

Hibridación entre *Amaranthus palmeri* S. Watson y otras especies del género *Amaranthus*

Revisión sistemática de la literatura existente para identificar los estudios realizados sobre este tema

El nombre del género, *Amaranthus*, procede de la palabra griega “amarantos” (Ἀμάραντος) que significa “inmarcesible” o que no se marchita, “inmortal” o “eterno”, en vista de que sus flores duran mucho tiempo. La diferenciación de especies dentro del género es a menudo difícil debido a que los caracteres discriminatorios no resultan fáciles de observar. Además, tiene una amplia distribución geográfica y la hibridación es posible entre la mayoría de sus especies (Murray, 1938; Sauer, 1950; Pal & Khoshoo, 1973), llegando incluso a ser calificado como un género “promiscuo” (Trucco *et al.*, 2005), lo que complica aún más su taxonomía (Costea & DeMason, 2001).

Actualmente se reconocen tres subgéneros *Acnida*, *Amaranthus* y *Albersia* (Mosyakin & Robertson, 1996). El subgénero *Acnida* incluye todas las especies dioicas de *Amaranthus*, mientras que en los subgéneros *Amaranthus* y *Albersia* se encuentran las especies monoicas.

De acuerdo con la descripción del género *Amaranthus* en “Flora iberica” (Carrero, 1990), en España están presentes catorce especies: *A. albus* L., *A. blitoides* S. Watson, *A. blitum* L., *A. cruentus* L., *A. deflexus* L., *A. graecizans* L., *A. hybridus* L., *A. hypochondriacus* L., *A. muricatus*

I. Loureiro¹, M.C. Escorial¹, M.Arias-Martín¹, J. Torra², J. Recasens².

¹ Dpto. Protección Vegetal. Laboratorio Malherbología. INIA-CSIC. Madrid.

² Dpto. Ciencia e Ingeniería Forestal y Agrícola, Agrotecnio-CERCA Center, Universidad de Lleida.

El problema causado por la presencia de *A. palmeri* en España ha justificado la creación y financiación, por parte del Ministerio de Ciencia e Innovación, de la red de investigación PalmerNET (RED2022-134285-T). Entre los objetivos de la red (Torra *et al.*, 2024) se incluye conocer el riesgo de hibridación de *A. palmeri* con otras especies del género *Amaranthus*.



(Moq.) Hieron, *A. powellii* S. Watson, *A. retroflexus* L. y *A. viridis* L., todas ellas monoicas. Además, se citan en España híbridos entre algunas de estas especies como *A. deflexus* x *A. muricatus* (*Amaranthus* x *tarraconensis* Sennen & Pau), *A. hybridus* x *A. retroflexus* (*Amaranthus* x *ozanonii* Thell.) y *A. powellii* x *A. retroflexus* (*Amaranthus* x *soproniensis* Priszter & Kárpáti). Una especie no incluida en "Flora iberica" y que se ha naturalizado desde hace ya hace algunos años es *A. palmeri* S. Watson.

A. palmeri se diferencia del resto de especies que se encuentran en España por ser una especie dioica. Su presencia en España se remonta a 1927 en Manlleu, en la provincia de Barcelona, a partir de pliegos de herbario de Sennen (Carretero, 1986). Sin embargo, como se comenta en el texto introductorio, no fue incluida entre las claves del género de "Flora iberica" al considerarse que tenía pocas posibilidades de incorporarse de forma permanente a nuestra flora (Carretero, 1990).

Posteriormente fue citada de forma puntual en las provincias de Sevilla, Girona, Huelva y Lleida, si bien no fue hasta 2011 cuando se empezó a reportar como una mala hierba invasora, especialmente en campos de maíz (Recasens & Conesa, 2011). En apenas quince años esta especie se ha establecido en cultivos de verano del valle Ebro (Aragón y Cataluña), ha sido detectada en localidades de Extremadura y, de forma esporádica, en la Comunidad Valenciana.

Esta expansión, además de en España, ha tenido lugar también en otros países de Europa, sobre todo mediterráneos (Matzrafi *et al.*, 2023). En el año 2020, la EPPO (European Plant Protection Organization) incluyó a *A. palmeri* en su lista A2 de especies presentes localmente en los países de la región EPPO, recomendando a estos países su regulación como plaga cuarentenaria (https://www.eppo.int/ACTIVITIES/plant_quarantine/A2_list).

CUADRO I

BÚSQUEDA DE ARTÍCULOS RELEVANTES EN LAS BASES DE DATOS SCOPUS Y WOS.

Referencias	SCOPUS	WoS	Total
Totales encontradas en cada base de datos	73	49	122
Coincidentes en Scopus y WOS			41
Únicas de Scopus			32
Únicas de WOS			8
Únicas totales (Scopus + WOS + Ambas)			81
Relevantes			20

El problema causado por la presencia de *A. palmeri* en España ha justificado la creación y financiación, por parte del Ministerio de Ciencia e Innovación, de la red de investigación PalmerNET (RED2022-134285-T). Entre los objetivos de la red (Torra *et al.*, 2024) se incluye conocer el riesgo de hibridación de *A. palmeri* con otras especies del género *Amaranthus*.

Con el fin de identificar los estudios que han sido realizados sobre este tema de investigación y proceder a su evaluación y al análisis de los datos, se ha realizado una revisión bibliográfica basada en las directrices Prisma (*Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses*) (Page *et al.*, 2021). Esta revisión pretende proporcionar una síntesis del estado del conocimiento sobre este tema, dar respuesta a diferentes cuestiones que se plantean tales como: ¿Con qué especies del género *Amaranthus* puede hibridar *A. palmeri*? ¿Cuál es la frecuencia de hibridación entre *A. palmeri* y esas especies? ¿Están esas especies presentes en España? ¿Qué implicaciones biológicas y agronómicas puede tener la hibridación?, e identificar futuras prioridades de estudio.

Metodología

Las directrices Prisma establecen cuatro fases diferentes: búsqueda e identificación de estudios relacionados, cribado, elegibilidad e inclusión. La búsqueda se realizó utilizando las bases de datos académicas Scopus y Web of Science (WoS), combinando las palabras clave especifi-

cas "*Amaranthus palmeri*" e "Hibridación" utilizando el operador booleano AND para unir ambos términos y añadiendo a la búsqueda palabras sinónimas y palabras relacionadas con ambos mediante el operador OR. Se utilizaron comillas para buscar términos exactos y el asterisco (*) para reemplazar cualquier carácter a partir de ese asterisco y así encontrar variaciones de una misma palabra.

La cadena específica de búsqueda elaborada fue: ("*Amaranthus palmeri*" OR "*palmer amaranth*" OR "*dioecious amaranth*") AND ("*Hybrid*" OR "*gene flow*" OR "*outcross*" OR "*pollen mediated gene flow*" OR "*pollinat*"). Esta cadena de búsqueda se utilizó para el título, el resumen y las palabras clave de los artículos (TI-ABST-KEY).

Puesto que la búsqueda realizada no resultó en un número elevado de artículos relacionados con el tema, en el cribado de los artículos no se utilizó ningún criterio de exclusión más allá de la eliminación de aquellos artículos que pudieran estar duplicados en ambas bases de datos.

La elección de los artículos relevantes se realizó mediante la lectura y evaluación de los resúmenes de todos los artículos que habían sido seleccionados y verificando cuáles se ajustaban a la búsqueda deseada. Estos artículos clasificados como relevantes fueron incluidos como tales para su análisis mediante la lectura completa de los mismos. La búsqueda se realizó el 17 de junio de 2024, abarcando todos los artículos publicados y recogidos hasta esta fecha en las bases de datos mencionadas.

CUADRO II**HIBRIDACIÓN ENTRE AMARANTHUS PALMERI S. WATSON Y OTRAS ESPECIES DEL GÉNERO**

Referencia	Especies implicadas	Lugar	Hibridación	Tasa de hibridación
<i>Amaranthus</i>				
Flujo de genes entre poblaciones de <i>A. palmeri</i>				
Sosnoskie et al. 2012	<i>Amaranthus palmeri</i>	Campo	SI	48-75% a 1 m 38-72% a 5 m 27-84% a 50 m 24-49% a 100 m Hasta 22% a 300 m
Hibridación interespecífica entre <i>A. palmeri</i> y especies relacionadas				
Berger et al. 2016	<i>Amaranthus quitensis</i>	Campo	NO	---
Wetzel et al. 1999	<i>Amaranthus rudis</i> * (<i>A. tuberculatus</i> var. <i>rudis</i>)	Cámara de crecimiento	SI	0,15% (15 híbridos/10.000 flores polinizadas)
Molin et al. 2016	<i>Amaranthus spinosus</i>	Invernadero y campo	SI	---
Nandula et al. 2014	<i>Amaranthus spinosus</i>	Campo	SI	---
Koo et al. 2023	<i>Amaranthus spinosus</i> <i>Amaranthus tuberculatus</i>	Parcela experimental	SI	---
Gaines et al. 2012	<i>Amaranthus spinosus</i>	Campo	SI	<0,01% - 0,4%
		Invernadero	SI	1,4%
	<i>Amaranthus tuberculatus</i>	Campo	SI	<0,2%
	<i>Amaranthus hybridus</i>	Campo	SI	<0,01%
Franssen et al. 2001	<i>Amaranthus tuberculatus</i>	Invernadero	SI	---
Franssen et al. 2001a	<i>Amaranthus tuberculatus</i>	Cámara de crecimiento	SI	1,0% (35 híbridos in 3.500 plántulas)
Nie et al. 2019	<i>Amaranthus tuberculatus</i>	Campo	SI	---
Oliveira et al. 2018	<i>Amaranthus tuberculatus</i>	Campo	SI	0,1%
Steinau et al. 2003	<i>Amaranthus tuberculatus</i>	Cámara de crecimiento	SI	4,2% (46 híbridos en 1.080 semillas)
Trucco et al. 2007	<i>Amaranthus tuberculatus</i>	Cruzamientos controlados	SI	---

* En la actualidad *A. rudis* se considera una variedad de *A. tuberculatus*.

Resultados

El **cuadro I** muestra los resultados del proceso de búsqueda y selección de artículos relevantes. Se obtuvieron un total de 122 resultados, 73 de Scopus y 49 de WoS. Durante el análisis de la búsqueda, se encontraron 41 artículos que aparecían en ambas bases de datos, por lo que se eliminaron según el criterio de duplicación de artículos. Se seleccionaron un total de 81 referencias únicas entre ambas bases de datos para la lectura de los resúmenes, proceso que determinó que únicamente veinte de ellas se identificaron como relevantes para su posterior evaluación en el ámbito de este estudio.

En siete de los veinte artículos preseleccionados durante el proceso de evaluación, a pesar de incluir las diferentes palabras clave utilizadas en la búsqueda en los apartados TI-ABST-KEY, no se encontraron datos relacionados con el tema

objeto de estudio, siendo su temática la puesta a punto de métodos moleculares para identificar especies de *Amaranthus* e híbridos, mientras que otros casos fueron revisiones bibliográficas que citaban los artículos ya encontrados. Se seleccionaron un total de trece para su análisis, que se muestran en el **cuadro II**. Entre ellos, se identificó un único artículo en el que se investigaba el flujo de genes entre poblaciones de *A. palmeri*, y en los otros doce artículos el tema principal era la hibridación interespecífica entre *A. palmeri* y otras especies del género.

Flujo de genes entre poblaciones de *A. palmeri*

A pesar de que *A. palmeri* es una de las malas hierbas más extendidas y problemáticas en el sur de Estados Unidos y una de las especies más prolíficas al desarrollo de resistencia a herbicidas, sólo existe en la literatura un único estudio

que ha cuantificado la polinización cruzada entre poblaciones de esta especie (Sosnoskie et al., 2012) (**cuadro II**).

Este estudio está relacionado con el flujo de genes de alelos de resistencia de plantas resistentes a sensibles y muestra unos altos niveles de polinización cruzada superiores al 20% a la mayor de las distancias estudiadas en el ensayo, que fue de 300 m. Los autores concluyeron que era posible que el rápido desarrollo de la resistencia al herbicida glifosato en *A. palmeri* en el estado de Georgia se debiera en parte al movimiento de polen entre poblaciones segregadas espacialmente y, que la dispersión de los alelos de resistencia por el polen podría haber contribuido a que la resistencia a glifosato se acumulara con otras resistencias en otras poblaciones, generando resistencias múltiples.

Con la continua aparición de nuevos casos de malas hierbas resistentes a herbi-



Foto 1. De izquierda a derecha: *Amaranthus palmeri*, *A. hybridus* y *A. retroflexus*.

cidas, la polinización cruzada desempeña un papel importante en la transferencia de alelos de resistencia de las plantas resistentes a las sensibles, sin embargo, se ha prestado poca atención a este tema y su importancia ha sido subestimada (Beckie *et al.*, 2019).

En la actualidad hay notificados 79 casos de *A. palmeri* con resistencia a ocho modos de acción (MoA) herbicida distintos (a herbicidas inhibidores de ALS, de ensamblaje de microtúbulos, de fotosistema II, de EPSPS, de PPO, de síntesis de ácidos grasos de cadena larga, de HPPD y a auxinas sintéticas) en siete países: Argentina, Brasil, España, Estados Unidos, Israel, México, Sudáfrica y Uruguay (Heap, 2024). Entre esos casos, están confirmados además casos de resistencia múltiple, en su mayoría a dos MoA diferentes, pero con casos de resistencia hasta a cuatro y cinco MoA (Heap, 2024).

Además de una posible evolución de resistencia a herbicidas de forma independiente a nivel de parcela, los altos niveles de flujo genético comentados a través de polen a las distancias citadas (hasta 300 m), podrían contribuir, junto al flujo de genes que pueda tener lugar por la dispersión de semillas, a una rápida propagación de nuevos alelos de resistencia, teniendo en cuenta el promedio del tamaño de las parcelas en España.

Flujo de genes entre *A. palmeri* y otras especies del género *Amaranthus*

En el caso de *A. palmeri*, son pocos los estudios existentes sobre la hibridación interespecífica, (**cuadro II**). Solo seis de los doce artículos seleccionados presentan datos sobre las tasas con las que tiene lugar la hibridación. En algunos estudios, a pesar de comprobar la presencia de híbridos, el objetivo de los mismos no era obtener las tasas de hibridación.

La revisión bibliográfica realizada reporta que esta especie es capaz de hibridar con tres especies del género *Amaranthus*: *A. spinosus*, *A. tuberculatus* y *A. hybridus*. A pesar de que uno de los artículos cita la hibridación entre *A. palmeri* y *A. rudis* (Wetzel *et al.*, 1999), en la actualidad *A. rudis* y *A. tuberculatus* se consideran la misma especie, *Amaranthus tuberculatus* var. *rudis* (JD.Sauer) Costea & Tardif (Costea y Tardif, 2003). Tanto *A. tuberculatus* como *A. palmeri* son especies dioicas mientras que *A. spinosus* y *A. hybridus* son especies monoicas, generalmente autógamas.

El **cuadro II** muestra los resultados de la revisión bibliográfica realizada. Las tasas de hibridación entre *A. palmeri* y estas especies son bajas: 0,01 - 0,4% para *A. spinosus* en condiciones de campo y hasta 1,4% en condiciones controladas; 0,1 - 0,2% para *A. tuberculatus* en campo, con

hasta 4,2% en condiciones controladas; <0,01% para *A. hybridus* en campo. Estos datos son procedentes de estudios en los que se han empleado como donantes de polen poblaciones de *A. palmeri* resistentes a herbicidas y confirman la transferencia de genes de resistencia a estas otras especies en condiciones de campo.

La mayoría de las especies del género *Amaranthus* presentan 32 o 34 cromosomas somáticos, siendo posible que individuos que presentan tanto $2n=32$ como $2n=34$ puedan ocurrir de forma ocasional dentro la misma especie (Borgato *et al.*, 2024), si bien, en base a las hibridaciones interespecíficas reportadas en *Amaranthus* no es un prerrequisito que las especies tengan el mismo número cromosómico para que puedan hibridar. Sin embargo, la progenie híbrida parece ser más viable y fértil cuando sus especies parentales tienen el mismo número cromosómico, como en el caso de la hibridación entre *A. hybridus* (monoica) y *A. tuberculatus* (dioica) (Trucco *et al.*, 2009).

La coexistencia de *A. hybridus* y *A. palmeri* es una realidad en zonas maiceras de España. La posibilidad de hibridación expuesta y la alta fecundidad de ambas especies puede producir individuos híbridos que, en caso de que el parental *A. palmeri* tenga genes de resistencia a herbicidas (Torra *et al.*, 2020; Manicardi *et al.*,



Foto 2. Infestaciones de parcelas de maíz con *Amaranthus palmeri* (izquierda) y *Amaranthus retroflexus*. Nótese el color verde oscuro brillante de las hojas de las plantas de *A. palmeri* frente al color verde más claro y mate de las hojas de *A. retroflexus*.

2023), puede dar lugar a plantas con ventajas adaptativas para su supervivencia y que puedan llegar a ser seleccionadas.

Aunque las tasas de hibridación entre *A. palmeri* y *A. hybridus* son inferiores al 0,01%, este porcentaje es mayor a la tasa de mutación generalmente esperada para genes mayores, estimada, por ejemplo, en 10^{-6} para mutaciones en el gen de la ALS que confieren resistencia a los herbicidas (Jasieniuk et al., 1996).

No podemos dejar de mencionar los híbridos que se han dado a conocer entre *A. hybridus* y *A. retroflexus* (Carretero, 1990), que pueden dar lugar a individuos parcialmente fértiles. Estos híbridos podrían servir de puente en el proceso de transferencia de alelos de resistencia entre *A. palmeri* y *A. retroflexus*. La **foto 1** muestra imágenes de plantas de las tres especies anteriormente mencionadas. En el sentido contrario, no deberíamos descartar el hecho de que *A. palmeri* se comporte como receptor de genes de otras especies locales de *Amaranthus*, incorporando caracteres adaptativos ventajosos que le faciliten su adaptación a un nuevo ambiente (León, 2020). La **foto 2** muestra infestaciones de parcelas de maíz con

dos de estas especies, *A. palmeri* y *A. retroflexus*.

Finalmente es de remarcar que ya ha sido citada la presencia de *A. tuberculatus* en España, en la provincia de Huelva (Sánchez Gullón & Verloove, 2013), al igual que en el caso de *A. palmeri*, en zonas portuarias cercanas a silos de grano y muelles de descarga de cereal. En Italia, *A. tuberculatus* se ha naturalizado, incluyendo biotipos resistentes a herbicidas (Milani et al., 2021).

Conclusiones

La bibliografía relativa a la hibridación en *A. palmeri* es escasa. En nuestras condiciones climáticas no se ha realizado ningún estudio de dispersión de polen en *A. palmeri*, por lo que sería de gran interés obtener datos empíricos en este sentido dada su relevancia en la posible dispersión de los alelos de resistencia a herbicidas desde poblaciones resistentes a sensibles.

De igual modo, sería importante investigar la hibridación interespecífica entre *A. palmeri* y aquellas otras especies del género con la que esta especie puede coexistir en España. A pesar de que las

especies de *Amaranthus* locales en España son monoicas, la hibridación con *A. palmeri* es posible. Aunque no en nuestras condiciones, se ha citado la posible hibridación entre *A. palmeri* y *A. hybridus*, esta última mala hierba ampliamente distribuida por todas las provincias españolas, que junto a otras especies como *A. retroflexus*, *A. powellii*, *A. viridis*, *A. albus*, *A. blitoides* o *A. muricatus*, son malas hierbas infestantes de diversos cultivos en España.

La expansión de *A. palmeri* plantea un desafío a los esfuerzos de su monitoreo desde la perspectiva de su tangible capacidad –aunque porcentualmente escasa– para formar híbridos con otras especies de *Amaranthus* y ante su potencial capacidad para transferir genes de resistencia a herbicidas. ■

AGRADECIMIENTOS

PalmerNET, Red de Investigación financiada por el Ministerio de Ciencia e Innovación para abordar el problema de la introducción y expansión de *Amaranthus palmeri* en España. Ayuda RED2022-134285-T financiada por MCIN/AEI/10.13039/501100011033.

BIBLIOGRAFÍA

La relación bibliográfica está a disposición de los lectores, que la pueden solicitar el correo electrónico redaccion@eumedia.es.