



FACTOR FILOGENÉTICO Y RELACIÓN ENTRE TAMAÑO DEL POLEN Y LONGITUD DEL ESTILO EN TRICHOCEREEAE (CACTACEAE)

PHYLOGENETIC FACTOR AND RELATIONSHIP BETWEEN POLLEN SIZE AND STYLE LENGTH IN TRICHOCEREEAE (CACTACEAE)

Franco E. Chiarini^{1,2*} , Iara Moreno³, Sofía Arnaudo³, Carolina Arias⁴ & María L. Las Peñas^{1,4}

1. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, CONICET-UNC, Córdoba, Argentina

2. Cátedra de Morfología Vegetal, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, UNC, Córdoba, Argentina

3. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, UNC, Córdoba, Argentina

4. Cátedra de Genética, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, UNC, Córdoba, Argentina

*chiarini@imbiv.unc.edu.ar

Citar este artículo

CHIARINI, F. E., I. MORENO, S. ARNAUDO, C. ARIAS & M. L. LAS PEÑAS. 2026. Factor filogenético y relación entre tamaño del polen y longitud del estilo en Trichocereae (Cactaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 61: 281-297.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v61.n2.51029>

Recibido: 11 Feb 2026
Aceptado: 19 May 2026
Publicado en línea: 19 Jun 2026
Publicado impreso: 30 Jun 2026
Editor: Luis Jorge Oakley

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

SUMMARY

Background and aims: In Angiosperms, the size of the pollen grain varies significantly and correlates with the length of the style. Previous studies have explored this relationship at high taxonomic levels, without considering the phylogenetic factor, suggesting that the correlation could be a result of intrinsic scales without implications in fertilization. The monophyletic tribe Trichocereae allows for the analysis of the relationship between pollen size and style length, as it includes species with different sizes and floral syndromes. The objectives of this study are: 1) to describe the pollen morphology in Trichocereae; 2) to evaluate the relationship between pollen diameter and style length; 3) to analyze the phylogenetic signal in these characters; and 4) to determine if shared evolutionary trajectories are responsible for the observed similarities.

M&M: The style length was measured, and pollen was examined in 47 species, supplemented with bibliographic data. These characters were mapped onto a Bayesian phylogenetic tree.

Results: The pollen of Trichocereae is mostly tricolpate, microperforated, and nanospiculated, with a diameter ranging from 40 to 100 µm, while the style length varied between 1 and 15 cm.

Conclusions: The regression indicates that 38 % of the variability in pollen diameter is explained by style length, suggesting the influence of other factors. The weak phylogenetic signal indicates that these characteristics may not evolve strictly together, suggesting that the similarities between species are not due to a shared history.

KEY WORDS

Evolution, phylogeny, pollen, style, Trichocereae.

RESUMEN

Introducción y objetivos: En Angiospermas, el tamaño del grano de polen varía significativamente y se correlaciona con la longitud del estilo. Estudios previos han explorado esta relación a niveles taxonómicos altos, sin considerar el factor filogenético, lo que sugiere que la correlación podría ser resultado de escalas intrínsecas sin implicancias en la fecundación. La tribu monofilética Trichocereae permite analizar la relación entre el tamaño del polen y la longitud del estilo, ya que incluye especies con diferentes tamaños y síndromes florales. Los objetivos de este estudio son: 1) describir la morfología polínica en Trichocereae; 2) evaluar la relación entre el diámetro del polen y la longitud del estilo; 3) analizar la señal filogenética en estos caracteres; y 4) determinar si las trayectorias evolutivas compartidas son responsables de las similitudes observadas.

M&M: Se midió la longitud del estilo y se examinó el polen en 47 especies, complementando con datos bibliográficos. Los caracteres se mapearon en un árbol filogenético bayesiano.

Resultados: El polen de Trichocereae es mayormente tricolpado, microperforado y nanoespiculado, con un diámetro de 40 a 100 µm; la longitud del estilo varió entre 1 y 15 cm.

Conclusiones: La regresión indica que el 38 % de la variabilidad en el diámetro del polen se explica por la longitud del estilo, sugiriendo la influencia de otros factores. La débil señal filogenética indica que estas características pueden no evolucionar conjuntamente de manera estricta, lo que sugiere que las similitudes entre especies no se deben a una historia compartida.

PALABRAS CLAVE

Estilo, evolución, filogenia, polen, Trichocereae.

INTRODUCCIÓN

Entre las especies de Angiospermas, el volumen del grano de polen varía aproximadamente en cinco órdenes de magnitud. Los granos de polen son particularmente grandes en algunas especies, pero relativamente más pequeños en la mayoría, tomando valores entre 20–40 μm (Willmer, 2011). Las especies de la familia Boraginaceae (por ejemplo, en los géneros *Cryptantha* Lehm. ex G. Don, *Amsinckia* Lehm., *Myosotis* L.) tienen granos de polen que están entre los más pequeños, con un diámetro de 5 μm (Noroozi *et al.*, 2022). En especies cultivadas de Cucurbitaceae pueden llegar hasta los 150 μm de diámetro (Woodehouse, 1935; Muller, 1979; Buchmann & O'Rourke, 1991), mientras que los granos de polen de las especies de Orchidaceae tienen diámetros hasta de 300 μm . Excepcionalmente en el género *Zostera* L. (Hydrocharitaceae) el grano de polen mide 7,5 μm de diámetro por 2.500 μm de longitud (Ackermann, 1993). La variabilidad del diámetro es grande e implica diferencias de volumen aún mayores. En términos de diámetro ecuatorial, el registro de grano de polen más grande es 60 veces mayor que el más pequeño, pero en términos de volumen, el polen más grande es cerca de 20.000 veces mayor que el más pequeño (Buchhmann & O'Rourke, 1991).

Las hipótesis para explicar la variación del tamaño del grano de polen se han clasificado, en sentido amplio, en dos tipos, según se considere la selección pre- o pos-polinización (Hao *et al.*, 2020). Numerosas observaciones respaldan la hipótesis pos polinización; por ejemplo, la profundidad del estigma (la distancia desde la superficie estigmática hasta la parte superior del tejido estilar transmisor, que a menudo representa la distancia que un tubo polínico crece de manera autótrofa) y la longitud del estilo a menudo se asocian positivamente con el tamaño del grano de polen (Plitmann & Levin, 1983; Harder, 1998; Roulston *et al.*, 2000; Cruden, 2009). Los granos de polen de mayor dimensión tienen un éxito reproductivo superior al de los más pequeños, debido a una germinación o crecimiento del tubo polínico más rápidos (Williams & Rouse, 1990; Lankinen & Skogsmyr, 2001; McCallum & Chang, 2016). Sin embargo, las correlaciones entre el tamaño del polen y la longitud del estilo podrían ser simplemente el resultado de relaciones

de escala intrínsecas y no tener consecuencias relacionadas con la variación en el éxito de la fecundación, causada por pólenes de diferentes tamaños (Sarkissian & Harder, 2011; Hao *et al.*, 2020; Harder & Johnson, 2023).

La hipótesis alométrica postula que las proporciones entre los tamaños de diferentes órganos en un ser vivo son consistentes y predecibles (Gould, 1966; Smith, 1980). En este contexto, se podría argumentar que tanto el tamaño del grano de polen como la longitud del estilo podrían estar sujetos a restricciones evolutivas que afectan su crecimiento de manera similar a medida que la planta se desarrolla. Esto implicaría que las correlaciones observadas no reflejan adaptaciones específicas para maximizar el éxito de la fecundación, sino que son el resultado de patrones de crecimiento generalizados. Desde una perspectiva evolutiva, es crucial considerar cómo las plantas han adaptado sus características reproductivas al entorno. Las correlaciones alométricas pueden ser una respuesta a presiones selectivas que no están directamente relacionadas con la fecundación, como son la polinización por insectos o la competencia por polinizadores. Esto sugiere que la evolución de estos rasgos puede ser más compleja de lo que se ha sugerido (Harder, 1998; Torres, 2000; Wu *et al.*, 2017).

Los estudios interespecíficos que examinan la relación entre el tamaño del polen y la longitud del estilo han reportado tanto resultados significativos (Orobanchaceae, Wang *et al.*, 2016; Caryophyllaceae, Jürgens *et al.*, 2012; Solanaceae, Aguilar *et al.*, 2002; Asteraceae, Torres, 2000) como no significativos (Fabaceae, Proteaceae, Cruden, 2009; Plantaginaceae, Scalone *et al.*, 2013; Polygonaceae, Wu *et al.*, 2017). Las correlaciones positivas significativas podrían estar confundidas por rasgos covariantes ocultos (Roulston *et al.*, 2000) o por una falta de consideración del componente filogenético (Fernández *et al.*, 2009), mientras que los resultados no significativos pueden atribuirse a una evolución desacoplada (diferentes rasgos de un organismo evolucionan de manera independiente entre sí, en lugar de estar interrelacionados o coevolucionar), tamaños de muestra inadecuados o valores de rasgos altamente conservados en los grupos muestreados, lo que resulta en una variación limitada y un rango estrecho de datos (Zhu *et al.*, 2026).

La relación entre tamaño del polen y longitud del estilo es distinta según el nivel taxonómico que se considere, existiendo resultados inconsistentes que limitan la comprensión de las fuerzas y procesos selectivos que afectan a estos rasgos. Hao *et al.* (2020) analizaron un árbol filogenético de 80 especies de Angiospermas, y encontraron que el diámetro del polen y la longitud del estilo están relacionados con el mecanismo de polinización, diferenciando entre abejas y otros polinizadores. A nivel global, Zhu *et al.* (2026) estudiaron la relación entre el tamaño del polen y la longitud del estilo, sugiriendo que las adaptaciones en un rasgo pueden inducir respuestas evolutivas en el otro, promoviendo la evolución correlacionada a niveles taxonómicos superiores. Además, observaron que las especies polinizadas por mamíferos producen polen más grande, mientras que las polinizadas por viento no presentan diferencias significativas en tamaño comparadas con las polinizadas por insectos (Diptera, Hymenoptera) o aves. También hallaron una correlación negativa entre el tamaño del polen y el número de granos por flor a escalas macroevolutivas, lo que sugiere patrones relevantes para futuras investigaciones sobre selección sexual.

En Polemoniaceae, familia con tiempos de divergencia de entre 30 y 53 millones de años (Rose *et al.*, 2018), se ha observado una correlación fuerte y significativa entre la longitud del estilo y el tamaño del polen dentro y entre géneros (Plitmann & Levin, 1983). Estos rasgos también pueden estar relacionados, en parte, con el ancho del tubo polínico, el tamaño del ovario y la filogenia. En conjunto, el patrón reflejaría una evolución compensatoria e integrada de los síndromes florales, a través de la cual los cambios en la longitud del estilo se acompañan de cambios en el tamaño del polen y, eventualmente, otras partes de la flor (Rose *et al.*, 2018).

Para la familia Cactaceae, no hay estudios abarcativos sobre el tamaño del polen y el largo del estilo. Dentro de este último grupo, en la subfamilia Cactoideae, se ubica la tribu Trichocereae (*sensu* Anderson, 2005) que incluye a las especies del género *Echinopsis* Zucc. *sensu lato*, según el criterio de Hunt (2006), que a su vez es monofilético de acuerdo a Schlumpberger & Renner (2012). Se trata de un clado cuya especiación habría ocurrido entre 7,5 y 6,5 millones de años atrás (Arakaki *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2014), que brinda la

oportunidad de evaluar la relación diámetro del polen/ largo del estilo, considerando la señal filogenética. La tribu Trichocereae comprende aproximadamente 150 especies y es notablemente diversificada, incluyendo especies con distintos tamaños de flor y diferentes agentes polinizadores o síndromes florales, incluyendo abejas, abejorros, esfingidos, aves, y murciélagos (Fig. 1). La disponibilidad de una filogenia para el grupo (Schlumpberger & Renner, 2012), permite reconstrucciones de estados ancestrales, las cuales detectan si las trayectorias evolutivas compartidas, según la filogenia, son la causa de los patrones de similitud observados en los datos (Pagel, 1999; Ronquist, 2004).

El presente trabajo tiene como objetivos principales: 1) examinar la morfología polínica en la mayor cantidad posible de especies de la tribu Trichocereae; 2) evaluar la relación entre el diámetro del polen y la longitud del estilo en las especies de la tribu; 3) analizar la señal filogenética presente en dichos caracteres morfológicos; y 4) determinar si las trayectorias evolutivas compartidas, según la filogenia, son responsables de los patrones de similitud observados en los datos. A través de reconstrucciones de estados ancestrales y el uso de un conjunto de caracteres continuos, buscamos comprender mejor las interrelaciones entre el tamaño del polen y la longitud del estilo en este grupo diverso de las Cactáceas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para interpretar los taxa examinados como clados naturales o monofiléticos, se optó por asimilar a *Echinopsis sensu lato*, según el criterio de Anderson (2001, 2005), Hunt *et al.* (2006) y Nyffeler & Eggli (2010), con otros 15 géneros (Schlumpberger & Renner, 2012).

Se extrajo polen de ejemplares de herbario depositados en el Museo Botánico de Córdoba (CORD) o de flores vivas de individuos cultivados en el Cactario del Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), de 47 especies de *Echinopsis s. l.* y de 9 especies de otros géneros (Tabla 1) utilizados como *outgroups* por Schlumpberger & Renner (2012). A las flores de estos mismos ejemplares se les midió la longitud del estilo, realizando un promedio en los casos en que el espécimen contaba con más de una flor.

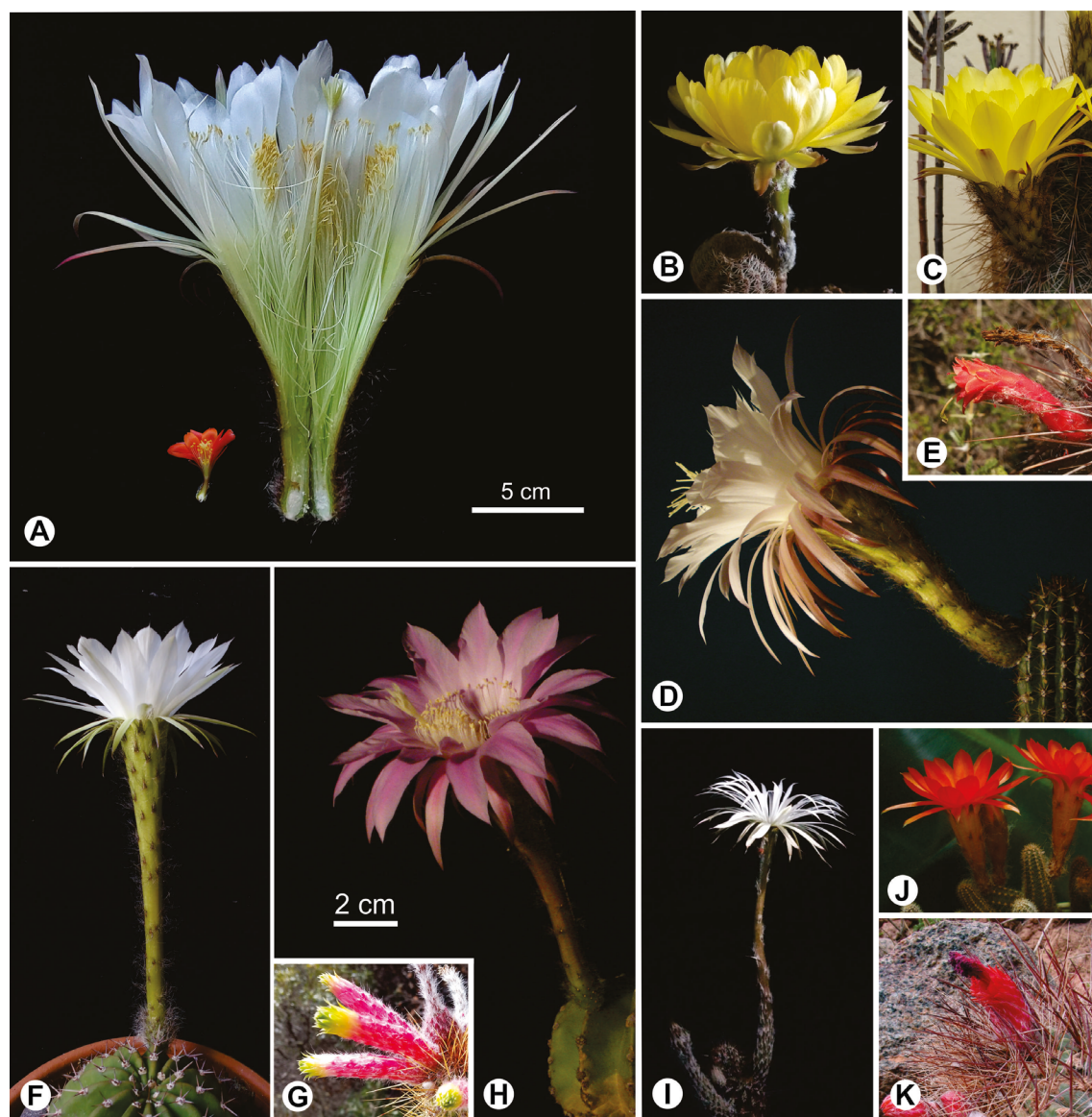


Fig. 1. **A:** Corolas desplegadas mostrando la longitud del estilo en *Rebutia minuscula* (izquierda) y *Echinopsis thelegona* (derecha). **B-K:** Variabilidad de tamaños y síndromes florales en Trichocereaeae. **B:** *E. haematantha*. **C:** *E. huascha*. **D:** *E. lamprochlora*. **E:** *Cleistocactus baumannii*. **F:** *E. ancistrophora*. **G:** *C. smaragdiflorus*. **H:** *E. oxygona*. **I:** *E. mirabilis*. **J:** *E. chamaecereus*. **K:** *Denmoza rhodacantha*. Escalas= A: 5 cm; B-K: 2 cm. Fotos: F. Chiarini.

Para otras 24 especies de *Echinopsis* s. l. y otras 9 especies de *outgroups* se obtuvieron las medidas de diámetro de polen mediante búsqueda exhaustiva en bases de datos online y bibliografía (Tabla Supl. 1). Los datos de diámetro se consideraron confiables cuando estaban dentro del rango conocido para

Trichocereaeae tal como fue reportado por los primeros trabajos básicos en polen de Cactaceae (Kurtz, 1963). Los datos hallados fueron de los siguientes tipos: especies con un único dato de diámetro; especies con un dato de eje polar y uno de eje ecuatorial; especies con varios reportes de

Tabla 1. Mediciones del polen y el estilo en Trichocereae y sus *outgroups*. Abreviaturas= P: Diámetro polar (μm); d.e.: desvío estándar; min: valor mínimo; max: valor máximo; E: diámetro ecuatorial (μm); P/E: razón entre los diámetros; L: Longitud el estilo en centímetros; V: volumen del grano de polen en $\text{cm}^3 \times 10^{-4}$; REV: razón entre el largo del estilo y el volumen del grano.

Clado	Especie	Voucher	P	$\pm$	min	max	E	$\pm$ d.e.	min	max	P/E	L	V	REV
Trichocereae (= <i>Echinopsis</i> s.l.)	<i>Acanthocalycium glaucum</i> F. Ritter	Leuenberger 4314	52,00	2,00	48,00	54,50	59,00	3,00	56,00	62,00	0,88	2,1	9,41	0,22
	<i>Acanthocalycium spiniflorum</i> (K. Schum.) Backeb.	Las Peñas 536	51,86	2,13	46,21	54,89	58,79	3,25	55,33	65,74	0,88	1,2	9,39	0,13
	<i>Acanthocalycium thionanthum</i> (Speg.) Backeb.	Alonso s.n.	57,91	4,32	45,76	62,34	67,52	3,42	62,93	72,26	0,86	1,0	13,82	0,07
	<i>Gleistoactus smaragdiformis</i> (F. A. C. Weber) Britton & Rose	Schlumberger 203	42,50	3,10	40,00	45,00	32,50	3,67	25,00	40,00	1,31	3,9	3,07	1,27
	<i>Denmoza rhodacantha</i> (Salm-Dyck) Britton & Rose	Las Peñas 212	44,00	3,10	38,00	50,00	37,50	2,33	30,00	45,00	1,17	1,8	3,80	0,47
	<i>Echinopsis albispinosa</i> K. Schum.	Las Peñas 286	72,56	2,93	66,13	76,36	80,24	2,81	76,45	86,40	0,90	11,15	24,46	0,46
	<i>Echinopsis anastrophora</i> Speg.	Las Peñas 693	52,52	3,33	46,00	54,91	57,74	1,46	55,50	60,49	0,91	10,2	9,17	1,11
	<i>Echinopsis angelesiae</i> (R. Kiesling) G. D. Rowley Schlumberger	314	62,05	3,49	55,02	67,08	70,33	1,73	67,85	73,01	0,88	6,4	16,07	0,40
	<i>Echinopsis arboricola</i> (Kimmach) Mottram	Chiarini 1761	64,57	3,38	54,90	68,40	72,10	2,52	68,58	77,58	0,90	14,0	17,58	0,80
	<i>Echinopsis aurea</i> Britton & Rose	Schlumberger 530	55,29	6,08	40,32	61,09	63,79	1,83	61,62	66,46	0,87	4,7	11,78	0,40
	<i>Echinopsis aurea</i> var. <i>calochrysea</i> (F. Ritter) J. Ullmann	Schlumberger 384	53,03	3,39	46,59	56,52	60,61	2,38	56,66	64,25	0,87	5,0	10,20	0,49
	<i>Echinopsis aurea</i> Britton & Rose	Las Peñas 824	74,75	1,78	72,08	76,95	82,38	3,53	78,12	87,83	0,91	4,8	26,56	0,18
	<i>Echinopsis bruchii</i> (Britton & Rose) A. Cast. & H. V. Leilong	Leuenberger 4282	51,86	3,23	47,30	55,94	58,92	1,30	57,31	61,30	0,88	3,8	9,43	0,40
	<i>Echinopsis candidans</i> (Gillies ex Salm-Dyck) D. R. Hunt	Schlumberger 355	79,21	3,13	70,11	82,83	85,78	2,16	82,89	91,10	0,92	15,5	30,52	0,51
Trichocereae	<i>Echinopsis chamaecereus</i> H. Friedrich & Glaetzel	Chiarini 1781	50,51	2,57	47,14	54,27	55,81	0,38	54,51	57,36	0,91	1,9	8,24	0,23
	<i>Echinopsis chrysochaete</i> Werderm.	Las Peñas 805	57,23	3,01	52,57	60,95	65,12	4,26	61,31	74,02	0,88	3,3	12,71	0,26
	<i>Echinopsis famatimensis</i> (Speg.) Werderm.	Chiarini 1778	51,57	3,36	43,20	55,41	59,13	2,18	55,62	64,06	0,87	1,3	9,44	0,14
	<i>Echinopsis ferox</i> (Britton & Rose) Backeb.	Las Peñas 247	48,68	4,67	43,94	57,28	60,36	1,78	57,91	63,13	0,81	5,0	9,29	0,54
	<i>Echinopsis formosa</i> (Pfeiff.) Jacobi ex Salm-Dyck	Las Peñas 669	50,58	2,23	45,00	52,51	54,99	1,98	52,60	58,92	0,92	2,7	8,01	0,34
	<i>Echinopsis haematantha</i> (Speg.) D. R. Hunt	Las Peñas 700	47,92	2,61	40,81	50,99	54,30	1,92	51,23	57,36	0,88	1,9	7,40	0,25

Clado	Especie	Voucher	P	±	min	max	E	± d.e.	min	max	P/E	L	V	REV
Trichocereae (= <i>Echinopsis</i> s.l.)	<i>Echinopsis huascha</i> (F. A. C. Weber) H. Friedrich & G. D. Rowley	Chiarini 1194	49,07	2,97	43,21	51,77	51,78	2,33	54,81	58,11	0,95	6,0	6,89	0,87
	<i>Echinopsis huascha</i> (F. A. C. Weber) H. Friedrich & G. D. Rowley	Schlumpberger 359	49,53	2,68	43,50	51,66	54,28	1,82	51,91	56,48	0,91	6,0	7,64	0,79
	<i>Echinopsis jajotiana</i> (Backeb.) Blossf.	Las Peñas 707	56,11	2,77	52,36	59,97	61,25	0,51	60,23	62,15	0,92	1,1	11,02	0,10
	<i>Echinopsis lamprochloa</i> (Lem.) F. A. C. Weber ex H. Friedrich & Glaetzle	Chiarini 1109	59,83	4,09	49,48	63,86	67,79	2,39	64,35	72,44	0,88	11,0	14,40	0,76
	<i>Echinopsis leucantha</i> (Gillies ex Salm-Dyck) Walp.	Schlumpberger 324	63,57	4,33	53,87	69,07	73,59	2,49	70,18	77,33	0,86	4,4	18,02	0,24
	<i>Echinopsis leucantha</i> (Gillies ex Salm-Dyck) Walp.	Las Peñas 836	66,73	4,14	60,64	72,79	77,91	3,10	72,83	82,27	0,86	9,8	21,21	0,46
	<i>Echinopsis mammillosa</i> Gürke	Las Peñas 803	97,65	3,33	90,93	102,26	110,39	6,82	102,59	126,02	0,88	12,6	62,30	0,20
	<i>Echinopsis mirabilis</i> Speg.	Las Peñas 55	64,68	3,18	61,54	70,62	82,90	4,97	73,20	88,16	0,78	2,0	23,27	0,09
	<i>Echinopsis mirabilis</i> Speg.	Las Peñas 443	82,53	3,16	74,82	85,79	87,63	1,18	86,08	89,36	0,94	2,0	33,18	0,06
	<i>Echinopsis obrepanda</i> K. Schum.	Las Peñas 841	77,20	3,59	68,74	82,28	86,76	2,84	83,54	94,03	0,89	15,0	30,43	0,49
	<i>Echinopsis obrepanda</i> var. <i>calorubra</i> (Cárdenas) Rausch	Alonso 58	56,98	2,55	49,85	58,94	61,13	2,00	59,06	65,55	0,93	s/d	11,15	s/d
	<i>Echinopsis pachanoi</i> (Britton & Rose) H. Friedrich & G. D. Rowley	Las Peñas s.n.	64,11	2,30	59,79	66,77	68,50	1,41	66,97	70,43	0,94	15,0	15,75	0,95
	<i>Echinopsis pseudocandicans</i> (Backeb. ex R. Kiesling) H. Friedrich & Glaetzle	Barboza 2841	59,65	1,89	55,87	62,16	63,58	1,24	62,34	66,34	0,94	12	12,63	0,95
	<i>Echinopsis pugnacantha</i> Rose & Boed.	Las Peñas 806	74,43	3,50	68,62	78,07	82,73	5,54	78,90	93,28	0,90	1,0	26,67	0,04
	<i>Echinopsis pugnacantha</i> subsp. <i>rossii</i> (Boed.) G. Navarro	Alonso 179	57,68	2,63	51,67	60,62	63,74	2,04	61,08	66,68	0,90	1,0	12,27	0,08
	<i>Echinopsis pygmaea</i> R. E. Fr.	Las Peñas 795	65,94	8,34	52,89	76,00	84,06	4,19	80,26	93,77	0,78	2,0	24,40	0,08
	<i>Echinopsis rowleyi</i> H. Friedrich	Las Peñas 663	65,72	3,73	56,04	69,69	73,35	2,22	69,98	79,04	0,90	6,0	18,51	0,32
	<i>Echinopsis silvestrii</i> Speg.	Schlumpberger 183	65,71	2,41	62,61	69,05	78,38	4,51	72,77	85,26	0,84	8,5	21,14	0,40
	<i>Echinopsis strigosa</i> (Salm-Dyck) H. Friedrich & G. D. Rowley	Schlumpberger 343	65,87	2,00	63,53	68,88	74,84	2,44	68,91	77,30	0,88	12,5	19,32	0,65
	<i>Echinopsis tarlensis</i> (Vaupe) H. Friedrich & G. D. Rowley	Schlumpberger 562	71,56	4,42	62,19	74,57	76,97	2,63	74,65	83,89	0,93	7,5	22,20	0,34
	<i>Echinopsis terscheckii</i> (Parmentier ex Pfeiff.) H. Friedrich & G. D. Rowley	Schlumpberger 415b	62,95	2,03	58,93	65,81	68,31	1,26	66,36	70,97	0,92	8,0	15,38	0,52

Clado	Especie	Voucher	P	±	min	max	E	± d.e.	min	max	P/E	L	V	REV
Trichocereae (= <i>Echinopsis</i> s.l.)	<i>Echinopsis thelegona</i> (F. A. C. Weber) H. Friedrich & G. D. Rowley	Las Peñas 285	64,12	4,12	55,17	68,29	73,56	3,34	68,67	79,28	0,87	12,5	18,16	0,69
	<i>Echinopsis thelegonoides</i> (Speg.) H. Friedrich & G. D. Rowley	Las Peñas 283	61,54	3,36	55,48	64,64	65,88	1,42	64,67	67,64	0,93	7,9	13,98	0,56
	<i>Echinopsis tubiflora</i> (Pfeiff.) Zucc. ex K. Schum.	Schlumpberger 487	71,53	4,04	60,81	75,75	80,09	3,82	75,79	87,62	0,89	15,0	24,02	0,62
	<i>Echinopsis vatteri</i> (R. Kiesling) G. D. Rowley	Las Peñas 747	48,55	2,92	44,39	52,07	53,97	1,97	52,21	59,13	0,90	8	7,40	1,08
	<i>Harrisia pomanensis</i> (F. A. C. Weber ex K. Schum.) Britton & Rose	Leuenberger 4485	72,33	2,19	69,09	76,05	78,52	2,49	76,16	84,47	0,92	15,7	23,35	0,67
	<i>Lobivia acanthoplegma</i> (Backeb.) Backeb.	Alonso s.n.	57,69	1,99	52,02	59,70	65,82	5,80	77,37	59,74	0,88	1,5	13,09	0,11
	<i>Lobivia saltensis</i> (Speg.) Britton & Rose var. <i>zapallarensis</i> Rausch	Las Peñas 774	47,92	2,08	44,05	49,88	51,32	1,36	49,96	54,17	0,93	1,3	6,61	0,20
	<i>Cereus aethiops</i> Haw.	Chiarini 611	75,00	3,10	70,00	80,00	55,00	3,67	50,00	60,00	1,36	9,5	16,20	0,59
	<i>Cereus forbesii</i> hort. ex C. F. Först.	Las Peñas 281	63,68	2,29	59,46	66,61	77,03	7,12	66,76	88,49	0,83	s/d	19,78	s/d
	<i>Disocactus ackermannii</i> (Haw.) Ralf Bauer	Chiarini 1782	66,04	2,48	61,12	68,78	72,05	2,20	69,03	75,13	0,92	10	17,95	0,56
	<i>Gymnocalycium andreae</i> (Boed.) Backeb. & F. M. Knuth	Bauk 46	40,01	0,69	38,59	41,03	42,73	1,42	41,08	45,19	0,94	1,2	3,83	0,31
	<i>Gymnocalycium mostii</i> (Gürke) Britton & Rose	Bauk 110	35,40	1,47	32,66	36,79	38,02	0,68	37,02	39,39	0,93	1,2	2,68	0,45
	<i>Gymnocalycium schickendantzii</i> (F. A. C. Weber) Britton & Rose	Chiarini 1665	33,01	2,15	26,57	35,09	36,68	1,55	35,11	40,97	0,90	1,2	2,33	0,52
	<i>Neowerdermannia vonwerkii</i> Frič	Las Peñas 804	48,6	0,8	47,6	49,8	52	1,5	50,3	54,4	0,94	1,9	6,91	0,28
Outgroups	<i>Praecereus euchlorus</i> (F. A. C. Weber ex K. Schum.) N. P. Taylor	Mulgura 2083	72,60	1,50	70,80	74,50	76,20	1,50	74,60	78,20	0,95	10	22,03	0,45
	<i>Rebutia margarethae</i> Rausch	Las Peñas 813	52,37	2,42	46,60	55,16	57,00	0,88	55,67	58,75	0,92	3,8	8,91	0,43
	<i>Rebutia wessneriana</i> Bower.	Las Peñas 809	68,23	2,91	61,65	72,15	77,50	4,13	73,54	83,76	0,88	s/d	21,46	s/d
	<i>Stetsonia coryne</i> (Salm-Dyck) Britton & Rose	Hunziker 17958	57,74	2,20	53,59	60,22	62,56	2,19	60,25	65,69	0,92	7,0	11,83	0,59

un dato de algún diámetro; especies con más de un reporte de uno de los diámetros o de ambos; especies con reportes que incluyen fotos con escala de las que se tomaron las medidas. Dado que el polen de Trichocereae es ligeramente oblato (la diferencia entre los ejes polar y ecuatorial es leve), y que las variaciones dentro de las muestras es poca (polen monomórfico), para los análisis y comparaciones, los datos, tanto propios como bibliográficos, se promediaron en uno solo por especie. En adelante, cada vez que se menciona al “diámetro promedio” se hace referencia a esta última medida.

Con el polen extraído de los especímenes de CORD (rehidratados) y especímenes vivos de IMBIV se realizaron preparados temporarios de polen al natural (sin ningún tratamiento), tanto teñidos con fucsina básica 0,5 g en etanol 50 %, como sin teñir, de los que se tomaron fotografías en el microscopio óptico Olympus BX61 con una cámara digital Olympus DP71, de al menos 10 granos por espécimen. El diámetro polar (P) y ecuatorial (E) de los granos sin teñir se midió con el software imageJ y se calcularon las medidas de resumen (medias, valores máximos y mínimos, desvío estándar), junto con el volumen del grano de polen, como $V = \pi P^2 E / 6$; la razón entre la longitud del estilo y el volumen del grano de polen (Tabla 1); y las regresiones lineales entre variables. Con polen de los mismos especímenes se realizó la acetólisis según Erdtman (1960), se tiñeron con fucsina y se fotografiaron para examinar las aperturas y ornamentaciones de la exina. Dado que muchos de los datos de diámetro de polen obtenidos a partir de la bibliografía disponible consistían en un solo número, y que la diferencia entre los diámetros polar y ecuatorial son mínimas, se usó para los análisis y mapeos un promedio de todas las medidas de los datos propios.

El set de datos de secuencias del cloroplasto de las regiones trnS-G, trnL y rpl16 obtenidos por Schlumpberger & Renner (2012) se utilizó para producir un árbol filogenético por inferencia bayesiana con el software Mr Bayes en la plataforma Cipres. El árbol consenso fue podado para quitar las terminales de las especies para las que no se encontraron datos de polen y/o longitud del estilo, utilizando la función drop.tip del paquete {ape} en R (Paradis *et al.*, 2004).

La herramienta contMap del paquete {phytools} en R versión 3.4.2 (R Core Team, 2017) se usó para

visualizar la evolución del diámetro del polen y la longitud del estilo a lo largo del árbol filogenético. La herramienta permite mapear variables continuas mostrando cómo las mismas han cambiado a lo largo de las ramas del árbol, mediante gradientes de color en el árbol, donde los colores representan los valores de las características continuas.

Asimismo, se empleó la herramienta *phenogram* del paquete {phytools} en R (Revell, 2012) para crear gráficos de fenogramas, mostrando la relación entre las especies en función de características fenotípicas medidas, destacando cómo se agrupan o se diferencian en base a características específicas. Se generaron gráficos donde las ramas del árbol representan la similitud o la diferencia en los rasgos fenotípicos, proporcionando una representación visual clara de la variación fenotípica.

Se utilizó la K de Blomberg para evaluar si la tendencia de los rasgos a estar más relacionados entre sí de lo que se esperaría por azar, es debido a su historia evolutiva compartida (señal filogenética). El estadístico K de Blomberg *et al.* (2003) se infirió utilizando la función *phylosig* del paquete {phytools} en R (Revell, 2012). Los valores más altos de K indican una señal filogenética alta, con un valor de uno correspondiente a la covarianza esperada bajo un modelo de evolución browniana. Comprobamos si K es significativamente diferente de 1 en comparación con los valores de K inferidos tras 10.000 simulaciones de evolución de rasgos brownianos, implementando la función *fastBM* del paquete {phytools} en R (Revell, 2012). También verificamos si K es significativamente diferente de cero (cero significa ausencia de señal filogenética) comparando los valores estimados de K con 10.000 modelos nulos donde las especies se mezclan aleatoriamente utilizando la función *phylosignal* del paquete {spicy} en R (Kembel *et al.*, 2010).

RESULTADOS

Se obtuvieron datos de especímenes vivos y de herbario de 47 especies de *Echinopsis* s. l. y de 9 especies de otros géneros. Los granos de polen resultaron ser en casi todos los casos ligeramente oblatos (la relación entre los diámetros P/E tomó valores entre 0,78 y 0,95), en sólo 3 casos ligeramente prolotos (Tabla 1), monomórficos, mayormente tricólpados (en algunas especies el polen presentó 4

o más colpos), nanoespiculados y microperforados (Fig. 2). El diámetro mayor (E) varió desde 32,5 μm en *Cleistocactus smaragdiflorus* (F. A. C. Weber) Britton & Rose hasta un máximo de 110 μm en *Echinopsis mamilliosa* Gürke (la razón entre estos dos casos es de 3,4 veces), y el volumen entre 3,07 y 62,30 $\times 10^{-3} \mu\text{m}^3$ (razón = 21 veces). Diámetros y volúmenes menores se encontraron entre los *outgroups* (*Gymnocalycium* spp., *Rebutia* spp.). Los datos de diámetros (de 24 + 9) especies recopilados de bibliografía estuvieron dentro del rango de 46-80 μm (Tabla S1). El análisis de la varianza señaló diferencias significativas de diámetro entre especies. La regresión lineal con los datos propios de diámetro de polen contra el largo del estilo (Tabla 1) arrojó un R^2 de 0,27 y un $R^2\text{Aj}$ de 0,26.

El largo del estilo en Trichocereaceae varió desde 1 cm en *Acanthocalycium thionanthum* (Speg.) Backeb. hasta 15,7 cm en *Harrisia pomanensis* (F. A. C. Weber ex K. Schum.) Britton & Rose (la razón entre estos dos valores es de 15,7 veces) (Tabla 1, Fig. 1). Los datos de longitud del estilo recopilados de bibliografía estuvieron dentro del rango de 1,2 cm en *Mila caespitosa* Britton & Rose hasta 12 cm en *Echinopsis oxygona* (Link) Zucc. ex Pfeiff. (Tabla S1).

Para el conjunto de datos propios promediados más los datos de bibliografía (Tabla S2), que se mapearon sobre la filogenia (Fig. 3, S1-S2), la regresión de diámetro de polen contra el largo del estilo arrojó un R^2 de 0,38 y un $R^2\text{Aj}$ de 0,37 (Fig. 4). Es decir que aproximadamente el 38 % de la variabilidad en diámetro del polen puede ser explicada por longitud del estilo. La regresión de estos datos transformados con Log_{10} arrojó un R^2 apenas menor.

La aleatorización (randomización) del diámetro del polen de este mismo conjunto de datos arrojó un $p = 0,153$, no significativo, por lo tanto no se rechaza la H_0 de ausencia de señal filogenética, pero dado que el K observado fue de 0,111 la señal filogenética es muy débil. El contraste con el modelo browniano dio un $p = 1$, es decir que el rasgo varía de manera aún más independiente de la filogenia que lo esperado bajo evolución neutral. En cuanto a la longitud del estilo la aleatorización arrojó $p = 0,01$, mientras que el K observado = 0,07 indica una señal filogenética muy débil, y el contraste con el modelo browniano ($p = 1$) sugiere que la evolución del rasgo no sigue un modelo neutral de deriva.

DISCUSIÓN

Longitud del estilo y morfología polínica de Trichocereaceae

Las subfamilias de Cactaceae pueden ser caracterizadas por el polen. La morfología polínica de Trichocereaceae, subfamilia Cactoideae, descrita en el presente trabajo coincide con datos previos (Leuenberger, 1976a, b). La tribu Trichocereaceae presenta polen típicamente tricolpado, nanosespulado y microperforado. En cuanto al tamaño, su rango de variación entre 40 y 100 micras lo coloca dentro de la categoría de polen grande (Erdtman, 1952). Dentro del *Echinopsis* s. l. o tribu Trichocereaceae, la longitud del estilo es más plástica que el diámetro del polen, es decir, un gran incremento en la longitud del estilo (presente en flores de mayor tamaño, esfingófilas o quiropterófilas) en muchos casos no implica un gran aumento, directamente proporcional, en los diámetros del polen (Fig. 3). En cambio el polen muestra un rango de variación menor que sugiere podría estar más acotado dentro de ciertos parámetros, pero no tanto a nivel de especies del género sino más bien a nivel intergenérico o de clados más grandes, dado que se han reportado granos de polen más pequeños en el género *Gymnocalycium* Pfeiff. ex Mittler y más grandes en *Opuntia* Mill. (Covas & Schnack, 1945; Kurtz, 1963; Leuenberger, 1976a, b; Schlindwein, 1995; Halbritter *et al.*, 1997; Garralla & Cuadrado, 2007). Para constatar esto es necesario un estudio incluyendo géneros de las cuatro subfamilias de Cactaceae, evaluando la señal filogenética en toda la familia.

La hipótesis alométrica

La regresión lineal entre el diámetro del polen y la longitud del estilo indica una relación alométrica positiva y significativa, tanto en el conjunto de datos propios como en el caso de datos combinados. La fuerza de la relación entre las variables aumenta levemente al combinar los dos conjuntos de datos, aunque esto puede deberse a eventuales sesgos sistemáticos (protocolos de medición, criterios de selección de muestras o condiciones de observación). De todas formas el patrón biológico subyacente para ambos conjuntos de datos es el mismo. El análisis de los datos sin logaritmo muestra un ajuste levemente mayor, lo que sugiere

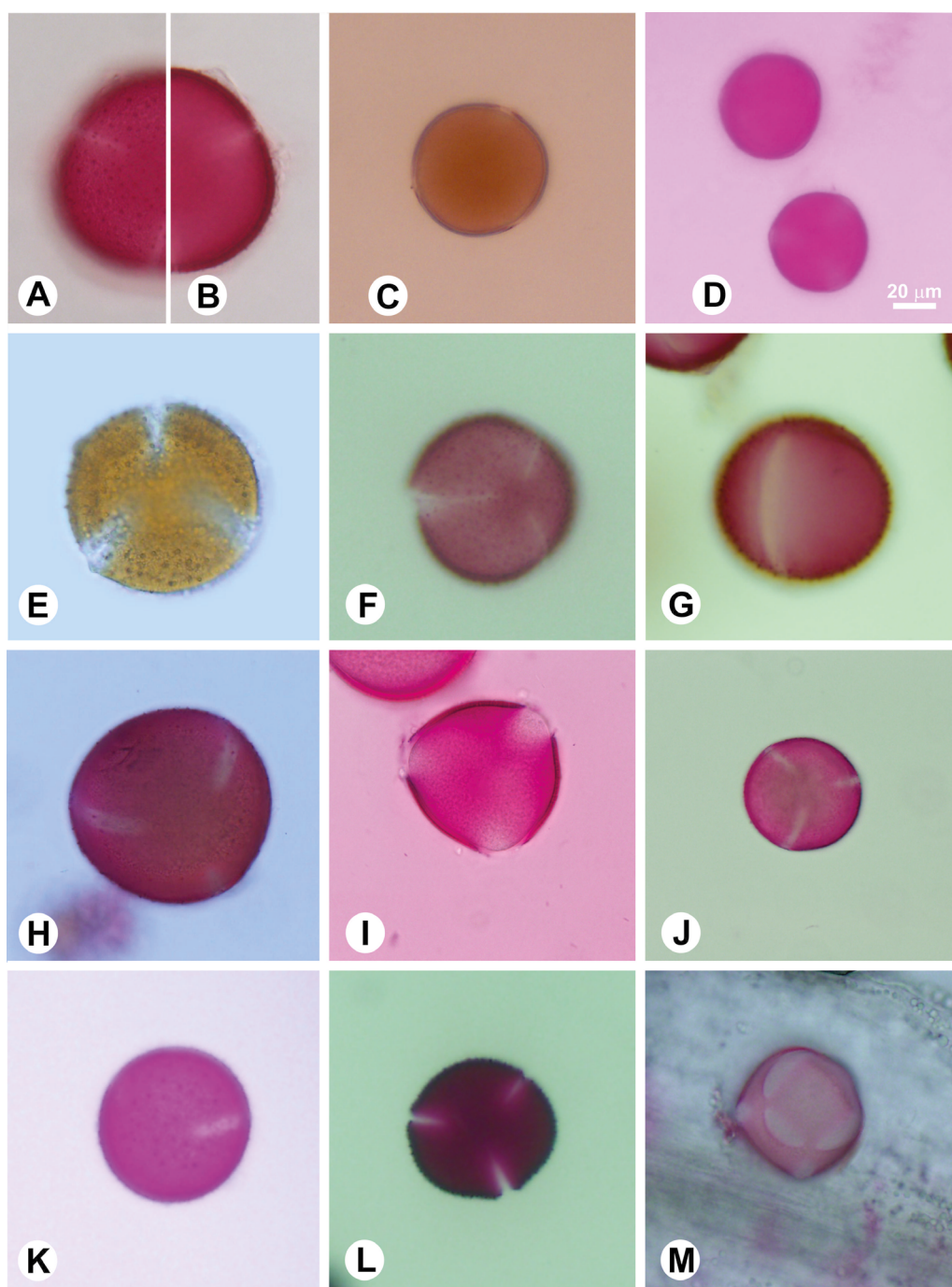


Fig. 2. Algunos de los granos de polen estudiados. **A-B:** *Echinopsis arboricola*, acetolizado, vista polar, en distintos planos. **C:** *Rebutia margarethae*, al natural, en vista polar. **D:** *Gymnocalycium mostii* (del grupo hermano de *Trichocereae*), al natural, vista polar. **E:** *E. tarijensis*, al natural, en vista polar. **F:** *Acanthocalycium thionanthum*, acetolizado, vista polar. **G:** *E. rowleyi*, acetolizado, en vista ecuatorial. **H:** *E. candicans*, al natural, vista polar. **I:** *E. famatimensis*, al natural, vista polar. **J:** *Cleistocactus smaragdiflorus*, al natural, vista polar. **K:** *Disocactus ackermannii*, al natural vista polar. **L:** *E. thelegona*, acetolizado, vista polar. **M:** *R. wessneriana*, al natural. A-B, D, F-M teñidos con fucsina, el resto sin teñir. Escala= A-M: 20 µm.

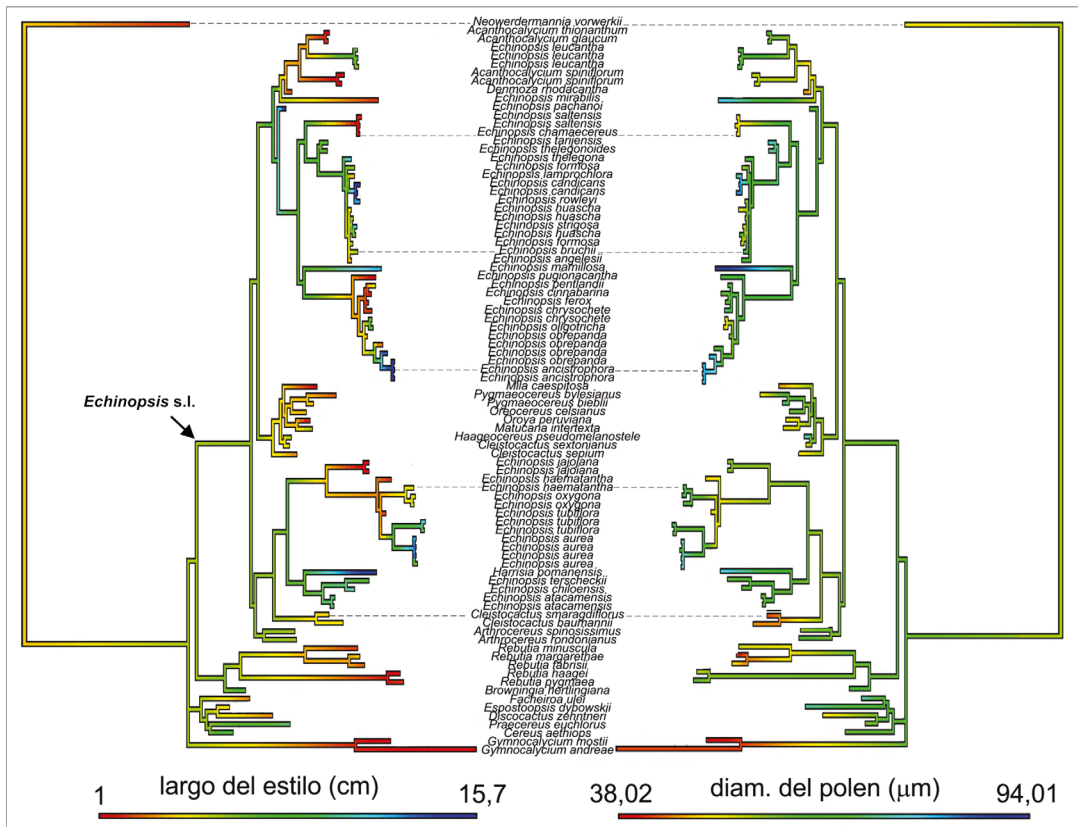


Fig. 3. Mapeo de caracteres diámetro de polen promedio y longitud del estilo para la tribu Trichocereae y outgroups, sobre el árbol consenso obtenido por inferencia bayesiana con los datos de Schlumpberger & Renner (2012).

que la relación entre el diámetro del polen y el largo de estilo podría ser más lineal en su forma original y no seguir la típica forma alométrica esperada (que a menudo es logarítmica), es decir, respondiendo a un modelo lineal. Sin embargo, dado que un porcentaje relativamente bajo de la variabilidad está explicada por la regresión, probablemente otros factores no incluidos en el modelo también influyen en la relación, y por lo tanto se deben considerar otras variables para obtener un modelo más completo.

La variabilidad no explicada por la regresión sugiere que hay un amplio rango de adaptaciones posibles en estas especies, lo que puede contribuir a la diversidad de nichos ecológicos. Por ejemplo, dos de las especies estudiadas, *Denmoza rhodacantha* (Salm-Dyck) Britton & Rose y *Echinopsis chamaecereus* H. Friedrich & Glaetzle, tienen similar longitud de estilo pero distinta arquitectura y síndrome floral (la primera es ornitófila y la otra

melitófila) y el tamaño de polen es distinto. En este caso la limitante fisiológica para el volumen del polen respecto de la distancia a recorrer por el tubo polínico en el estilo no sería tan importante o lo es dentro de un cierto umbral. Si la relación fuera estrictamente fisiológica o alométrica se esperaría encontrar el mismo tamaño de polen y proporcional largo del estilo en familias no relacionadas con Cactaceae. Esto es así en algunas especies de otras familias, que tienen flores con estilos de más de 10 cm de longitud, y granos de polen proporcionalmente grandes (Datta *et al.*, 2006; Hu *et al.*, 2021), similar a lo que ocurre en algunas especies de Trichocereae con las flores grandes.

Como se ha visto en otras especies de varias familias, la correlación del tamaño del polen con el número granos de polen por flor, el tamaño de la flor y el número de óvulos, probablemente reflejan un patrón de asignación de recursos determinado

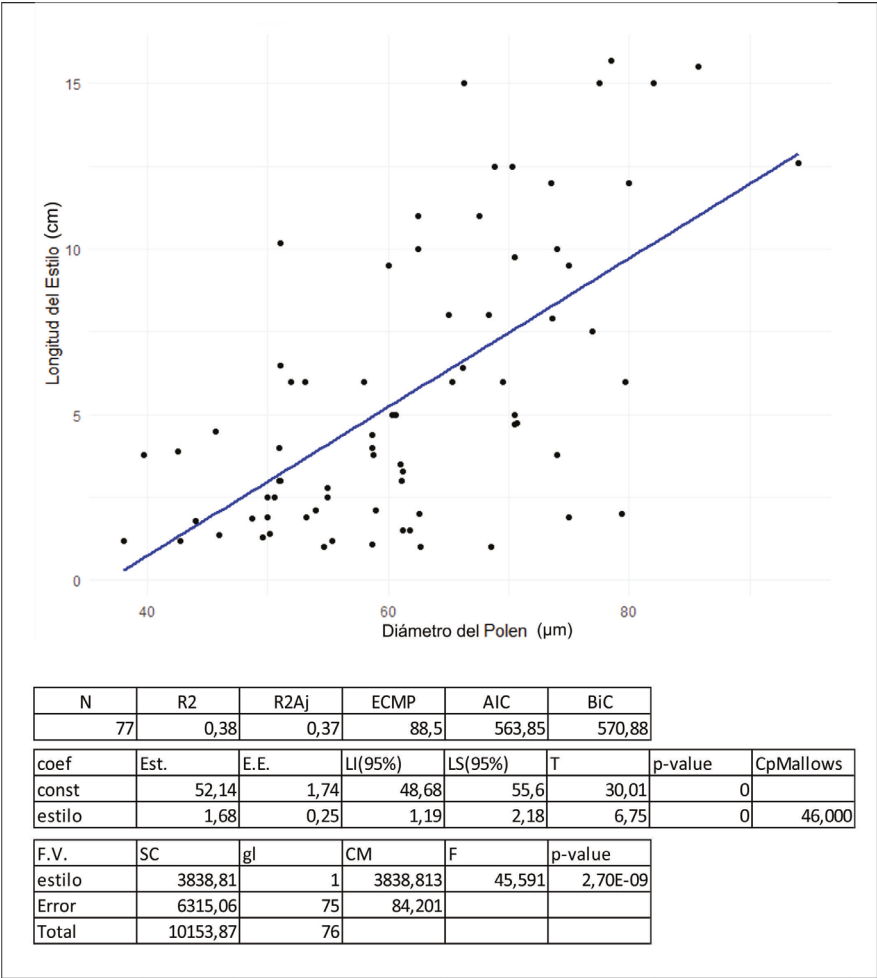


Fig. 4. Relación entre la Longitud del estilo y el Diámetro del polen promedio en Trichocereae, con los estadísticos y coeficientes de regresión asociados.

genéticamente y físicamente restringido (Sarkissian & Harder, 2001). En contraste, la correlación positiva entre el tamaño del polen y la longitud del estilo puede representar un desequilibrio en la fase gamética generalizada en las angiospermas que surge del éxito de la fecundación no aleatorio del polen grande en pistilos con estilos largos (Zhu *et al.*, 2026).

El papel de los polinizadores y los síndromes florales también se han discutido en relación al tamaño del polen. Buchmann & O'Rourke (1991) notaron que pequeños cambios en el tamaño del polen pueden llevar a grandes variaciones en su volumen, lo que afecta directamente la nutrición de las abejas. Contrariamente, Harder (1998)

describe que el volumen del polen de las especies polinizadas por abejas recolectoras de néctar no difiere significativamente del de las especies polinizadas por abejas recolectoras de polen. El mismo autor, comparando congéneres polinizados por abejas y aves en 16 géneros de nueve familias de Australia y América del Norte, encontró una considerable variación que no se asoció de manera consistente con diferencias en el tipo de polinizador. Estos resultados implican que las condiciones de transporte de polen probablemente juegan un papel menor en la evolución del tamaño del polen, al menos para las especies polinizadas por abejas y aves. Por lo tanto, la variación en el tamaño del polen entre especies probablemente

refleja más las diferencias en las condiciones para la germinación del polen, el crecimiento del tubo polínico y la fecundación del óvulo. Por otra parte, Zhu *et al.* (2026) señalan que las especies polinizadas por mamíferos producen granos de polen significativamente más grandes, mientras que las especies polinizadas por el viento no muestran diferencias significativas en tamaño en relación con aquellas polinizadas por Diptera, Hymenoptera o Aves.

Al mismo tiempo, se ha visto que la especialización para la polinización ornitófila, que es común en Cactaceae, no es predictiva de la especialización a nivel funcional, ya que en casi todas las especies de cactáceas polinizadas por aves se han registrado adicionalmente otros grupos de polinizadores que incluyen abejas, murciélagos, mariposas nocturnas, entre otros (Walter, 2010; Gorostiague, 2016). *Denmoza rhodacantha* es el único caso de un sistema de polinización especializado a los tres niveles (fenotípico, funcional y ecológico) para la familia, mientras que *Cleistocactus baumannii* (Lem.) Lem., *C. smaragdiflorus*, *Echinopsis albispinosa* K. Schum., *E. haematantha* (Speg.) D. R. Hunt, *E. leucantha* (Gillies ex Salm-Dyck) Walp. y *Acanthocalycium thionanthum* son autoincompatibles y necesitan de sus polinizadores para la producción de frutos y semillas, pero entre sus visitantes florales, se registraron abejas, aves, mariposas nocturnas y avispas, es decir, sistemas de polinización generalistas, al menos funcionalmente (Gorostiague, 2016).

Señal filogenética

La explicación alométrica, es decir, que las especies que son parecidas en el tamaño del polen lo son porque también tienen similar largo de estilo, es poco robusta. Aunque hay una correlación significativa, la débil señal filogenética sugiere que el diámetro del polen y la longitud del estilo pueden no estar evolucionando conjuntamente de manera estrictamente filogenética (Figs. S1-S2). A nivel de especies, dentro de la tribu Trichocereaceae, los parecidos en cuanto a tamaño del polen y largo del estilo no se deben al parentesco (como lo indica la señal filogenética débil) sino que podría tratarse de convergencias u homoplasias. Aunque existe una tendencia natural a suponer que el tamaño del polen podría ser similar en especies con posiciones filogenéticas cercanas, se ha visto que taxones

evidentemente cercanos (por ejemplo, especies que pertenecen a una misma tribu o género) pueden presentar granos de polen de tamaños muy diferentes (Plitmann & Levin, 1983; Cruden & Lyon, 1985; Torres, 2000).

En la familia Cactaceae, tanto clados de América del Sur como del Norte, poseen especies con formas de crecimiento columnar, arbóreo y arbustivo, entre las cuales la polinización por murciélagos, aves y polillas es frecuente (Hernández-Hernández *et al.*, 2011; Gorostiague 2016). Existe una convergencia en la evolución de formas de crecimiento arbóreo y columnar entre los clados de América del Norte y del Sur, lo que facilita la polinización por dichos animales, los cuales, al transportar el polen a larga distancia, aumentan la eficiencia en la transferencia de gametas, vital en ambientes áridos donde las poblaciones de plantas son reducidas. La diversificación de clados principales como Pachycereaceae, Hylocereaceae y Trichocereaceae, está relacionada con la evolución de síndromes de polinización derivados, posiblemente especializados en murciélagos en América del Norte y polillas en América del Sur (Schlumpberger & Renner, 2012; Hernández-Hernández *et al.*, 2014), lo que representaría un argumento contrapuesto a la explicación filogenética para la relación tamaño del polen/longitud del estilo.

La longitud del estilo y las dimensiones del polen podrían estar fuertemente influidos por factores ecológicos, adaptativos o convergencia evolutiva y plasticidad fenotípica, más que por la historia filogenética o herencia compartida. A nivel de género o tribu, el tamaño del polen podría estar más afectado por otros factores como pueden ser número de granos de polen por flor para una determinada especie (Zhu *et al.*, 2026), relación polen/óvulo y sistema reproductivo (Cruden & Miller-Ward, 1981; González *et al.*, 2023; Zhu *et al.*, 2026), tipo de polinización y agentes polinizadores (Jürgens *et al.* 2002; Gorostiague, 2016), arquitectura floral y alocaión de recursos (Burd, 2011) o la harmomegata (Kriebel *et al.*, 2017).

Diferencias en escalas evolutivas

La relación entre tamaño del polen y longitud del estilo es distinta según el nivel taxonómico que se considere. En la tribu Trichocereaceae, la especiación y radiación son recientes. Las ramas dentro de los árboles filogenéticos son cortas (Ritz *et al.*, 2007;

Arakaki *et al.*, 2011; Schlumpberger & Rennes, 2012), sumado a que el rango de distribución de varios clados está restringido a áreas pequeñas de los Andes centrales. Esta radiación reciente del grupo es comparable a la especiación rápida en otros taxones andinos, como por ejemplo las especies de *Lupinus* L., Fabaceae (Hughes & Eastwood, 2006). La extensa heterogeneidad topográfica y ambiental en hábitats similares a islas luego del plegamiento andino habría promovido una rápida radiación. Los caracteres morfológicos tradicionalmente utilizados para circunscribir grupos taxonómicos naturales no son útiles en Trichocereae (Schlumpberger & Rennes, 2012), y sería difícil encontrar grandes diferencias morfológicas, ya que todo el clado dentro del que se ubica Trichocereae tiene solo entre 7,5 y 6,5 millones de años (Arakaki *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2014).

CONCLUSIONES

La morfología polínica de las especies de la tribu Trichocereae es consistente con investigaciones previas, mostrando un polen tricolpado y variaciones de tamaño que lo categorizan como grande. La longitud del estilo presenta una plasticidad notable en comparación con el diámetro promedio del polen, sugiriendo que los cambios en el estilo no siempre se traducen en cambios proporcionales del tamaño del polen. La relación alométrica observada entre estos caracteres indica una posible coevolución influenciada por factores ecológicos y adaptativos, más que por estrictas relaciones filogenéticas. La débil señal filogenética sugiere que la evolución del tamaño del polen y la longitud del estilo puede estar sujeta a convergencias. La correlación entre tamaño de polen y largo del estilo comprobada a nivel macroevolutivo, no se cumple estrictamente a nivel de la tribu Trichocereae, la cual comprende gran número de especies de radiación reciente. Es decir, que la hipótesis alométrica se cumple a niveles jerárquicos altos, pero a nivel microevolutivo, en lo que respecta a especies que han divergido más recientemente, el panorama no es tan claro. Investigaciones adicionales que incluyan una gama más amplia de géneros dentro de Cactaceae son necesarias para comprender completamente las dinámicas evolutivas y ecológicas que influyen en la morfología polínica y la longitud del estilo en Trichocereae.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a CONICET, a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Córdoba (SECYT-UNC) y a la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba (FCEFYN, UNC) por la infraestructura y el apoyo financiero; así como también a A. Trenchi (CPA del IMBIV, CONICET) por la asistencia técnica.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

FC: Análisis de los datos, conceptualización, redacción del manuscrito original, redacción, revisión y edición del manuscrito final; IM, CA y SA: Metodología; LLP: Colecta del material, gestión de fondos, administración del proyecto, revisión y edición del manuscrito final.

BIBLIOGRAFÍA

- ACKERMAN, J. D. 1993. Pollen germination and pollen tube growth in the marine angiosperm, *Zostera marina* L. *Aquatic Bot.* 46: 189-202.
[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(93\)90001-D](https://doi.org/10.1016/0304-3770(93)90001-D)
- AGUILAR, R., G. BERNARDELLO & L. GALETTO. 2002. Pollen-pistil relationships and pollen size-number trade-off in species of the tribe Lycieae (Solanaceae). *J. Plant Res.* 115: 335-340.
<https://doi.org/10.1007/s10265-002-0044-8>
- ANDERSON, E. F. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland.
- ANDERSON, E. F. 2005. *Das große Kakteen-Lexikon*. Eugen Ulmer, Stuttgart.
- ARAKAKI, M., P. A. CHRISTIN, R. NYFFELER, A. LENDEL, ... & E. J. EDWARDS. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proc Nat. Acad. Sci.* 108: 8379-8384.
- BLOMBERG, S. P., T. GARLAND & A. R. IVES. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2003\)057\[0717:TFPSIC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2003)057[0717:TFPSIC]2.0.CO;2)
- BUCHMANN, S. L. & M. K. O'ROURKE. 1991. Importance of pollen grain volumes for calculating

- bee diets. *Grana* 30: 591-595.
<https://doi.org/10.1080/00173139109427817>
- BURD, M. 2011. Are relationships between pollen-ovule ratio and pollen and seed size explained by sex allocation? *Evolution* 65: 3002-3005.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01338.x>
- COVAS, G. & B. SCHNACK. 1945. El valor taxonómico de la relación longitud del pistilo: volumen del grano de polen. *Darwiniana* 7:80-90.
- CRUDEN, R. W. & D. L. LYON. 1985. Correlations among stigma depth, style length, and pollen grain size: do they reflect function or phylogeny? *Bot. Gaz.* 146: 143-149. <https://doi.org/10.1086/337509>
- CRUDEN, R. W. & S. MILLER-WARD. 1981. Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: an hypothesis. *Evolution* 35: 964-974.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1981.tb04962.x>
- CRUDEN, R. W. 2009. Pollen grain size, stigma depth, and style length: the relationships revisited. *Plant Syst. Evol.* 278: 223-238.
<https://doi.org/10.1007/s00606-008-0142-8>
- DATTA, K., M. CHATURVEDI & T. RAM. 2006. Pollen exine ornamentation in the F2 generation of an interspecific hybrid of *Chorisia* (Bombacoideae, Malvaceae) in relation to inheritance pattern. *Grana* 45: 109-114. <https://doi.org/10.1080/00173130600726927>
- ERDTMAN G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms (An introduction to Palynology I)*. Almquist & Wiksell, Estocolmo.
- ERDTMAN. G. 1960. The acetolysis method. *Svensk Bot. Tidskrift* 54: 561-564.
- FERNÁNDEZ, V. A., L. GALETTO & J. ASTEGIANO. 2009. Influence of flower functionality and pollination system on the pollen size-pistil length relationship. *Org. Divers. Evol.* 9: 75-82.
<https://doi.org/10.1016/j.ode.2009.02.001>
- GARRALLA, S. & G. A. CUADRADO. 2007. Pollen morphology of *Austrocylindropuntia* Backeb, *Maihueiopsis* Speg., *Opuntia* Mill. and *Tephrocactus* Lem.(Cactaceae, Opuntioideae) of Argentina. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 146: 1-17.
- GONZÁLEZ, V. V., L. M. ZINI, P. ORTEGA-BAES, & M. S. FERRUCCI. 2023. Gynoecium structure and pollen tube pathway in the cactus family with emphasis on tribe Trichocereaceae (Cactaceae: Cactoideae). *Bot. J. Linn. Soc.* 202: 166-180.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boac081>
- GOROSTIAGUE, P. 2016. *Las cactáceas y sus polinizadores en el Noroeste de Argentina: distribución geográfica, cambio climático y conservación*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- GOULD, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41: 587-638.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1966.tb01624.x>
- HALBRITTER, H., M. HESSE & R. BUCHNER. 1997. Pollen-connecting threads in *Gymnocalycium* (Cactaceae): Their origin, function, and systematic relevance. *Grana* 36: 1-10.
- HAO, K., Z. X. TIAN, Z. C. WANG & S. Q. HUANG, 2020. Pollen grain size associated with pollinator feeding strategy. *Proc. Biol. Sci.* 287: 20201191.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1191>
- HARDER, L. D. & S. D. JOHNSON. 2023. Beyond pollen: ovule ratios: evolutionary consequences of pollinator dependence and pollination efficiency for pollen and ovule production in angiosperms. *Amer. J. Bot.* 110: e16177.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.16177>
- HARDER L. D. 1998 Pollen-size comparisons among animal-pollinated angiosperms with different pollination characteristics. *Biol. J. Linn. Soc.* 64: 513-525.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb00347.x>
- HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ, T., H. M. HERNÁNDEZ, J. A. DE-NOVA, R. PUENTE, ... & S. MAGALLÓN. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *Am. J. Bot.* 98: 44-61.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000129>
- HUGHES, C. & R. EASTWOOD. 2006. Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103: 10334-10339.
- HU, Z., C. ZHAO, Y. ZHAO & J. LIU. 2021. Pollen morphology of Liliaceae and its systematic significance. *Palynology* 45: 531-568.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2021.1882601>
- HUNT, D. 2006. *The new cactus lexicon, vols. I, II*. DH Books, Milborne Port.
- JÜRGENS, A., T. WITT & G. GOTTSBERGER. 2002. Pollen grain numbers, ovule numbers and pollen-ovule ratios in Caryophylloideae: correlation with breeding system, pollination, life form, style number, and sexual system. *Sex. Plant Reprod.* 14: 279-289.
<https://doi.org/10.1007/s00497-001-0124-2>
- JÜRGENS, A., T. WITT & G. GOTTSBERGER. 2012. Pollen grain size variation in Caryophylloideae:

- a mixed strategy for pollen deposition along styles with long stigmatic areas? *Plant Syst. Evol.* 298: 9-24. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0518-z>
- KEMBEL, S. W., P. D. COWAN, M. R. HELMUS, W. K. CORNWELL, ... & C. O. WEBB. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463-1464. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- KNIGHT, C. A., R. B. CLANCY, L. GÖTZENBERGER, L. DANN & J. M. BEAULIEU. 2010. On the relationship between pollen size and genome size. *J. Bot.* 2010: 612017. <https://doi.org/10.1155/2010/612017>
- KRIEBEL, R., M. KHABBAZIAN & K. J. SYTSMA. 2017. A continuous morphological approach to study the evolution of pollen in a phylogenetic context: an example with the order Myrtales. *PLoS One* 12: e0187228. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187228>
- KURTZ, E. B. 1963. Pollen morphology of the Cactaceae. *Grana* 4: 367-372. <https://doi.org/10.1080/00173136309429110>
- LANKINEN, Å. & I. SKOGSMYR. 2001. Evolution of pistil length as a choice mechanism for pollen quality. *Oikos* 92: 81-90. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920110.x>
- LEUENBERGER, B. E. 1976a. Pollen morphology of the Cactaceae: An SEM-Survey of exine sculpturing and its tentative implications for taxonomy and phylogeny. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 38: 79-94.
- LEUENBERGER, B. E. 1976b. *Die Pollenmorphologie der Cactaceae und ihre Bedeutung für die Systematik. Mit Beiträgen zur Methodik rasterelektronenmikroskopischer Pollenuntersuchungen und mit EDV-unterstützten Korrelationsanalysen.* Verlag J. Cramer. Vaduz.
- MCCALLUM, B. & S. M. CHANG. 2016. Pollen competition in style: Effects of pollen size on siring success in the hermaphroditic common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Amer. J. Bot.* 103: 460-470. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500211>
- MULLER, J. 1979. Form and function in angiosperm pollen. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66: 593-632. <https://doi.org/10.2307/2398913>
- NOROOZI, M., F. GHahremaninejad, D. BOGLER, J. WITHERSPOON, ... & J. I. COHEN. 2022. Parsing a plethora of pollen: the role of pollen size and shape in the evolution of Boraginaceae. *Cladistics* 38: 204-226. <https://doi.org/10.1111/cla.12488>
- NYFFELER, R. & U. EGGLI. 2010. A farewell to dated ideas and concepts- Molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia* 6: 109-149.
- PAGEL, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877-884. <https://doi.org/10.1038/44766>
- PARADIS, E., J. CLAUDE & K. STRIMMER. 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289-290. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>
- PLITMANN, U. & D. A. LEVIN. 1983. Pollen-pistil relationships in the Polemoniaceae. *Evolution* 37: 957-967. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1983.tb05624.x>
- R CORE TEAM 2017. *R: A language and environment for statistical computing.* Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- REVELL, L. J. 2012. Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.* 3: 217-223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- RITZ, C. M., L. MARTINS, R. MECKLENBURG, V. GOREMYKIN, & F. H. HELLWIG. 2007. The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of paleogeography on the evolution of South American mountain cacti. *Amer. J. Bot.* 94: 1321-1332. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.8.1321>
- RONQUIST, F. 2004. Bayesian inference of character evolution. *Trends Ecol. Evol.* 19: 475-481.
- ROSE, J. P., T. J. KLEIST, S. D. LÖFSTRAND, B. T. DREW, ... & K. J. SYTSMA. 2018. Phylogeny, historical biogeography, and diversification of angiosperm order Ericales suggest ancient Neotropical and East Asian connections. *Molec. Phyl. Evol.* 122: 59-79.
- ROULSTON, T. H., J. H. CANE & S. L. BUCHMANN. 2000. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? *Ecol. Monogr.* 70: 617-643. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2000\)070\[0617:WGP COP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2000)070[0617:WGP COP]2.0.CO;2)
- SARKISSIAN, T. S. & L. D. HARDER. 2001. Direct and indirect responses to selection on pollen size in *Brassica rapa* L. *J. Evol. Biol.* 14: 456-468. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00285.x>
- SCALONE, R., M. KOLF & D. C. ALBACH. 2013. Mating system variation in *Veronica* (Plantaginaceae): inferences from pollen/ovule

- ratios and other reproductive traits. *Nordic J. Bot.* 31: 372-384.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2012.01706.x>
- SCHLINDWEIN, C. 1995. Melittophilous plants, their pollen and flower visiting bees in southern Brazil. 2. Cactaceae. *Biociências* 3: 35-71
- SCHLUMBERGER, B. O. & S. S. RENNER. 2012. Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (Cactaceae): Polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. *Amer. J. Bot.* 99: 1335-1349. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100288>
- SMITH, R. J. 1980. Rethinking allometry. *J. Theor. Biol.* 87: 97-111.
[https://doi.org/10.1016/0022-5193\(80\)90222-2](https://doi.org/10.1016/0022-5193(80)90222-2)
- TORRES, C. 2000. Pollen size evolution: correlation between pollen volume and pistil length in Asteraceae. *Sex. Plant Reprod.* 12: 365-370.
<https://doi.org/10.1007/s004970000030>
- WALTER, H. E. 2010. Floral biology of *Echinopsis chiloensis* ssp. *chiloensis* (Cactaceae): evidence for a mixed pollination syndrome. *Flora* 205: 757-763.
- WANG, X. P., W. B. YU, S. G. SUN & S. Q. HUANG. 2016. Pollen size strongly correlates with stigma depth among *Pedicularis* species. *J. Integr. Plant Biol.* 58: 818-821.
<https://doi.org/10.1111/jipb.12477>
- WILLIAMS, E. G. & J. L. ROUSE. 1990. Relationships of pollen size, pistil length and pollen tube growth rates in *Rhododendron* and their influence on hybridization. *Sex. Plant Reprod.* 3: 7-17.
<https://doi.org/10.1007/BF00189946>
- WILLMER, P. 2011. *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press, Princeton. <https://doi.org/10.23943/princeton/9780691128610.001.0001>
- WODEHOUSE, R. P. 1935. *Pollen grains*. McGraw-Hill, Nueva York.
- WU, L. Y., B. WANG, D. J. SCHOEN & S. Q. HUANG. 2017. Transitions from distyly to homostyly are associated with floral evolution in the buckwheat genus (*Fagopyrum*). *Amer. J. Bot.* 104: 1232-1240.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1700189>
- ZHU, L., C. LIU, L. J. HUANG & C. DAI. 2026. Larger pollen sizes correspond to longer styles: correlated evolution between male traits and female preference in plants. *Biol. Rev. Camb Philos Soc.* 101: 602-614.
<https://doi.org/10.1111/brv.70095>

