancia de dispersión fue menor que el valor teórico atribuido a la dispersión en racimo. Se concluye que la polinización mediada por el viento parece ser insignificante en el cultivo de soja, reforzando que la polinización cruzada en la soja envuelve animales polinizadores, especialmente las abejas.

CICLO DE LA SOJA Y NECESIDAD DE CONTROL DE PLAGAS

Hay varios insectos plagas que atacan la soja durante su ciclo de vida. Las principales plagas son los insectos que se alimentan de las hojas y los que se alimentan de vainas y granos. El período crítico para impactos negativos del control químico de plagas sobre los polinizadores ocurre cuando las flores están presentes en plantas de soja. Este período puede variar de 12 a 30 días, dependiendo de varios aspectos, pero especialmente si los cultivares de soja son del tipo determinado o indeterminado. En las cultivares de crecimiento del tipo determinado, el estadio R2 se caracteriza por la plena floración y el nodo terminal superior desarrolla flores, cesando el crecimiento vegetativo vertical de la planta. En la etapa R3 (inicio de formación de las vainas), el período de floración se cierra y pocas flores están presentes en las plantas. El período de floración promedio para cultivares de hábito determinado dura entre 12 y 17 días - en promedio 15 días.

En el caso de las cultivares de hábito de crecimiento indeterminado, el florecimiento continúa después de la etapa R3, a veces hasta R5 (inicio del llenado de granos), extendiéndose, por término medio, durante cerca de 25 días (variando entre 22 y 30 días). Esta es una diferencia muy importante, a veces crucial, en relación a la necesidad de control de plagas, porque, en cultivares determinados, el período de floración no se superpone con la formación y llenado de vainas. Por lo tanto, no es necesario controlar insectos que se alimentan de vainas y granos, mientras las flores están abiertas en las plantas. De forma opuesta, en cultivares indeterminados - que son comúnmente los más cultivados en la actualidad - las vainas y las flores están presentes al mismo tiempo sobre las plantas. Así, mientras los polinizadores visitan flores de soja, las vainas y los granos pueden (o no) ser atacados por plagas y, como tal, necesitar prácticas de control (Figura 24).

En la mayoría de los cultivares de soja, la parte vegetativa del ciclo (VE a Vn) representa cerca de un tercio de todo el ciclo. Pero esta regla general depende de la cultivar, la latitud, la altitud, las condiciones climáticas (lluvia y temperatura diurnas y nocturnas), el pH y la fertilidad del suelo. Para ilustrar, las temperaturas más altas pueden inducir ciclos más cortos para las plantas de soja y la primera flor puede aparecer más temprano que en temperaturas inferiores. El mismo comportamiento es válido para estreses hídricos o nutricionales (niveles bajos de N, P y K en el suelo).

La regla de oro para minimizar el impacto negativo de las acciones de control de plagas sobre los polinizadores es seguir rigurosamente las recomendaciones del Programa de Manejo de Plagas de Soja (MIP-Soja). Los insectos que se alimentan de hojas pueden ser plagas importantes a lo largo de todo el ciclo, aunque las especies dominantes pueden variar de acuerdo con la ubicación geográfica, condiciones ambientales o la presencia de enemigos naturales (predadores, parásitos, enfermedades de plagas) o, aún, estando relacionados a esquemas de control químico incorrectamente aplicados.

Dichas plagas pueden, incluso, atacar las hojas de soja durante el período de florecimiento, tanto en cultivares determinados como indeterminados. En este caso, es posible eliminar o minimizar el impacto sobre polinizadores siguiendo reglas simples, como efectuar el monitoreo constante del crecimiento poblacional de las principales plagas y de sus daños y observar cuidadosamente los niveles de daños y de acciones. En caso de necesidad de utilización de control químico se debe evitar la aplicación de plaguicidas durante el horario preferencial de forraje de las abejas (de las 9 a las 15h). Los insecticidas biológicos, fisiológicos o dosis menores de insecticidas que son menos perjudiciales para los polinizadores, constituyen tácticas fundamentales para mitigar el impacto adverso. Es importante reforzar que es innecesario e inútil controlar plagas que atacan vainas y granos (chinchas u orugas) antes de la presencia de vainas mayores de 0,5 centímetro de longitud.

La cuestión es más complicada cuando se trata de cultivares de hábito indeterminado, por la presencia simultánea de flores y vainas en las plantas. En este caso, si las chinchas u orugas que se alimentan de vainas o granos alcanzan los niveles de acción, se recomienda el control de esas plagas para evitar pérdidas financieras. De nuevo, la directriz principal es seleccionar, entre los insecticidas recomendados para controlar esas plagas, aquellos que tienen un impacto mínimo sobre polinizadores. En algunos países, existen restricciones oficiales en el registro que no permiten la aplicación de ciertos insecticidas durante el florecimiento de la soja, que deben ser estrictamente observados. La aplicación de los insecticidas debe realizarse evitando los horarios preferenciales de forraje de las abejas (9h - 15h), reduciendo la posibilidad de que los insecticidas alcancen directamente el cuerpo de los polinizadores. En cualquiera de los casos mencionados, es muy importante la regulación adecuada de los equipos de pulverización, atentando para el caudal adecuado y para las bandas óptimas de temperatura y de viento. Se recomienda observar una zona tampón entre los bordes del campo de soja y áreas contiguas, que puedan servir de abrigo y alimentación para polinizadores. En este particular, debe evitarse a toda costa la deriva en las aplicaciones, para no alcanzar blancos no deseados fuera de los límites del cultivo de soja.

La Figura 24 explicita una representación gráfica del ciclo de la soja, destacando el período de floración y su asociación con la posibilidad de ataque de plagas.

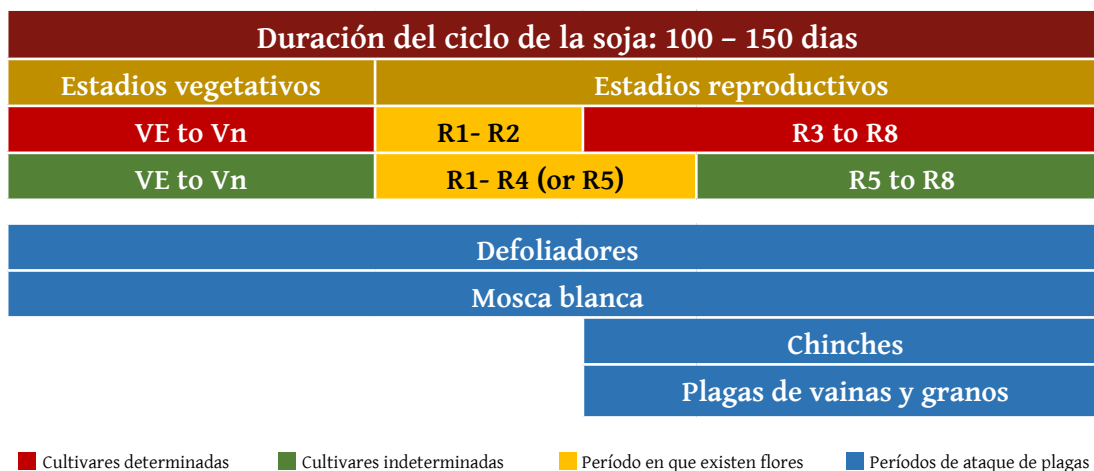


Figura 24. Ciclo de soja, destacando el período de floración y la posibilidad de ocurrencia de plagas.

REFERENCIAS

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. Available at: <http://www.unemat.br/eventos/jornada2009/5conic.php?content=downloads/prog_conic_paineleoral/painel-05>. Accessed on: 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.

BEARDSSELL, 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 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.; ANGIONI, 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, 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**. Available at: <<http://www.intechopen.com/books/herbicides-advances-in-research/floral-biology-andafricanized-honeybee-behaviour-in-transgenic-roundup-readytmvar-br-245-rr-and-co>>. Accessed on: 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**. Available at: <<http://www.intechopen.com/books/herbicides-mechanisms-andmodeof-action/gene-flow-betweenconventional-and-transgenic-soybean-pollinated-byhoneybees>>. Accessed on: 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. Available at: <<http://www.thefreelibrary.comActa+Scientiarum+Agronomy+%28UEM%29/2008/April/1-p51339>>. Accessed on: 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.; ATENCIA, 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 p. 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. 497-499, 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. (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 *Dactylanthus taylorii* 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**, 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. Supplement.

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.; 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 Biologia 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. p. 768.
- 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. 592 p.
- 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 Argentinean 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 Argentinean 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 agrônômicas 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, 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: Heidelberg; New York: 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**, v. 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.; LINSENMAIR, 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.; RATTKKE, 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, 10th. 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 β -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. Available at: <w3.ufsm.br/ppgea/index.php/publicacoes/dissertacoes>. Accessed at: 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.; SORESENSEN, 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**. 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. Moznosti zlepšeni práce včely medonosne (*Apis mellifera* L.) při opylování vojtěšky seté (*Medicago sativa* L.). **Shornvys Skoly Zemed Brne**, p. 111-122, 1965. (Abstracted 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.
- LUTTGE, 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, V. 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. Available at: <<http://www.ars.usda.gov/SP2UserFiles/Place/53420300/OnlinePollinationHandbook.pdf>>. Accessed at: 7 Jan. 2015.

MCKIM, S. M.; STENVIK, G. E.; BUTENKO, M. A.; KRISTIANSEN, 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 Ca²⁺ during pollen tube growth. **Developmental Biology**, v. 222, n. 1, p. 84–98, 2000.

MIKSCH, 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 birdsfoot 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.** Springer Netherlands, 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. **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**. Available at :< <http://www.geo.arizona.edu/palynology/polkey.html#keyauthor=Owen>>. Accessed on: 22 Feb. , 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. 302-309, 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. Longman, London, 719 p., 1968.

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.; LENSKEY, 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, 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.; LEWINSON, 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-RIANO, 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.; ROSHCHINA, V. D. **The excretory function of higher plants**. Springer, Berlin. 314 p., 1993.

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 honey-bee (*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 **Proceedings of the 4th International Pollination Symposium**, 11-13 October 1979. College Park, MD, USA. p. 123-130, 1979.

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...** Available at: < <http://www2.le.ac.uk/departments/biology/people/twell/lab/pollenis>>. Accessed on: 26 Feb. 2015.

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

VAN SCHAIK, 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.; PUDIL, 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.; ADER-KAS, 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.; MURAI, 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.

ZLATKIS, 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.



GLOSARIO

Abaxial: Girada hacia fuera a partir del eje de un órgano u organismo; la superficie abaxial de una hoja es la parte inferior o el lado hacia fuera, a partir del vástago.

Abscisión: Aborto de flores o vainas

Adaxial: Denota la superficie superior, opuesta a la abaxial.

Androceo: Aparato reproductor masculino. El filamento y la antera son las dos partes del androceo.

Antera: El órgano de la planta que produce el gameto masculino.

Antésis: El período inicial en que una flor está completamente abierta y funcional.

Apoptosis: Proceso de muerte programada de una célula.

Arquespórica: La célula (o grupo de células) primitiva, que origina las células a partir de las cuales se derivan las esporas.

Vainas estaminales: Revestimiento de protección de los estambres.

Bractéolas: Pequeñas brácteas localizadas en el pedúnculo, por encima de la bráctea y debajo del cáliz.

Calazal: La región de un óvulo opuesto al micrópilo, donde los tegumentos y los núcleos están unidos.

Campilotrópico: Óvulo orientado transversalmente, es decir, con su eje en ángulo recto con su vástago y con una bolsa embrionaria curvada.

Casmogamia: Cuando la polinización ocurre en flores después de estar abiertas

Cleistogamia: Cuando una flor es autopolinizada antes de su apertura y puede abrir o no después de la polinización.

Crassinucelados: Óvulo con una o más capas de células fuera del saco embrionario, distintas de las de la epidermis del óvulo.

Dioica: Especie vegetal en la cual los órganos reproductivos masculinos y femeninos, especialmente flores, están presentes en diferentes individuos.

Discoide: En forma de disco.

Entomófilo: Relativo a los insectos.

Esporangios: Compartimiento en el que se forman las esporas. Puede ser compuesto por una sola célula o puede ser multicelular. Todas las plantas, hongos y otros organismos forman esporangios en algún momento de su ciclo de vida. Los esporangios pueden producir esporos por mitosis, pero en casi todas las plantas terrestres, ellos son el local de meiosis y producen esporas haploides, genéticamente distintas.

Esporógeno: Una célula de forma alargada, en espiral espesada, hidrófila, la cual es derivada de tejidos esporogénicos, cuya función es auxiliar en la dispersión de esporas.

Esporopolenina: Uno de los principales componentes de las paredes de esporas (exina) de plantas y de granos de polen.

Estambre: El órgano reproductivo masculino de las plantas.

Estambres diadelfos: Teniendo los filamentos de una flor unidos en dos grupos.

Estigma capitado: Un estigma ampliado en la punta, reunido en una masa en el ápice, como estigma compuesto.

Estilo: Parte alargada de un carpelo, o grupo de carpelos fundidos, entre el ovario y el estigma.

Etiolada: Una planta en desarrollo con déficit o ausencia de clorofila, por impedimento de su exposición a la luz solar.

Filamento: El tallo del estambre en una flor, que soporta la antera y que consiste principalmente de tejido conductor.

Hipocótilo: Parte del eje de un embrión de planta o planta joven, entre el punto de inserción del cotiledón y la parte superior de la radícula. En algunas plantillas etioladas, el hipocótilo es muy prolongado.

Lóculo: Cualquiera de las cámaras de un ovario o anteras.

Megasporocito: La célula madre diploide en un óvulo, que forma megásporas haploides por división meiótica.

Megásporos: En angiospermas, una de las cuatro células haploides formadas a partir de un megasporocito, durante la meiosis. Tres de los cuatro megasporos degeneran y el restante genera el gametófito femenino, que produce los óvulos.

Micrófilo: Un poro en la membrana del huevo de un ovocito, lo que permite que el esperma penetre y fertilice el óvulo.

Microsporangio: El desarrollo de esporas masculinas comienza con el microsporangio y la célula madre (micrósporo) incorporada. La célula diploide, ubicada en una bolsa de polen, en la antera, sufre meiosis y produce cuatro micrósporos (haploides). Cada micrósporo sufre mitosis para producir microgametófitos (granos de polen), cada uno con dos células.

Monoica: Teniendo los estambres y pistilos en flores separadas, pero en la misma planta.

Nectario: Glándula que segrega néctar. Los nectarios generalmente están ubicados en la base interna de flores polinizadas por insectos, donde sirven como un atractivo para los polinizadores.

Nucelo: Masa de tejido del óvulo de una planta que contiene la bolsa embrionaria. Después de la fertilización, puede ser absorbido por el embrión en desarrollo o persistir para formar un periesperma.

Perianto: Parte de la flor compuesta por el cáliz y corola.

Periclinal: Paralela a la superficie de un órgano. En la división celular periclinal el plano de división es paralelo a la superficie del cuerpo de la planta.

Pistilo: El órgano reproductivo femenino de las plantas.

Plasmodesmos: Interconexión entre membranas de células vecinas que crean puentes citoplasmáticos. Se producen sólo en las células vegetales. Los microtúbulos membranosos atraviesan las paredes celulares por poros. Son la única vía de traslado de sustancias y estímulos (alimentación de la célula), conformando conexiones citoplasmáticas que atraviesan la pared celular entre células contiguas. Al unirse por medio de plasmodesmos, los protoplastos de las células vivas constituyen un simplasto único.

Plúmula: La parte terminal de un embrión de la planta encima de los cotiledones, que consiste en el epicótilo y muchas veces de hojas inmaduras.

Primordio: Derivado del latín primordium: el primero, el comienzo.

Profilis: Una estructura similar a una hoja de la planta (como un bractéola), o que consiste en una hoja modificada o rudimentaria (como un primordio foliar).

Protodermis: Un tejido vegetal formado por el meristema apical de brotes y raíces que, posteriormente, da origen a la epidermis.

Quilla: Los dos pétalos de fondo, debajo de las alas, en flores de la subfamilia Faboideae (familia Fabaceae); a veces las quillas se unen para formar una estructura, cuya forma se asemeja a la quilla de un barco.

Ribosoma: Un complejo sistema encontrado en todas las células vivas, que sirve como sitio para la síntesis de proteínas (traslación). Los ribosomas juntan aminoácidos en el orden especificado por el ARN mensajero (ARNm), para producir proteínas específicas.

Sinérgides: Dos pequeñas células ubicadas cerca del huevo, en el saco embrionario maduro de una planta con flor.

Suspensor: La cadena de células que ancla un embrión de planta en el tejido circundante del gametófito. En las plantas con flores, el suspensor conecta el embrión en el saco embrionario, extendiéndose para empujar el embrión hacia el endosperma.

Tonoplasto: Membrana citoplasmática que rodea la vacuola, separando su contenido interno del citoplasma de la célula.

Tubo estaminal: Filamentos de los estambres unidos en forma de tubo.

Túnica: La capa de células externa del meristema de un brote, que produce las células de la epidermis poco después de ella.

Unicarpelar: Tener un solo carpelo (= pistilo), que es la parte femenina de la flor, consistente en estigma, estilo y ovario.

Zigoto: Resultado de la fusión del esperma con el óvulo (células reproductoras haploides, o gametos). El cigoto es una célula diploide que iniciará la división celular para convertirse en una semilla.

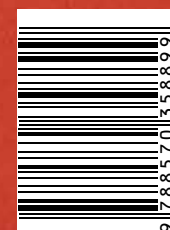
Apoyo



La **Associação Brasileira para o Estudo das Abelhas (A.B.E.L.H.A.)** es una organización de la sociedad civil sin fines lucrativos, establecida em 2014, sin connotación política o ideológica. Su misión es recolectar, producir y diseminar información científicamente fundamentada, basada en una red de colaboradores, con foco en la conservación de abejas y otros polinizadores en Brasil, promocionando su rol en la biodiversidad y en la coexistencia harmónica y sostenible con diferentes sistemas de cultivo agrícola.

Además de la consolidación de una plataforma de conocimiento sobre abejas y otros polinizadores, también se constituye en una fuente de consulta y como agente de concientización de la sociedad. La asociación también tiene por objetivo trabajar en cooperación con diferentes segmentos vinculados a la temática, como productores, gobiernos, órganos de regulación y supervisión, e investigadores, con la finalidad de sugerir y fomentar prácticas para el uso y conservación de polinizadores.

www.abelha.org.br



CGPE 15131