

Del *Amaranthus palmeri* S. Wats. y otros demonios

R.G. Leon*

Department of Crop and Soil Sciences, Center for Environmental Farming Systems, Genetic Engineering and Society Center, North Carolina State University, Raleigh, NC USA

Resumen

Amaranthus palmeri se ha convertido en una de las malas hierbas más importantes en la agricultura de Estados Unidos de América. En los últimos años, se dispone de datos que indican que esta especie está invadiendo agroecosistemas en otros países y regiones, incluyendo España. El éxito y agresividad de esta mala hierba se debe a su alta capacidad reproductiva, alta tasa de crecimiento, y rápida evolución de resistencia a múltiples mecanismos de acción de herbicidas. Además, tiene una capacidad de adaptación que le permite invadir ecosistemas diferentes a las condiciones de su centro de origen, como resultado de su reproducción dioica, alta diversidad genética, y su potencial de hibridación con otras especies del género *Amaranthus*. Debido a su agresividad, cuando hay poblaciones establecidas de *A. palmeri*, se considera crítico desarrollar planes de manejo integrado que se enfoquen en eliminar la producción de semilla de esta mala hierba. En países o regiones donde esta especie está iniciando el proceso de invasión, se recomienda que tanto las autoridades regulatorias como el sector agrícola en general tomen medidas agresivas para prevenir el establecimiento y dispersión de esos focos de introducción e invasión, preferiblemente procurando la erradicación de esta especie.

Palabras clave: Mala hierba, maleza, Amaranthaceae, amaranto, especie invasiva, evolución.

Of *Amaranthus palmeri* and other demons

Abstract

Amaranthus palmeri has become one of the most important weed species in the agriculture of the United States of America. During the last few years, there have been reports indicating that this species is invading agroecosystems in other countries and regions, including Spain. The success and weediness of this weed are due to its high reproductive potential, high growth rate, and fast evolution of resistance to herbicides of multiple mechanisms of action. Furthermore, this species has high adaptability that enables invasion of ecosystems different than its center of origin, resulting from its dioecious reproduction, high genetic diversity, and its potential for hybridizing with other *Amaranthus* species. Due to its weediness, when there are *A. palmeri* established populations, it is critical to develop integrated management plans that focus on eliminating seed production. In countries or regions where this species is starting to invade, it is recommended that not only regulatory authorities, but also the agricultural sector as a whole, implement aggressive actions to prevent the establishment and dispersion, preferably aiming to eradicate this weed from those places where it is first detected.

Keywords: Weeds, Amaranthaceae, amaranth, pigweed, invasive species, evolution.

* Autor para correspondencia: rleon@ncsu.edu

Introducción

Las malas hierbas son uno de los problemas más importantes para la producción sostenible de alimentos a nivel mundial y para la reducción de la pobreza en países en desarrollo (Oerke, 2006). En países desarrollados, el gasto en herbicidas es considerablemente superior al gasto en insecticidas, fungicidas y otros plaguicidas, siendo las malas hierbas el problema fitosanitario al que más recursos económicos dedican los productores para su manejo (US-EPA, 2017). Igualmente, pequeños productores sin acceso a herbicidas, en países en desarrollo, dedican más de la mitad de su vida laboral al manejo de malas hierbas, siendo esta actividad la que más horas de trabajo les consume, muy por encima de la siembra y la cosecha, y que además impacta la rentabilidad de sus operaciones (Fafchamps, 1993; Nyamangara et al., 2014). Entender la importancia y severidad del impacto de las malas hierbas en sistemas agrícolas es el primer paso para comprometerse con los procesos y decisiones que deben tomarse para lidiar con este problema.

Aunque los problemas de malas hierbas han existido desde el inicio de la agricultura, no todas las generaciones tienen la oportunidad (en realidad, "desdicha"), de ver cómo una mala hierba invade un territorio en el que no estaba presente y su agresividad, sin precedentes, cambia el agroecosistema y los procesos productivos. *Amaranthus palmeri* S. Wats. es sin duda uno de esos "demonios" que en un tiempo relativamente corto cambió totalmente las formas, no solo en que se manejan las malas hierbas, sino también la forma en que se producen muchos cultivos. En vista del creciente número de citas de *Amaranthus palmeri* invadiendo agroecosistemas en varios países, incluyendo España (Verloove y Sánchez Gullón, 2008; Recasens et al., 2011), el presente manuscrito busca brindar una visión amplia sobre las características que hacen de esta especie una mala

hierba agresiva y exitosa en muy variados sistemas productivos. Esto se hará comparándola con otras especies del género *Amaranthus*, las cuales han sido consideradas malas hierbas por mucho más tiempo y han cubierto una distribución geográfica mayor, pero que a su vez no han atentado tan directa y seriamente contra la viabilidad de las operaciones productivas. Para quienes desean aprender más acerca de la biología de *A. palmeri*, se recomienda la revisión realizada por Ward et al. (2013), y para quienes quieran soluciones efectivas y duraderas para este problema, desafortunadamente todavía estamos en busca de ellas.

Si bien la intención de este artículo no es causar alarma, es necesario reconocer que su redacción hace énfasis en la agresividad de *A. palmeri* y la necesidad de implementar medidas de erradicación. Ojalá el lector en otros países y regiones recuerde los errores que por acción e inacción se cometieron en Estados Unidos de América (EUA) durante los últimos treinta años, para que así pueda tomar medidas adecuadas y oportunas que eviten la invasión y el establecimiento de estas malas hierbas.

Contexto histórico

La presencia en sistemas agrícolas de malas hierbas de la familia Amaranthaceae ha sido una constante en los últimos cien años de agricultura (Sauer, 1957; Holm et al., 1977). Especies como *Amaranthus retroflexus* L., *Amaranthus powellii* S. Wats., *Amaranthus spinosus* L., *Amaranthus blitoides* S. Wats., y *Amaranthus hybridus* L. han estado presentes en muy diversos sistemas productivos incluyendo cultivos extensivos, frutales, hortalizas, y forrajes (Holm et al., 1977). Además, su distribución geográfica se extiende desde zonas costeras y montañosas en los trópicos hasta latitudes en zonas templadas (Holm et

al., 1977). A lo largo de los años, estas especies han sido consideradas persistentes y difíciles de erradicar una vez establecidas debido a su alta capacidad reproductiva, la cual les permite formar bancos de semilla densos. Además, su tasa de crecimiento es alta y pueden alcanzar la madurez reproductiva en un tiempo relativamente corto. Si bien su capacidad de interferencia con el cultivo está determinada más en función de las altas densidades poblacionales que pueden generar, que de su capacidad de competencia individual, generalmente estas especies necesitan un manejo que asegure un impacto mínimo en el rendimiento, a la vez de que los bancos de semillas no incrementen con el tiempo (Nevé et al., 2011; Norsworthy et al., 2014).

En los años 1980s y 1990s, especialistas en malas hierbas empezaron a notar la aparición de *A. palmeri* en el sur y *Amaranthus tuberculatus* (Moq.) J.D. Sauer (sinónimo *A. rudis*) en el norte de EUA (Webster y Coble, 1997). Aunque hay citas bibliográficas de estas especies en esas zonas desde finales del siglo XIX y principios del XX (Sauer, 1957), estas especies no formaban poblaciones densas ni persistentes en campos agrícolas, por lo que no eran consideradas especies de importancia económica. Para finales de 1990s, *A. palmeri* and *A. tuberculatus* estaban consideradas entre las 10 especies de malas hierbas más importantes de EUA (Webster y Coble, 1997; Ward et al., 2013), siendo mucho más agresivas y difíciles de manejar que *A. retroflexus* y *A. hybridus*. Ya de por sí, un cambio tan rápido en las comunidades de malas hierbas llama mucho la atención, pero debe además tenerse en cuenta que, a diferencia de muchas especies arvenses, *A. palmeri* y *A. tuberculatus* son especies nativas del suroeste y centro norte de EUA, respectivamente (Sauer, 1957; Pratt y Clark, 2001; Ward et al., 2013). En este contexto histórico es necesario preguntarnos: ¿Cómo es posible que especies nativas que llevan miles de años en la zona,

cambien su comportamiento, expandan su hábitat, e invadan sistemas con una gran peligrosidad a causa del control de malas hierbas, en un periodo de menos de 50 años? ¿Qué procesos evolutivos y de manejo agrícola favorecieron esos cambios? ¿Se puede prevenir la expansión de estas malas hierbas a otros agroecosistemas y regiones geográficas?

***Amaranthus*: malas hierbas de todo tipo**

Amaranthaceae es una de las familias botánicas que contiene más especies de malas hierbas, y en la cual el género *Amaranthus* es el grupo predominante causando problemas en sistemas agrícolas. En general, *Amaranthus* se caracteriza por estar compuesto por especies herbáceas anuales, pero que varían en hábito de crecimiento. La mayoría de las especies de importancia económica muestran crecimiento erecto con un tallo central y con ramas laterales que forman un dosel cónico. Esta forma de planta permite que interfieran con el crecimiento tanto de cultivos de granos como de fibras, hortícolas y ornamentales. Sin embargo, existen especies como *Amaranthus blitoides* que exhiben crecimiento totalmente rastrero y que pueden interferir con el crecimiento y producción de cultivos hortícolas (Qasem, 1992; Sellers et al., 2003). También, está *Amaranthus albus*, cuya estructura es arbustiva en forma casi esférica y que es considerablemente de menor altura que otras especies del mismo género (Sellers et al., 2003). *Amaranthus spinosus* es una especie de crecimiento erecto, que se caracteriza por producir espinas en los nudos del tallo y ramas. Estas características hacen que sea exitosa en cultivos forrajeros al evitar ser comida por animales en pastoreo.

Amaranthus palmeri y *A. tuberculatus* exhiben las tasas relativas de crecimiento más altas entre las especies de malas hierbas del género *Amaranthus*, lo que además las hace las

más competitivas (Horak y Loughin, 2000). Sellers *et al.* (2003) compararon el crecimiento de seis especies de malas hierbas del género *Amaranthus* utilizando estudios de jardín común y demostraron claramente que *A. palmeri* fue la especie que alcanzó mayor altura y producción de biomasa. Especies como *A. albus* y *A. spinosus* tuvieron los individuos más pequeños y produjeron la menor cantidad de semilla por planta. Mientras que *A. retroflexus* y *A. hybridus* mostraron un crecimiento intermedio. De forma curiosa, *A. tuberculatus* fue solamente algo más alta que *A. spinosus* pero fue la especie que produjo más semilla por gramo de biomasa.

En lo que respecta a hábitats, especies como *A. retroflexus* y *A. hybridus* son consideradas ruderales, con un amplio rango de condiciones ambientales y de perturbación (e.g., sistemas agrícolas) que les permiten sobrevivir y reproducirse (Holm *et al.*, 1977). En contraste, *A. palmeri* es nativa del desierto de Sonora, por lo que su hábitat natural tiende a ser más estable y está adaptada a crecer en condiciones de poca precipitación, limitada competencia inter-específica y niveles pobres de fertilidad del suelo. Además, tiene la capacidad de ajustar su tasa fotosintética, producción de carbohidratos y proteínas y ajustar osmóticamente sus células en condiciones de sequía (Ehleringer, 1983). Estas adaptaciones a condiciones de poca precipitación indican que, potencialmente, pueden infestar muchas zonas agrícolas en la zona mediterránea. *Amaranthus tuberculatus*, en cambio, es nativa del norte de EUA, donde evolucionó para crecer en humedales con poca o ninguna perturbación humana (Sauer, 1957; Pratt y Clark, 2001).

Además de su diversidad de tipos de crecimiento, es importante destacar que hay especies monoicas y dioicas. Así, la mayoría de las especies de *Amaranthus* son monoicas, por lo que tienen flores masculinas y femeninas en el mismo individuo y son autocompatibles permitiendo su autopolinización.

Mientras que las especies *A. palmeri* y *A. tuberculatus* son dioicas, de forma que tienen plantas masculinas y femeninas obligándolas a reproducirse vía polinización cruzada. Estas diferencias reproductivas hacen que también haya grandes diferencias en diversidad genética y capacidad de adaptación entre las especies monoicas y las dioicas (Pratt y Clark, 2001; Chandi *et al.*, 2013).

***Amaranthus palmeri*: la oveja más negra de la familia**

Entre las especies de malas hierbas de la familia Amaranthaceae, son *A. palmeri* y *A. tuberculatus* las que causan mayor daño a nivel productivo, las más difíciles de controlar, y las que mantienen una perspectiva de manejo futuro sumamente negativa. Aunque ambas especies han mostrado un cambio radical en su hábitat en las últimas tres décadas (Horak, 2000; Horak y Loughin, 2000), es *A. palmeri* la especie que más rápida y efectivamente ha invadido un área geográfica mayor (Wax, 1995; Horak 2000). Por ejemplo, en la actualidad, poblaciones estables de *A. palmeri* se encuentran no sólo en el suroeste de EUA, sino que también en el sureste, el centro norte, las costas este y oeste de este país, y hasta en el centro de Canadá. También ha invadido zonas agrícolas en campos agrícolas en América del Sur (Morichetti *et al.*, 2013; Berger *et al.*, 2016; Küpper *et al.*, 2017). Recientemente, ha habido citas de *A. palmeri* en el sur de Europa, además de Asia y el norte de África (Zhen Yu, 2003; Verloove y Sánchez Gullón, 2008; Recasens *et al.*, 2011; Iamónico y El Mokni, 2017). *Amaranthus tuberculatus* también ha cambiado su hábitat, pero lo ha hecho a una menor velocidad que *A. palmeri*. Aunque su hábitat natural se encontraba en el centro norte de EUA en pantanos y zonas ribereñas (Pratt y Clark, 2001), en la última década, su ámbito de crecimiento se ha exten-

dido hacia el sur y las costas, por lo que ahora se puede encontrar en una gran parte del país causando problemas en áreas agrícolas.

¿Cuáles son las causas que propiciaron estos cambios? Esta pregunta ha recibido múltiples respuestas que, aunque especulativas, dan una idea del proceso que desembocó en la situación actual. En general, se considera que estas especies son sumamente competitivas. Así, *A. palmeri* y *A. tuberculatus* son capaces de reducir significativamente el rendimiento de muchos cultivos. Por ejemplo, estas especies pueden causar hasta un 80 % de pérdidas en el rendimiento del maíz (un cultivo competitivo), si no son controladas entre la emergencia y el estadio V6 del cultivo (Mas-singa y Currie, 2002; Steckel y Sprague, 2004). Pero su competitividad no explica el cambio tan drástico en su comportamiento. Hay tres situaciones que, sin duda, coincidieron con la rápida dispersión de estas dos especies. La primera fue la rápida evolución de resistencia a herbicidas, particularmente a inhibidores de la acetolactato-sintasa (ALS). Por ejemplo, Horak y Peterson (1995) identificaron poblaciones en Kansas (EUA) de *A. palmeri* y de *A. tuberculatus* que generaron resistencia a inhibidores de ALS, en menos de cinco años de uso de estos herbicidas en el caso de la primera y menos de un año en el caso de la segunda especie. Posteriormente, estas especies mostraron resistencia a herbicidas con otros mecanismos de acción (MOA) ampliamente utilizados incluyendo el glifosato, un inhibidor de la enol-piruvil shikimato fosfato sintasa; EPSPS) (Heap, 2020). Segundo, fue el incremento en el área productiva bajo laboreo reducido o cero laboreo (Neve *et al.*, 2011; Ward *et al.*, 2013). Tercero, el incremento en el área sembrada con cultivos resistentes al glifosato, lo que también favoreció la reducción en el uso del laboreo convencional (Ward *et al.*, 2013).

A pesar de que especies que han sido consideradas malas hierbas durante más tiempo

como *A. retroflexus* y *A. hybridus* desarrollaron resistencia a herbicidas mucho antes que *A. palmeri*, esta última especie no sólo desarrolló resistencia a herbicidas en un tiempo más corto, sino que lo hizo a más MOAs que *A. retroflexus* (Hirschberg y McIntosh, 1983; Heap, 2020). Se cree que el hecho de que entre los años 1980s y 1990s la agricultura extensiva en EUA incrementó el uso de prácticas de conservación de suelos, como el laboreo reducido y el no laboreo, favoreció el establecimiento de especies de malas hierbas con semillas pequeñas (Neve *et al.*, 2011). La labranza convencional (que incluye volteo de suelo) que puede enterrar semillas hasta casi 20 cm de profundidad, limita considerablemente la posibilidad de emergencia de plántulas provenientes de semillas pequeñas, porque estas no tienen suficientes reservas energéticas para alcanzar la superficie del suelo. Al instaurarse un sistema de laboreo en el que las semillas no son incorporadas al suelo, las especies con semillas pequeñas como *Amaranthus* spp. tienen un ambiente más favorable para la germinación de la semilla y para el establecimiento adecuado de plántulas (Jha y Norsworthy, 2009). Es muy probable que este cambio aumentara el área geográfica en que el establecimiento de plántulas tanto de *A. palmeri* como de *A. tuberculatus* podría ocurrir sin mayores problemas. Cabe mencionar que las especies de *Amaranthus* tienen la capacidad de generar diferentes mecanismos para el control de la latencia de sus semillas (Leon *et al.*, 2006). En el caso de *A. tuberculatus* las semillas tienen una latencia fisiológica más intensa y complicada y su rango de temperaturas de germinación es menos amplio que las de *A. palmeri* (Guo y Al-Khatib, 2003; Leon *et al.*, 2004), lo que explica en forma parcial la invasión de ambientes más variados por parte de *A. palmeri* que de *A. tuberculatus*. Finalmente, la rápida adopción de cultivos resistentes a glifosato en cultivos extensivos como soja, maíz, y algodón, definitivamente facilitó la dispersión y estableci-

miento de poblaciones de estas dos especies de malas hierbas. Aunque la evolución de resistencia a glifosato benefició el incremento en los bancos de semilla y la dispersión de estas malas hierbas, la homogenización del paisaje agrícola fue probablemente un factor todavía más importante. El hecho de que en un período muy corto de tiempo millones de hectáreas fueran sometidas al mismo manejo de las malas hierbas con el mismo(os) herbicidas y prácticamente al mismo tiempo, generó una presión de selección nunca antes vista. Ante este fenómeno sin precedentes, fueron las especies con mayor diversidad genética (i.e., *A. palmeri* y *A. tuberculatus*) las que más rápidamente pudieron adaptarse a esa nueva realidad productiva (Pratt y Clark, 2001; Chandi *et al.*, 2013). Estos cambios se reflejan claramente en la importancia que *A. palmeri* representa en sistemas productivos. Por ejemplo, al evaluar el nivel de importancia de diferentes especies, especialistas en malas hierbas del sur de EUA indicaron claramente cómo *A. palmeri* ha incrementado su importancia en los últimos 20 años. La figura 1 ilustra cómo en un período de 8 años, del 2005 al 2013, las áreas productoras de maní (cacahuete; *Arachis hypogaea* L.), un cultivo que se rota con cultivos resistentes a glifosato tales como el algodón, maíz, y soja, en Florida, Georgia y Carolina del Norte, experimentaron un rápido incremento en las poblaciones de *A. palmeri* y en la dificultad de su control. Incluso esto hizo que *Senna obtusifolia*, una mala hierba típica del maní, que durante décadas había estado entre las más problemáticas, se convirtiera en un problema menor. Este no fue un caso aislado, las mismas tendencias se observaron para otros cultivos como soja (*Glycine max* (L.) Merr.), algodón (*Gossypium hirsutum* L.), maíz (*Zea mays* L.), tabaco (*Nicotiana tabacum* L.), y batata (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.), entre otros (SWSS, 2020).

La evolución de resistencia a inhibidores de ALS ha sido una constante en muchas espe-

cies de malas hierbas, incluyendo *Amaranthus* spp. (Horak y Peterson, 1995). Frecuentemente, este tipo de resistencia se cita como el resultado de una mutación puntual que causa la sustitución de un aminoácido en el sitio activo de ALS. Sin embargo, *A. palmeri* ha demostrado combinar otros factores. Por ejemplo, poblaciones de *A. palmeri* de Arkansas, EUA, fueron 70 veces más resistentes a imazaquin que poblaciones de *A. hybridus*. Aunque en ambos casos se comprobó que la mayoría de la resistencia en estas especies fue el resultado de una enzima ALS menos sensible al herbicida, las diferencias en resistencia entre dichas especies no pudieron ser explicadas en su totalidad por este mecanismo. Así que se cree que además de tener una enzima resistente, estas poblaciones de *A. palmeri* también presentaron mecanismos de resistencia como absorción y translocación reducidas y/o metabolismo acelerado (Burgos *et al.*, 2001). También, a diferencia de otras especies de malas hierbas en las que la resistencia a atrazina (inhibidor del fotosistema II; PSII) se debe a una mutación en el gen *psbA*, generalmente una sustitución Ser264Gly, *A. palmeri* desarrolló resistencia a este herbicida mediante un proceso de desintoxicación vía transferasa de la glutatión-S (Nakka *et al.*, 2017). Resulta muy interesante que, tanto en *A. palmeri* como en *A. tuberculatus* se generó resistencia a glifosato, por medio de la amplificación en el número de copias del gen *EPSPS*, número que en algunos casos es hasta más de cien veces mayor que en biotipos susceptibles, y este hecho no causó cambios detectables en el crecimiento ("fitness") de los individuos (Gaines *et al.*, 2010; Vila-Aiub *et al.*, 2014). Este mecanismo de resistencia no había sido descrito en otras especies de malas hierbas, probablemente debido a su complejidad molecular. Recientemente se descubrió que en el caso de *A. palmeri*, la amplificación se dio por medio de ADN circular extra-cromosómico que puede mover y replicar el amplicón en diferentes

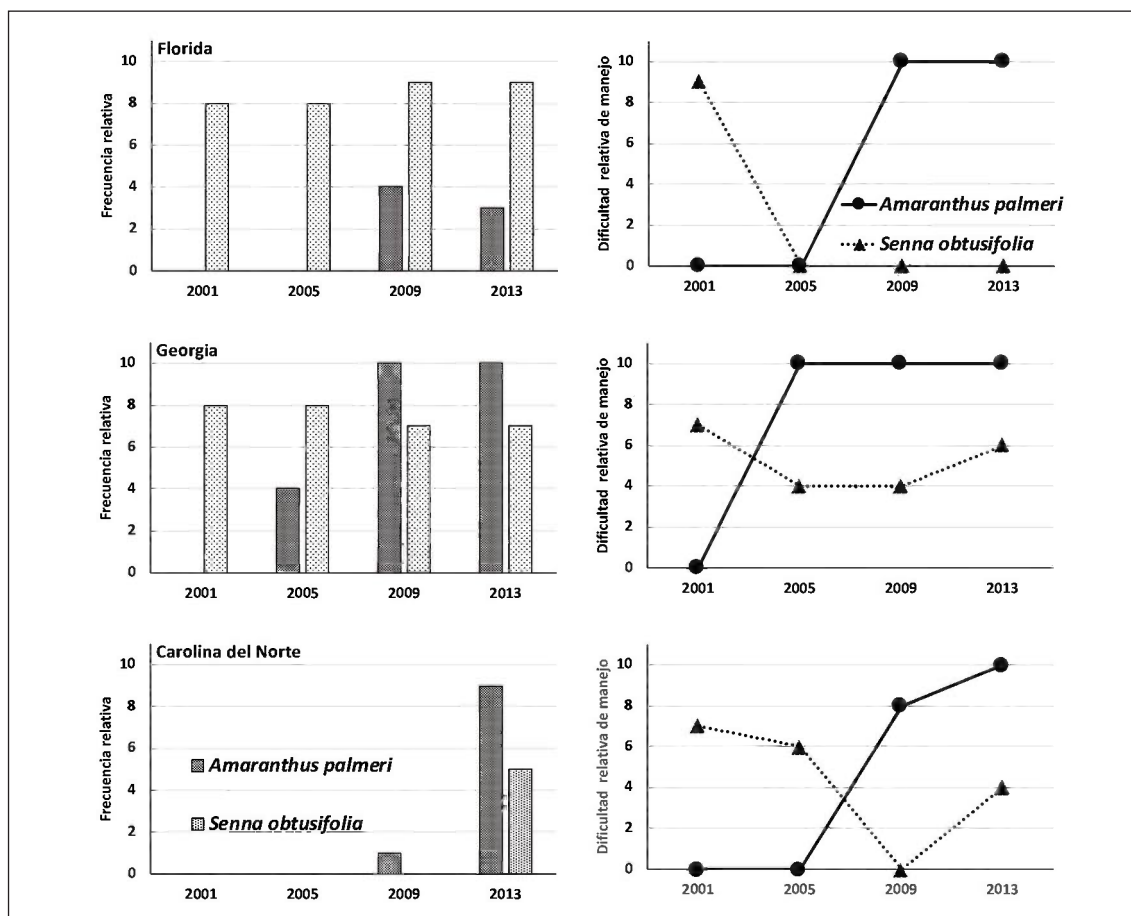


Figura 1. Cambios en la frecuencia relativa y en la dificultad relativa de manejo de *Amaranthus palmeri* y *Senna obtusifolia* en producción de maní en tres estados del sur de Estados Unidos de América durante el periodo 2001-2013. Valores de 0 indican la ausencia de la especie y ninguna dificultad en el manejo, mientras que valores de 10 indican que la especie está siempre presente y que es la más difícil de manejar en el cultivo. Los datos están basados en las encuestas de la Sociedad de Malherbología del Sur de EUA (SWSS, 2020).

Figure 1. Changes in relative frequency and management challenges caused by *Amaranthus palmeri* and *Senna obtusifolia* in peanut production in three states of the United States of America during the period 2001-2013. Zero indicates the absence of the species or no problem controlling it, while ten indicates that the weed species is always present and is the most difficult to manage. The data are based on surveys of the Southern Weed Science Society (SWSS, 2020).

partes del genoma, mecanismo que se había observado en bacterias e insectos en respuesta a alta presión de selección con xenobióticos pero es poco común en plantas (Koo *et al.*, 2018).

Otra característica adaptativa interesante es que plantas femeninas de *A. palmeri* pueden producir semilla apomíctica en forma facultativa y esto ha sido relacionado con incrementos en la frecuencia de individuos resis-

tentes a glifosato mayores a las esperadas por polinización natural (Ribeiro *et al.*, 2014). En la última década, se ha incrementado el número de biotipos de *A. palmeri* y *A. tuberculatus* con resistencia múltiples MOAs. Por ejemplo, en Iowa, EUA biotipos de *A. tuberculatus* tienen resistencia a cinco MOA [inhibidores de ALS, PSII, EPSPS, dioxigenasa de 4-hidroxifenilpiruvato (HPPD), y de la oxidasa del protoporfirinogen (PPO)] (Jones *et al.*, 2019). En 2019, se encontró una población de *A. palmeri* en Kansas, EUA con resistencia no solamente a inhibidores de ALS, PSII, EPSPS, HPPD, sino también a 2,4-D, una auxina sintética (Kumar *et al.*, 2019). Este último caso es sumamente alarmante porque es el primero de resistencia a 2,4-D en esta especie, ocurriendo solamente dos años después de la introducción y amplia adopción de cultivos transgénicos resistentes a auxinas sintéticas (i.e., 2,4-D y dicamba), los cuales son considerados una herramienta clave para el manejo de resistencia a glifosato. Se espera que pronto se describan casos de *A. palmeri* resistentes a dicamba, ya que bajo condiciones controladas se comprobó que la selección recurrente con dosis subletales de este herbicida redujeron la susceptibilidad de esta mala hierba a niveles que le permitieron tener hasta 30 % de supervivencia a la dosis comercial de 560 g ma ha⁻¹ después de tres años (Tehranchian *et al.*, 2017).

Aunque existe información acerca de efectos alelopáticos de los residuos de *A. palmeri* (Menges, 1988), el impacto negativo de esta especie en el rendimiento de los cultivos está altamente asociada a su muy alta tasa de crecimiento y reproducción, las cuales son favorecidas por su sistema de fotosíntesis C4 (Slack, 1969) y por su adaptación para alta absorción y transporte de agua. Estas características le permiten formar poblaciones densas de plantas que limitan el acceso del cultivo a luz y nutrientes y agua (Berger *et al.*, 2015). Las raíces de *A. palmeri* son 5 ve-

ces más largas que las de la soja, y las raíces finas (<0,25 mm), que son las responsables de absorción de nutrientes, representan 68 % en esta mala hierba y solamente 45 % en el cultivo (Wright *et al.*, 1999b). Las plantas de *A. palmeri* pueden producir hasta 5 millones de semillas, sin embargo, la mayoría de los estudios indican que plantas de esta mala hierba compitiendo con cultivos como algodón, soja, y maíz, tienen la capacidad de producir entre 50 mil y 500 mil semillas por planta. Se estima que, en campos con poblaciones problemáticas de esta especie y sin medidas de eliminación de escapes, la producción de nueva semilla cada año puede oscilar entre los 300 millones y 5000 millones de semillas por hectárea (Webster y Grey, 2015).

Norsworthy *et al.* (2014) estudiaron la rapidez de dispersión de *A. palmeri* en un campo de algodón cuando se produce la introducción de semilla en un área pequeña (i.e., 20 mil semillas en un metro cuadrado) simulando que una planta es capaz de sobrevivir y producir semilla por primera vez o cuando se da la introducción de semilla con maquinaria agrícola. Estos investigadores comprobaron que después del primer año la población de esta mala hierba se había expandido 114 m en dirección de la pendiente del campo y al cabo de tres años más del 95 % del campo estaba infestado. Esta rápida dispersión, también producto de la alta capacidad reproductiva de la especie, hizo que se concluyera que se debe usar un umbral de tolerancia cero para manejar esta especie. En el caso que plantas de *A. palmeri* sobrevivan al control tradicional, la eliminación de los sobrevivientes requiere la remoción completa de la planta. Si las plantas son cortadas a más de 3 cm de la superficie del suelo, 35 % de las plantas pueden sobrevivir, regenerar el tejido aéreo, y hasta producir entre 28 mil y 116 mil semillas por planta (Sosnoskie *et al.*, 2014).

Amaranthus palmeri también ha demostrado tener la capacidad de crecer bajo condiciones

de sombra (e.g., dentro del dosel del cultivo) al incrementar su área foliar específica 11 % y contenido total de clorofila 40 %, cuando plantas de esta especie crecieron con aproximadamente la mitad de la luz en comparación a exposición directa al sol (Jha *et al.*, 2008). La aclimatación fisiológica a condiciones de sombra es una característica clave para especies que evolucionan resistencia a herbicidas, ya que estas deberán de competir con el cultivo y la sombra que este genera. Además, se ha visto que *A. palmeri* puede alcanzar tasas de crecimiento mucho mayores que cultivos como la soja a temperaturas superiores a los 30 °C. Para tener una idea de la ventaja de esta característica fisiológica, se comparó la biomasa producida por soja, *Senna obtusifolia* (L.) H.S. Irwin & Barneby (mala hierba de altura similar a *A. palmeri*), y *A. palmeri* haciendo crecer las plantas en dos temperaturas (24 °C y 36 °C), pero sin limitaciones hídricas. A la temperatura más alta, la soja sufrió estrés y redujo la acumulación de biomasa en 10 % a 20 % en comparación con plantas a 24 °C. En contraste, *S. obtusifolia* incrementó su biomasa un 150-200 % y *A. palmeri* de 150 % a 1500 % (Wright *et al.*, 1999a). Recientemente, Bravo *et al.* (2018) describieron que poblaciones de *A. palmeri* evolucionaron y desarrollaron mayor eficiencia en el uso de nutrientes y que esto ocurrió en sistemas productivos con un alto uso de fertilizantes sintéticos nitrogenados. Además, se ha visto que poblaciones de *A. palmeri* han evolucionado para incrementar su porte cuando habitan campos donde se rotan cultivos de mayor altura (Bravo *et al.*, 2017). Este tipo de adaptaciones en respuesta a prácticas culturales de manejo, indican que incluso bajo sistemas donde se da un uso racional de herbicidas, *A. palmeri* puede cambiar su biología para incrementar su reproducción y ser más exitosa en un contexto productivo dado.

***Amaranthus*: promiscuidad, hibridación, y evolución**

Unas de las características que han hecho al género *Amaranthus* más adaptable es su capacidad de hibridación entre especies (Murray, 1940; Rayburn *et al.*, 2005). Esta importante característica adaptativa, aunque durante mucho tiempo no llamó la atención de especialistas en malherbología, fue estudiada y confirmada en más detalle para entender la rápida evolución de resistencia a herbicidas (Tranel y Wright, 2002). Utilizando el alelo de resistencia a inhibidores de ALS, se confirmó que plantas femeninas de *A. tuberculatus* susceptibles a ALS fueron efectivamente fertilizadas por polen de *A. palmeri* resistente a ALS (Franssen *et al.*, 2001). En estudios similares Tranel *et al.* (2002) demostraron que el polen de *A. hybridus* puede fertilizar plantas femeninas de *A. tuberculatus* (referidas como *A. rudis* en el estudio) y producir progenie viable y fértil. Estos estudios fueron realizados bajo condiciones de invernadero y con polinización artificial. Por esta razón, Trucco *et al.* (2005) evaluaron la posibilidad de que la hibridación entre esas especies pudiera ocurrir bajo condiciones de campo. Estos investigadores confirmaron que cuando las plantas de *A. tuberculatus* fueron la fuente de polen y se encontraron a una distancia de 1 m de las de *A. hybridus* que actuaron como receptoras, la tasa de hibridación alcanzó 5,9 %. Estudios posteriores demostraron que el polen de *A. tuberculatus* puede fácilmente fertilizar plantas a 50 m de distancia y en algunos casos hasta 800 m, lo que hace los procesos de hibridación en campo sean no solo posibles, sino probables (Liu *et al.*, 2012). Los estudios descritos se realizaron bajo condiciones controladas, así que permanecía la incógnita de si la hibridación natural es un proceso que pudiese impactar el manejo de especies *Amaranthus* spp. en condiciones naturales. Datos para responder a esta pregunta han comenzado a ser generados. Una

población de *A. spinosus* con resistencia a glifosato fue encontrada en Mississippi, EUA en un campo que había sido sembrado con algodón resistente a glifosato durante varios años consecutivos. Lo interesante de este caso es que la resistencia se debía a la amplificación del gen *EPSPS*, pero esta amplificación parece ser el resultado de hibridación con *A. palmeri* ya que el amplicón *EPSPS* de ambas especies es casi idéntico (Nandula et al., 2014). Estos estudios ilustran cómo los procesos de selección y evolución en una especie pueden afectar la arquitectura genética y el comportamiento de otras especies del género *Amaranthus*. Esto obliga a reconocer que el manejo de una especie y su potencial de adaptación no es independiente del manejo de otras especies *Amaranthus*. Hay que recordar que los caracteres de resistencia a herbicidas no son los únicos que favorecen la agresividad de las malas hierbas en los campos agrícolas. De esta manera, factores como competitividad, tasa de crecimiento, morfología, patrones de emergencia de plántulas, que pueden beneficiar la supervivencia de la especie en campos agrícolas podrían ser transferidos de una especie a otra. Considerando que la evidencia científica sugiere que *A. palmeri* se comporta como dispersor y receptor de genes de otras especies de *Amaranthus*, no sería de sorprender que además de su intrínseca diversidad genética (Pratt y Clark, 2001; Chandi et al., 2013), esta mala hierba podría incorporar rápidamente alelos ventajosos de especies locales de *Amaranthus* para adaptarse a nuevos ambientes o introducir en éstas, caracteres problemáticos como resistencia a herbicidas.

Erradicación o penitencia

Como se ha visto en el caso de la agricultura estadounidense, una vez establecidas las poblaciones de *A. palmeri* a escala de paisaje, las expectativas de revertir tal problema son

muy bajas. Hoy en día la mayoría de productores que deben manejar esta mala hierba, lo hacen utilizando múltiples herbicidas (cuando estos todavía son efectivos) e inclusive deshierbe manual de plantas que escapan al control convencional (Sosnoskie y Culpepper, 2014). Estas prácticas, en sí, son altamente costosas, y quienes las pueden pagar, buscan reducir el banco de semillas (Sosnoskie y Culpepper, 2014). Un problema aún mayor creado por la imposibilidad de controlar *A. palmeri* con herbicidas debido a resistencia múltiple es el abandono de prácticas de conservación de suelo, al incrementarse la labranza con arados de disco e inclusive con arados de vertedera para enterrar las semillas de esta mala hierba a profundidades que reduzcan su emergencia y establecimiento (Price et al., 2011). Otros productores están iniciando la incorporación de cultivos de cobertura para crear una barrera física que permita reducir el número de individuos de *A. palmeri* que logran establecerse e interferir con el cultivo (Wiggins et al., 2015). Todas estas estrategias, cuando se ejecutan en forma concertada y como parte de un plan de manejo integrado, pueden mitigar muchos de los problemas más serios que causa *A. palmeri*. Sin embargo, una de las lecciones aprendidas ha sido que en situaciones en que *A. palmeri* no está presente, la detección temprana y acciones rápidas para la erradicación de poblaciones incipientes en caso de introducción e invasión, es la forma más económica y efectiva de proteger a los sistemas agrícolas de esta problemática mala hierba. Esto se refleja en planes de manejo actuales que están operando con principios de erradicación y mantienen un umbral cero de producción de semilla de *A. palmeri* cada año (Norsworthy et al., 2014). La viabilidad de la semilla de *A. palmeri* es relativamente corta, lo cual es una gran ventaja para el manejo de una mala hierba con altas tasas de reproducción. La reducción del banco de semillas de *A. palmeri* bajo condiciones de campo es

bastante rápida cuando se evita la producción de nuevas semillas. Por ejemplo, después de 12, 24, 36, y 48 meses de la última producción de semilla, la proporción del banco de semillas que se mantuvo viable fue aproximadamente 45 %, 25 %, 10 % y <0,03 %, respectivamente (Sosnoskie *et al.*, 2013; Jha *et al.*, 2014). Para quienes han lidiado con esta especie a nivel de paisaje, por no haber tomado medidas de erradicación o de contención cuando fue posible, el precio que han tenido que pagar se asemeja más a la penitencia de Sísifo impuesta por Zeus, que lo obligaba eternamente a empujar una inmensa roca, una y otra vez hasta la cúspide de una montaña, y que al estar a punto de lograrlo, la roca rodaba nuevamente hasta abajo. Con *A. palmeri* y en cierta medida con *A. tuberculatus*, cada vez que se cree que se ha desarrollado una forma de control efectiva, la especie se adapta y se tiene que empezar de nuevo desde el principio.

Conclusiones

Los casos de detección de *A. palmeri* en España y otros países europeos, son una llamada muy seria de atención para que tanto las autoridades regulatorias como el sector agrícola en general tomen medidas drásticas para prevenir el establecimiento y dispersión de esos focos de introducción e invasión. El amplio rango de condiciones ambientales a las que *A. palmeri* se ha adaptado en Norteamérica sugiere que es muy probable que esta especie pueda encontrar hábitats adecuados o inclusive adaptarse rápidamente a climas mediterráneos y del centro y norte de Europa. Esta capacidad adaptativa es el resultado de una alta diversidad genética y de su habilidad de hibridación con otras especies del género *Amaranthus*. En términos prácticos y como objetivo general, la erradicación de esta especie de campos agrícolas en donde se encuentra es considerada la forma más

efectiva a largo plazo de mantener un sistema productivo estable y compatible con estrategias de manejo integrado que optimicen el uso de recursos y el control de múltiples especies de malas hierbas.

Referencias bibliográficas

- Berger ST, Ferrell JA, Rowland DL, Webster TM (2015). Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) competition for water in cotton. *Weed Science* 63: 928-935. <https://doi.org/10.1614/WS-D-15-00062.1>
- Berger S, Madeira PT, Ferrell J, Gettys L, Morichetti S, Cantero JJ, Núñez C (2016). Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) identification and documentation of ALS-resistance in Argentina. *Weed Science* 64: 312-320. <https://doi.org/10.1614/WS-D-15-00125.1>
- Bravo W, Leon RG, Ferrell JA, Mulvaney MJ, Wood CW (2017). Differentiation of life-history traits among Palmer amaranth populations (*Amaranthus palmeri*) and its relation to cropping systems and glyphosate sensitivity. *Weed Science* 65: 339-349. <https://doi.org/10.1017/wsc.2017.14>
- Bravo W, Leon RG, Ferrell JA, Mulvaney MJ, Wood CW (2018). Evolutionary adaptations Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) to nitrogen fertilization and crop rotation history affect morphology and nutrient-use efficiency. *Weed Science* 66: 180-189. <https://doi.org/10.1017/wsc.2017.73>
- Burgos NR, Kuk YI, Talbert RE (2001). *Amaranthus palmeri* resistance and differential tolerance of *Amaranthus palmeri* and *Amaranthus hybridus* to ALS-inhibitor herbicides. *Pest Management Science* 57: 449-457. <https://doi.org/10.1002/ps.308>
- Chandi A, Milla-Lewis SR, Jordan DL, York AC, Burton JD, Zuleta MC, Whitaker JR, Culpepper AS (2013). Use of AFLP markers to assess genetic diversity in Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) populations from North Carolina and Georgia. *Weed Science* 61: 136-145. <https://doi.org/10.1614/WS-D-12-00053.1>

- Ehleringer J (1983). Ecophysiology of *Amaranthus palmeri*, a Sonoran desert summer annual. *Oecologia* 57: 107-112. <https://doi.org/10.1007/BF00379568>
- Fafchamps M (1993). Sequential labor decision under uncertainty: An estimable household model of West-African farmers. *Econometrica* 61: 1173-1197. <https://doi.org/10.2307/2951497>
- Franssen AS, Skinner DZ, Al-Khatib K, Horak MJ, Kulakow PA (2001). Interspecific hybridization and gene flow of ALS resistance in *Amaranthus* species. *Weed Science* 49: 598-606. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2001\)049\[0598:IHAGFO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2001)049[0598:IHAGFO]2.0.CO;2)
- Gaines TA, Zhang W, Wang D, Bukun B, Chisholm ST, Shaner DL, Nissen SJ, Patzoldt WL, Tranel PJ, Culpepper AS, Grey TL, Webster TM, Vencill WK, Sammons RD, Jiang J, Preston C, Leach JE, Westra P (2010). Gene amplification confers glyphosate resistance in *Amaranthus palmeri*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 1029-1034. <https://doi.org/10.1073/pnas.0906649107>
- Guo P, Al-Khatib K (2003). Temperature effects on germination and growth of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*), Palmer amaranth (*A. palmeri*), and common waterhemp (*A. rudis*). *Weed Science* 51: 869-875. <https://doi.org/10.1614/P2002-127>
- Heap I (2020). The international herbicide-resistant weed database. Online. Disponible en www.weedscience.org (Consultado: 12 de Abril, 2020).
- Hirschberg J, McIntosh L (1983). Molecular basis of herbicide resistance in *Amaranthus hybridus*. *Science* 222: 1346-1349. <https://doi.org/10.1126/science.222.4630.1346>
- Holm LG, Plucknett DL, Pancho JV, Herberger JP (1977). The world's worst weeds. Distribution and biology. University Press of Hawaii, Honolulu, Hawaii, EUA. 609 pp.
- Horak MJ, Peterson DE (1995). Biotypes of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) and common waterhemp (*Amaranthus rudis*) are resistant to imazethapyr and thifensulfuron. *Weed Technology* 9: 192-195. <https://doi.org/10.1017/S0890037X00023174>
- Horak MJ (2000). Biology and management of Palmer amaranth: The new weed on the block. *Proceedings of the Illinois Crop Protection Technology Conference*. University of Illinois, Urbana, IL, EUA. 21 pp.
- Horak MJ, Loughin TM (2000). Growth analysis of four *Amaranthus* species. *Weed Science* 48: 347-355. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2000\)048\[0347:GAOFAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2000)048[0347:GAOFAS]2.0.CO;2)
- Iamónico D, El Mokni R (2017). *Amaranthus palmeri*, a second record for Africa and notes on *A. sonoriensis* nom. nov. *Bathalia* 47: a2100. <https://doi.org/10.4102/abc.v47i1.2100>
- Jha P, Norsworthy JK, Riley MB, Bielenberg DG, Bridges W Jr (2008). Acclimation of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) to shading. *Weed Science* 56: 729-734. <https://doi.org/10.1614/WS-07-203.1>
- Jha P, Norsworthy JK (2009). Soybean canopy and tillage effects on emergence of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) from a natural seed bank. *Weed Science* 57: 644-651. <https://doi.org/10.1614/WS-09-074.1>
- Jha P, Norsworthy JK, Garcia J (2014). Depletion of an artificial seed bank of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) over four years of burial. *American Journal of Plant Sciences* 5: 1599-1606. <https://doi.org/10.4236/ajps.2014.511173>
- Jones EAL, Owen MDK, Leon RG (2019). Influence of multiple herbicide resistance on growth in *Amaranthus tuberculatus*. *Weed Research* 59: 235-244. <https://doi.org/10.1111/wre.12361>
- Koo DH, Molin WT, Sasaki CA, Jiang J, Putta K, Jugulam M, Friebe B, Gill BS (2018). Extrachromosomal circular DNA-based amplification and transmission of herbicide resistance in crop weed *Amaranthus palmeri*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115: 332-337. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719354115>
- Kumar V, Liu R, Boyer G, Stahlman PW (2019). Confirmation of 2,4-D resistance and identification of multiple resistance in a Kansas Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) population. *Pest Management Science* 75: 2925-2933. <https://doi.org/10.1002/ps.5400>

- Küpper A, Borgato EA, Patterson EL, Netto AG, Nicolai M, de Carvalho SJP, Nissen SJ, Gaines DA, Christoffoleti PJ (2017). Multiple resistance to glyphosate and acetolactate synthase inhibitors in Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) identified in Brazil. *Weed Science* 65: 317-326. <https://doi.org/10.1017/wsc.2017.1>
- Leon RG, Knapp AD, Owen MDK (2004). Effect of temperature on the germination of common waterhemp (*Amaranthus tuberculatus*), giant foxtail (*Setaria faberii*), and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*). *Weed Science* 52: 67-73. <https://doi.org/10.1614/P2002-172>
- Leon RG, Bassham DC, Owen MDK (2006). Germination and proteome analyses reveal intra-specific genetic variation in seed dormancy regulation of common waterhemp (*Amaranthus tuberculatus*). *Weed Science* 54: 305-315. <https://doi.org/10.1614/WS-05-115R1.1>
- Liu J, Davis AS, Tranel PJ (2012) Pollen biology and dispersal dynamics in waterhemp (*Amaranthus tuberculatus*). *Weed Science* 60: 416-422. <https://doi.org/10.1614/WS-D-11-00201.1>
- Massinga RA, Currie RS (2002). Impact of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) on corn (*Zea mays*) grain yield and quality of forage. *Weed Technology* 16: 532-536. [https://doi.org/10.1614/0890-037X\(2002\)016\[0532:IO-PAAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0890-037X(2002)016[0532:IO-PAAP]2.0.CO;2)
- Menges RM (1988). Allelopathic effects of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) on seedling growth. *Weed Science* 36: 325-328. <https://doi.org/10.1017/S0043174500074956>
- Morichetti S, Cantero JJ, Núñez C, Barboza GE, Espinar LA, Amuchastegui A, Ferrell J (2013). Sobre la presencia de *Amaranthus palmeri* (Amaranthaceae) en Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 48: 347-354. <http://dx.doi.org/10.31055/1851.2372.v48.n2.6269>
- Murray MJ (1940). The genetics of sex determination in Amaranthaceae. *Genetics* 25: 409-431.
- Nakka S, Godar AS, Thompson CR, Peterson DE, Jugulam M (2017). Rapid detoxification via glutathione S-transferase (GST) conjugation confers a high level of atrazine resistance in Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*). *Pest Management Science* 73: 2236-2243. <https://doi.org/10.1002/ps.4615>
- Nandula VK, Wright AA, Bond JA, Ray JD, Eubank TW, Molin WT (2014). EPSPS amplification in glyphosate-resistant spiny amaranth (*Amaranthus spinosus*): a case of gene transfer via interspecific hybridization from glyphosate-resistant Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*). *Pest Management Science* 70: 1902-1909. <https://doi.org/10.1002/ps.3754>
- Neve P, Norsworthy JK, Smith KL, Zelaya IA (2011). Modelling evolution and management of glyphosate resistance in *Amaranthus palmeri*. *Weed Research* 51: 99-112. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2010.00838.x>
- Norsworthy JK, Griffith G, Griffin T, Bagavathianan M, Gbur EE (2014). In-field movement of glyphosate-resistant Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) and its impact on cotton lint yield: Evidence supporting a zero-threshold strategy. *Weed Science* 62: 237-249. <https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00145.1>
- Nyamangara J, Mashingaidze N, Masvaya EN, Nyengerai K, Kunzekweguta M, Trivavi R, Mazvimavi K (2014). Weed growth and labor demand under hand-hoe based reduced tillage in smallholder farmers' fields in Zimbabwe. *Agriculture, Ecosystems, and Environment* 187: 146-154. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.005>
- Oerke EC (2006). Crop losses to pests. *Journal of Agricultural Science* 144: 31-43. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- Pratt DB, Clark LG (2001). *Amaranthus rudis* and *A. tuberculatus*, one species or two? *Journal of the Torrey Botanical Society* 128: 282-296. <https://doi.org/10.2307/3088718>
- Price AJ, Balkcom KS, Culpepper SA, Kelton JA, Nichols RL, Schomberg H (2011). Glyphosate-resistant Palmer amaranth: a threat to conservation tillage. *Journal of Soil and Water Conservation* 66: 265-275. <https://doi.org/10.2489/jswc.66.4.265>
- Qasem JR (1992). Pigweed (*Amaranthus* spp.) interference in transplanted tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Journal of Horticultural Science* 67: 421-427. <https://doi.org/10.1080/00221589.1992.11516267>
- Rayburn AL, McCloskey R, Tatum TC, Bollero GA, Jeschke MR, Tranel PJ (2005). Genome size analy-

- sis of weedy *Amaranthus* species. *Crop Science* 45: 2557-2562. <https://doi.org/10.2135/cropsci.2005.0163>.
- Recasens J, Conesa JA, Royo-Esnal A, Torra J (2011). *Amaranthus palmeri* en España. ¿Una amenaza inminente? XIII Congreso de la Sociedad Española de Malherbología, 22-24 de noviembre, La Laguna, Tenerife, España, pp. 63-66.
- Ribeiro DN, Pan Z, Duke SO, Nandula VK, Baldwin BS, Shaw DR, Dayan FE (2014). Involvement of facultative apomixis in inheritance of *EPSPS* gene amplification in glyphosate-resistant *Amaranthus palmeri*. *Planta* 239: 199-212. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1972-3>.
- Sauer J (1957). Recent migration and evolution of the dioecious amaranths. *Evolution* 11: 11-31. <https://doi.org/10.2307/2405808>
- Sellers BA, Smeda RJ, Johnson WG, Kendig JA, Ellersieck MR (2003). Comparative growth of six *Amaranthus* species in Missouri. *Weed Science* 51: 329-333. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2003\)051\[0329:CGOSAS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2003)051[0329:CGOSAS]2.0.CO;2)
- Slack CR (1969). Localization of certain photosynthetic enzymes in mesophyll and parenchyma sheath chloroplasts of maize and *Amaranthus palmeri*. *Phytochemistry* 8: 1387-1391. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)85902-6](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)85902-6)
- Sosnoskie LM, Webster TM, Culpepper AS (2013). Glyphosate resistance does not affect Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) seedbank longevity. *Weed Science* 61: 283-288. <https://doi.org/10.1614/WS-D-12-00111.1>
- Sosnoskie LM, Culpepper AS (2014). Glyphosate-resistant Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) increases herbicide use, tillage, and hand-weeding in Georgia cotton. *Weed Science* 62: 393-402. <https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00077.1>
- Sosnoskie LM, Webster TM, Grey TL, Culpepper AS (2014). Severed stems of *Amaranthus palmeri* are capable of regrowth and seed production in *Gossypium hirsutum*. *Annals of Applied Biology* 165: 147-154. <https://doi.org/10.1111/aab.12129>
- Steckel LE, Sprague CL (2004). Common waterhemp (*Amaranthus rudis*) interference in corn. *Weed Science* 52: 359-364. <https://doi.org/10.1614/WS-03-066R1>
- Tehranchian P, Norsworthy JK, Powles S, Bararpour MT, Bagavathiannan MV, Barber T, Scott RC (2017). Recurrent sublethal-dose selection for reduced susceptibility of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) to dicamba. *Weed Science* 65: 206-212. <https://doi.org/10.1017/wsc.2016.27>
- Tranel PJ, Wassom JJ, Jeschke MR, Rayburn AL (2002). Transmission of herbicide resistance from a monoecious to a dioecious weedy *Amaranthus* species. *Theoretical and Applied Genetics* 105: 674-679. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-0931-3>
- Tranel PJ, Wright TR (2002). Resistance of weeds to ALS-inhibiting herbicides: what have we learned? *Weed Science* 50: 700-712. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0700:RROWTA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0700:RROWTA]2.0.CO;2)
- Trucco F, Jeschke MR, Rayburn AL, Tranel PJ (2005). *Amaranthus hybridus* can be pollinated frequently by *A. tuberculatus* under field conditions. *Heredity* 94: 64-70. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800563>
- (US-EPA) (2017). Pesticide industry sales and usage: 2008-2012 market estimates. United States Environmental Protection Agency. Washington, DC, EUA. 32 pp.
- Verloove F, Sánchez Gullón E (2008). New records of interesting xenophytes in the Iberian Peninsula. *Acta Botanica Malacitana* 33: 147-167.
- Vila-Aiub MM, Goh SS, Gaines TA, Han H, Busi R, Yu Q, Powles SB (2014). No fitness cost of glyphosate resistance endowed by massive *EPSPS* gene amplification in *Amaranthus palmeri*. *Planta* 239: 793-801. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-2022-x>
- Ward SM, Webster TM, Steckel LE (2013). Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*): A review. *Weed Technology* 27: 12-27. <https://doi.org/10.1614/WT-D-12-00113.1>
- Wax LM (1995). Pigweeds of the Midwest: distribution, importance and management. *Proceedings of the Integrated Crop Management Conference*, 29 y 30 de noviembre, Iowa State University, Ames, Iowa, EUA, pp. 239-242. <https://doi.org/10.31274/icm-180809-512>

- [SWSS] Southern Weed Science Society (2020) Weed survey – Broadleaf Crop Section. Disponible en <http://www.swss.ws/publications/weed-surveys/> (Consultado: 12 abril 2020).
- Webster TM, Coble HD (1997). Changes in the weed species composition of the Southern United States: 1974 to 1995. *Weed Technology* 11: 308-317. <https://doi.org/10.1017/S0890037X00043001>
- Webster TM, Grey TL (2015). Glyphosate-resistant Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) morphology, growth, and seed production in Georgia. *Weed Science* 63: 264-272. <https://doi.org/10.1614/WS-D-14-00051.1>
- Wiggins MS, McClure A, Hayes RM, Steckel LE (2015). Integrating cover crops and POST herbicides for glyphosate-resistant Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) control in corn. *Weed Technology* 29: 412-418. <https://doi.org/10.1614/WT-D-14-00145.1>
- Wright SR, Coble HD, Raper CD Jr, Rufty TW Jr (1999a) Comparative responses of soybean (*Glycine max*), sicklepod (*Senna obtusifolia*), and Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) to root zone and aerial temperatures. *Weed Science* 47: 167-174. <https://doi.org/10.1017/S004317450009158X>
- Wright SR, Jennette MW, Coble HD, Rufty TW Jr. (1999b). Root morphology of young *Glycine max*, *Senna obtusifolia*, and *Amaranthus palmeri*. *Weed Science* 47: 706-711. <https://doi.org/10.1017/S0043174500091372>
- Zhen Yu LI (2003). *Amaranthus palmeri* S. Watson, a newly naturalized species in China. *Chinese Bulletin of Botany* 6.

(Aceptado para publicación el 22 de mayo de 2020)