



Amaranto: distribución y diversidad morfológica del recurso genético en partes de la región Maya (sureste de México, Guatemala y Honduras)

Amaranth: distribution and morphological diversity of the genetic resource in parts of the Mayan region (southeast of Mexico, Guatemala and Honduras)

Erick A. Aguilera-Cauich¹ , Karen Z. Solís-Fernández¹ , Ariadna Ibarra-Morales¹ , Rolando Cifuentes-Velásquez² , Ivonne Sánchez-del Pino^{1,3} 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: El amaranto es de interés mundial por su valor nutricional como verdura y grano. Las especies cultivadas de mayor importancia comercial por su producción de grano son *Amaranthus caudatus*, *A. cruentus* y *A. hypochondriacus*. Dos hipótesis aceptadas sobre el origen de *A. cruentus* consideran a *A. hybridus* como su ancestro. Los objetivos del presente estudio son 1) reportar la distribución actualizada y frecuencia de *A. cruentus* y *A. hybridus* en el sureste de México, Guatemala y Honduras y 2) evaluar su diversidad morfológica mediante caracteres florales y del fruto de ambas especies en México y Guatemala.

Métodos: La información proveniente de 147 ejemplares de herbario fue empleada para actualizar la distribución y frecuencia de *A. cruentus* y *A. hybridus* en la zona de estudio, posible área de domesticación. La diversidad a nivel morfológico se determinó del análisis de 22 caracteres relacionados a estructuras de flores pistiladas y del fruto, usando un análisis multivariado de componentes principales y evaluando para ello 15 ejemplares de *A. cruentus* y 31 de *A. hybridus* procedentes de Guatemala y el sureste de México.

Resultados clave: La mayor distribución de *A. cruentus* se presentó en Guatemala y, en el caso de *A. hybridus* en México. La variación acumulada en los tres primeros componentes principales fue de 58% para ambas especies. La variación morfológica para las dos especies se asoció principalmente con caracteres relacionados a los sépalos internos y externos. El gráfico del análisis de componentes principales permite observar una amplia variación morfológica en *A. cruentus* y *A. hybridus*, independiente de su distribución geográfica en ambos casos.

Conclusiones: La distribución geográfica de *A. cruentus* en México es más amplia con respecto a reportes previos. Se describe la diversidad morfológica de estructuras de flores pistiladas y frutos en *A. cruentus* y *A. hybridus*.

Palabras clave: *Amaranthus cruentus*, *Amaranthus hybridus*, centro de origen, diversidad morfológica.

Abstract:

Background and Aims: Amaranth is of worldwide interest for its nutritional value as a vegetable and grain. The principal cultivated species used as grain are *Amaranthus caudatus*, *A. cruentus* and *A. hypochondriacus*. Two accepted hypotheses about the origin of *A. cruentus* consider *A. hybridus* as its ancestor. The objectives of this study are 1) to report the updated distribution and frequency of *A. cruentus* and *A. hybridus* in southeastern Mexico, Guatemala, and Honduras and 2) to assess their morphological diversity, using floral and fruit characters of both species in Mexico and Guatemala.

Methods: The information gathered from 147 herbarium examples was used to update the distribution and determine the frequency of *A. cruentus* and *A. hybridus* in the study area, possible area of domestication. Morphological diversity was determined using 22 morphological characters related to pistillate flowers and fruits by conducting a multivariate analysis of main components in a sampling of 15 specimens of *A. cruentus* and 31 of *A. hybridus* from Guatemala and southeastern Mexico.

Key results: The main distribution of *A. cruentus* was shown in Guatemala, and of *A. hybridus* in Mexico. The accumulated variation in the first three principal components was 58% for both species. The morphological variation for both species was mainly associated with characters related to the internal and external sepals. The principal components analysis graph showed wide morphological variation in *A. cruentus* and *A. hybridus* regardless of their geographical distribution in both cases.

Conclusions: The geographical distribution of *A. cruentus* in Mexico is wider than previously reported. Diversity was described using morphological characters of pistillate flowers and fruits for *A. cruentus* and *A. hybridus*.

Key words: *Amaranthus cruentus*, *Amaranthus hybridus*, center of origin, morphological diversity.

¹Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., Calle 43 No. 130 x 32 y 34, Col. Chuburná de Hidalgo, 97205 Yucatán, México.

²Universidad del Valle de Guatemala, Centro de Estudios Agrícolas y Alimentarios, 18 Av. 11-95 zona 15 Vista Hermosa III, 01015 Guatemala, Guatemala.

³Autor para la correspondencia: isanchez@cicy.mx

Recibido: 1 de junio de 2020.

Revisado: 25 de junio de 2020.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 31 de agosto de 2020.

Publicado Primero en línea: 22 de septiembre de 2020.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 128 (2021).

Citar como: Aguilera-Cauich, E. A., K. Z. Solís-Fernández, A. Ibarra-Morales, R. Cifuentes-Velásquez e I. Sánchez-del Pino. 2020(2021). Amaranto: distribución y diversidad morfológica del recurso genético en partes de la región Maya (sureste de México, Guatemala y Honduras). Acta Botanica Mexicana 128: e1738. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1738>



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 International).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

El amaranto pertenece a la familia Amaranthaceae, subfamilia Amaranthoideae, género *Amaranthus* L. (Carmona y Orsini-Velázquez, 2010). Este género es predominantemente tropical, se distribuye en todos los climas desde el nivel del mar hasta 3600 m (Mazón et al., 2003). Borsch et al. (2015) reportan que la familia Amaranthaceae se conforma por 82 géneros y 840 especies. Costea et al. (2001) indican que aproximadamente 40 especies de *Amaranthus* son nativas de América.

El género *Amaranthus* se caracteriza por incluir plantas herbáceas anuales o arbustivas con flores de diversos colores, de verde a morado o púrpura con distintas coloraciones intermedias; unisexuales, con flores masculinas y femeninas en la misma planta (monoicas) o en plantas diferentes (dioicas) (Mosyakin y Robertson, 1996). Además de su importancia botánica y taxonómica, el género ha acaparado gran interés a nivel mundial, debido al valor nutricional que presentan algunas de sus especies, mismas que son fuente importante de alimento como verdura y grano (Wesche-Ebeling et al., 1995). Dentro del género se encuentran plantas silvestres, semidomesticadas y domesticadas productoras de grano, que han contribuido en los procesos de diversificación debido al flujo genético entre ellas (Boege, 2009).

Para la identificación de especies dentro del género *Amaranthus* se han establecido caracteres reproductivos y vegetativos (Sauer, 1967; Walton, 1968). Entre los rasgos reproductivos de valor taxonómico se encuentran la inflorescencia, flores estaminadas, flores pistiladas e incluso el fruto. En términos generales, la identificación de sus especies se basa en características de las flores pistiladas debido a que presentan la mayoría de los caracteres diagnósticos (Sauer, 1955). Tucker y Sauer (1958) propusieron como caracteres los relacionados con tépalos (tamaño, forma del ápice y dirección), brácteas (tamaño y longitud de la vena media), frutos (base de las ramas del estilo y dirección de los estigmas) e inflorescencias (grosor, hábito, tamaño y densidad en flores). Iamónico (2012) señala qué caracteres morfológicos y cualitativos, entre ellos la estructura de la sínflorescencia, la longitud de la sínflorescencia terminal, y la relación entre bráctea-tépalo, permiten reconocer las distintas subunidades reconocibles como taxa. Respecto

a la descripción morfológica de estructuras de importancia taxonómica para la identificación de *A. hybridus* L. y *A. cruentus* L. en el sureste de México (desde el estado de Chiapas, Tabasco, la Península de Yucatán), Belice, y Guatemala (zona centro y norte), Solís-Fernández et al. (2020) señalan para *A. hybridus* un largo de bráctea de 2.42-4.75 mm, largo del sépalo externo de 1.65-3.52 mm, y largo del sépalo interno de 1.19-2.58 mm; y en *A. cruentus* brácteas con largo de 1.69-3.39 mm, sépalos externos de 1.89-2.86 mm de largo, y sépalos internos de 1.16-1.91 mm de largo.

Respecto al origen de especies con valor alimenticio en el continente americano, evidencia antropológica señala que Mesoamérica fue una de las principales regiones de domesticación y comienzo de la agricultura (Kantún-Balam et al., 2013). Una de las primeras civilizaciones que se desarrollaron en esta área fue la Maya, la cual abarcó una gran extensión territorial que comprendió los países de Guatemala, Belice, El Salvador, la porción occidental de Honduras y, en México, los estados de Campeche, Chiapas, Tabasco, Quintana Roo y Yucatán (Ruz-Lhuillier, 1981; Drew, 2002). Esta civilización se caracterizó por el manejo de los recursos naturales, desarrollando diversos sistemas de producción agroforestal, ejemplo de ellos la milpa y el huerto familiar (Méndez-Ramón, 2007). Resultado de lo anterior, se desarrolló una rica y compleja agricultura con varias especies importantes para su alimentación, basada principalmente en maíz (*Zea mays* L.), frijol (*Phaseolus* sp.), calabaza (*Cucurbita* sp.), amaranto (*Amaranthus* sp.) y otras especies complementarias como cacao (*Theobroma cacao* L.), vainilla (*Vanilla* sp.) y chiles (*Capsicum* sp.), además de árboles frutales, hierbas y hongos (FAO, 2009).

Con respecto a la domesticación del amaranto, se cuenta con evidencia arqueológica que señala a México como uno de sus centros de origen y domesticación (Sauer, 1950). Por otro lado, Peralta (2009) sugiere que este proceso se pudo llevar a cabo en tres sitios: América del Norte (México), América Central (Guatemala) y América del Sur (Ecuador, Perú y Bolivia). En América tres especies son cultivadas como especie de grano, *Amaranthus caudatus* L. en los Andes de Perú, *A. hypochondriacus* L. en la región central de México (Peralta, 2009), y *A. cruentus* en el sur de México y Guatemala (Sauer, 1967), en la región Maya. Incluso en la zona centro de México su grano es usado como

materia prima para la industria de dulces tradicionales como “la alegría” (Ayala et al., 2014). A pesar de ello, los reportes de la distribución de *A. cruentus* en el sureste de México son escasos, tan solo se ha reportado su presencia en el estado de Chiapas (Espitia-Rangel et. al, 2010b).

Sobre el origen de las especies cultivadas de amaranto, Sauer (1967) propuso dos hipótesis: la primera presenta a *Amaranthus hybridus* como ancestro común de todas ellas, mientras en la segunda, considera que cada especie procede de una especie silvestre donde *A. caudatus* deriva de *A. quitensis* Kunth, *A. cruentus* de *A. hybridus* y *A. hypochondriacus* de *A. powellii* S. Watson. Estudios a nivel molecular del ADN de *A. hybridus* y especies de amaranto productoras de grano usando marcadores RAPD e isoenzimas (Chan y Sun, 1997), microsatélites (Kietlinski et al., 2014), y SNP o Polimorfismo de Nucleotidos Unicos (Clouse et al., 2016) respaldan las afirmaciones anteriores, al señalar a *A. hybridus* como el ancestro común de las especies de grano de amaranto. Las especies cultivadas empleadas para la producción de grano son fácilmente reconocidas por presentar brácteas cortas y frágiles, inflorescencias de gran tamaño y semillas blancas, resultado de la selección artificial; a diferencia de las silvestres que presentan brácteas espinosas, tallas bajas de plantas e inflorescencias, reducida producción de semillas y semillas oscuras (Sauer, 1967); aunque el color oscuro puede observarse también en organismos semidomesticados o en proceso de domesticación (Stetter et al., 2019).

Sobre la diferenciación entre las especies cultivadas de grano, la morfología de la bractéola es uno de los pocos caracteres que ayudan en su identificación, especialmente entre *A. caudatus* y *A. cruentus*, e incluso entre sus parientes silvestres como *A. hybridus*, *A. quitensis* y *A. powellii*. De esta forma las brácteas en los amarantos de grano son menos espinosas y más cortas y delgadas que las de sus parientes silvestres (Sauer, 1950; Espitia-Rangel et al., 2010c).

Partiendo de la evidencia del origen de *A. cruentus*, su cercanía con culturas originarias de América, su importancia con estas culturas y las hipótesis que señalan a *A. hybridus* como su ancestro durante el proceso de domesticación y su pariente silvestre más cercano, el presente trabajo tiene como objetivo presentar evidencia sobre la distribución actualizada y la frecuencia de *A. cruentus* y *A.*

hybridus, así como evaluar la diversidad morfológica de ambas especies tomando como base caracteres de flores pistiladas y del fruto.

Materiales y Métodos

Especímenes evaluados y reporte de distribución
Se utilizaron para el estudio un total de 147 ejemplares procedentes de los herbarios CAS, CICY, ENCB, F, MEXU, MO y NHM (acrónimos con base en Thiers, 2020+ continuamente actualizado), señalados con colectas en Guatemala, Honduras y México, para las especies *Amaranthus cruentus* y *A. hybridus*. Estos ejemplares fueron reportados como individuos de las especies *A. cruentus* y *A. hybridus*, identificados usando métodos de botánica tradicional, análisis de varianza permutacional multivariada PERMANOVA (por sus siglas en inglés, permutational multivariate variance analysis) y la prueba de porcentaje de similaridad SIMPER (por sus siglas en inglés; similarity percentage) mediante el uso de la paquetería estadística PRIMER v. 7 y PERMANOVA por Solís-Fernández et al. (2020).

Se actualizó la información de distribución y frecuencia de *A. cruentus* y *A. hybridus* en Guatemala, Honduras y el sureste de México; el reporte de su distribución extendida se realizó con la información recabada de las etiquetas de los ejemplares de herbario.

Estudio morfológico

El estudio de diversidad morfológica realizado en *A. cruentus* y *A. hybridus* se basó en la terminología y los 22 caracteres morfológicos (Cuadros 1, 2), reportados por Solís-Fernández et al. (2020), usando para ello imágenes digitales obtenidas a través de un microscopio estereoscópico Nikon (modelo SMZ745T, Tokio, Japón), cámara digital INFINITY1 (modelo 3C, Ontario, Canadá) y el programa INFINITY ANALYZE v. 5.0.3 software (Lumenera Corp., 2010).

Análisis de datos

La diversidad morfológica se determinó mediante la morfometría de las estructuras florales pistiladas y el fruto, realizando análisis de estadística descriptiva y la determinación del coeficiente de variación. Se aplicó a esta misma información un análisis multivariado de componentes principales (CP). Para obtener la diversidad morfológica, los

Cuadro 1: Estadística descriptiva entre caracteres morfológicos relacionados a flores pistiladas de *Amaranthus cruentus* L. procedentes de Guatemala y México y el valor general de ambas procedencias usados comúnmente en la determinación taxonómica de la familia Amaranthaceae. Coeficiente de variación=CV, Largo de la Flor=LF, Largo de la Bráctea=LB, Ancho de la Bráctea=AB, Largo del Sépalo Externo=LSE, Ancho del Sépalo Externo=ASE, Largo del Ápice del Sépalo Externo=LASE, Largo de la Lámina del Sépalo Externo=LLSE, Índice del Sépalo Externo=ISE, Largo del Sépalo Interno=LSI, Ancho del Sépalo Interno=ASI, Largo del Ápice del Sépalo Interno=LASI, Largo de la Lámina del Sépalo Interno=LLSI, Índice del Sépalo Interno=ISI, Largo del Estilo=LE, Largo del Utrículo=LU, Ancho del Utrículo=AU, Relación entre el Largo con respecto a el Ancho del Utrículo=RLAU, Largo de la Semilla=LS, Ancho de la Semilla=AS, Relación entre el Largo de la Bráctea con respecto al largo del Sépalo Externo=RLBSE, Relación entre el Largo del Utrículo con respecto a el largo del Sépalo Externo=RLUSE, Relación entre el Largo de la Bráctea con respecto a el largo del Utrículo=RLBU.

Carácter	Guatemala				México				General			
	Media (mm)	Desviación estándar	Varianza	CV (%)	Media (mm)	Desviación estándar	Varianza	CV (%)	Media (mm)	Desviación estándar	Varianza	CV (%)
LF	1.97	0.46	0.21	23.30	1.49	0.35	0.12	23.33	1.90	0.47	0.22	24.52
LB	2.37	0.45	0.20	19.06	2.21	0.56	0.32	25.41	2.35	0.45	0.20	19.07
AB	0.49	0.22	0.05	43.77	0.43	0.09	0.01	21.38	0.48	0.20	0.04	41.78
LSE	2.22	0.35	0.12	15.58	2.07	0.22	0.05	10.62	2.20	0.33	0.11	15.01
ASE	0.58	0.14	0.02	23.54	0.68	0.13	0.02	18.72	0.59	0.14	0.02	22.89
LASE	0.25	0.12	0.01	47.43	0.13	0.06	0.00	43.51	0.23	0.12	0.01	50.49
LLSE	1.98	0.27	0.07	13.64	1.94	0.16	0.03	8.40	1.97	0.25	0.06	12.87
ISE	4.14	1.60	2.57	38.80	3.06	0.25	0.06	8.18	3.99	1.53	2.35	38.44
LSI	1.55	0.24	0.06	15.22	1.66	0.22	0.05	13.24	1.56	0.23	0.05	14.67
ASI	0.52	0.12	0.01	22.76	0.39	0.06	0.00	14.50	0.51	0.12	0.01	23.90
LASI	0.10	0.07	0.00	68.93	0.09	0.03	0.00	31.43	0.10	0.06	0.00	64.89
LLSI	1.45	0.27	0.07	18.59	1.57	0.19	0.04	12.20	1.46	0.26	0.07	17.60
ISI	3.12	1.01	1.02	32.30	4.33	1.19	1.42	27.49	3.28	1.07	1.15	32.71
LE	0.58	0.24	0.06	40.46	0.67	0.11	0.01	15.95	0.59	0.22	0.05	37.40
LU	1.63	0.24	0.06	14.81	1.64	0.03	0.00	1.72	1.63	0.22	0.05	13.71
AU	1.35	0.25	0.06	18.65	1.24	0.27	0.07	21.67	1.33	0.25	0.06	18.47
RLAU	1.23	0.19	0.03	15.06	1.36	0.32	0.10	23.35	1.25	0.20	0.04	15.72
LS	1.17	0.17	0.03	14.53	1.16	0.10	0.01	8.53	1.17	0.16	0.03	13.66
AS	1.07	0.18	0.03	16.77	1.14	0.21	0.04	18.07	1.08	0.18	0.03	16.37
RLBSE	1.30	0.22	0.05	16.90	1.30	0.20	0.04	15.39	1.30	0.21	0.04	16.17
RLUSE	1.07	0.20	0.04	18.59	1.21	0.01	0.00	0.65	1.09	0.19	0.04	17.49
RLBU	1.26	0.40	0.16	32.01	1.08	0.17	0.03	16.03	1.24	0.38	0.15	30.93

caracteres fueron normalizados (matriz de varianza) y se aplicó el coeficiente de distancia euclídea para su representación gráfica. El análisis multivariado se desarrolló con el paquete estadístico PRIMER v. 6 (Clarke y Gorley, 2006).

Resultados

Distribución y frecuencia de *A. cruentus* y *A. hybridus*

El Cuadro 3 presenta la distribución y frecuencia de ejemplares de *A. cruentus* y *A. hybridus* por país. *Amaranthus cruentus* (34 ejemplares en total) se distribuyó en Guatemala (27 ejemplares, 79%) en siete departamentos, la mayor cantidad en Baja Verapaz y Sacatepéquez, con nueve y

ocho ejemplares respectivamente, así como en el sureste de México (siete ejemplares, 21%), de los cuales tres se ubican en Chiapas, tres en Yucatán y uno en Tabasco.

Por otro lado, *Amaranthus hybridus* (113 ejemplares en total) se encontró en el sureste de México (55 ejemplares, 49%); en Guatemala (43 ejemplares, 38%) donde la mayor cantidad de ejemplares fueron reportados en el departamento de Sacatepéquez (11) y los 32 restantes se distribuyeron en otros 12 departamentos; y Honduras (15 ejemplares, 13%), principalmente en el departamento de Francisco Morazán, con un total de 12 ejemplares, mientras que los restantes fueron colectados en Comayagua, El Paraíso e Intibucá (Cuadro 3). En México, la mayor cantidad

Cuadro 2: Estadística descriptiva entre caracteres morfológicos relacionados a flores pistiladas de *Amaranthus hybridus* L. procedentes de Guatemala y México y el valor general de ambas procedencias usados comúnmente en la determinación taxonómica de la familia Amaranthaceae. Coeficiente de variación=CV, Largo de la Flor=LF, Largo de la Bráctea=LB, Ancho de la Bráctea=AB, Largo del Sépalo Externo=LSE, Ancho del Sépalo Externo=ASE, Largo del Ápice del Sépalo Externo=LASE, Largo de la Lámina del Sépalo Externo=LLSE, Índice del Sépalo Externo=ISE, Largo del Sépalo Interno=LSI, Ancho del Sépalo Interno=ASI, Largo del Ápice del Sépalo Interno=LASI, Largo de la Lámina del Sépalo Interno=LLSI, Índice del Sépalo Interno=ISI, Largo del Estilo=LE, Largo del Utrículo=LU, Ancho del Utrículo=AU, Relación entre el Largo con respecto al Ancho del Utrículo=RLAU, Largo de la Semilla=LS, Ancho de la Semilla=AS, Relación entre el Largo de la Bráctea con respecto al largo del Sépalo Externo=RLBSE, Relación entre el Largo del Utrículo con respecto a la largo del Sépalo Externo=RLUSE, Relación entre el Largo de la Bráctea con respecto a el largo del Utrículo=RLBU.

Carácter	Guatemala				México				General			
	Media (mm)	Desviación estandar	Varianza	CV (%)	Media (mm)	Desviación estandar	Varianza	CV (%)	Media (mm)	Desviación estandar	Varianza	CV (%)
LF	2.28	0.48	0.23	21.27	1.94	0.25	0.06	12.62	2.23	0.47	0.22	21.11
LB	3.70	0.64	0.41	17.22	3.06	0.45	0.20	14.65	3.61	0.65	0.42	17.91
AB	0.65	0.15	0.02	22.75	0.61	0.10	0.01	16.73	0.65	0.14	0.02	22.09
LSE	2.61	0.52	0.27	19.81	2.11	0.54	0.29	25.55	2.54	0.54	0.29	21.13
ASE	0.65	0.15	0.02	22.71	0.53	0.17	0.03	32.57	0.63	0.15	0.02	24.15
LASE	0.31	0.19	0.04	62.06	0.14	0.08	0.01	53.86	0.29	0.19	0.04	65.79
LLSE	2.29	0.39	0.16	17.18	1.97	0.48	0.23	24.41	2.25	0.41	0.17	18.31
ISE	4.24	1.29	1.66	30.39	4.06	0.60	0.36	14.70	4.21	1.22	1.48	28.84
LSI	1.79	0.39	0.15	21.71	1.77	0.56	0.32	31.70	1.79	0.40	0.16	22.55
ASI	0.45	0.11	0.01	24.63	0.49	0.11	0.01	22.04	0.46	0.11	0.01	24.04
LASI	0.11	0.07	0.01	63.37	0.10	0.02	0.00	21.91	0.11	0.07	0.00	60.86
LLSI	1.67	0.35	0.12	20.92	1.68	0.55	0.30	32.90	1.68	0.37	0.14	22.09
ISI	4.20	1.52	2.31	36.25	3.58	0.48	0.23	13.50	4.12	1.44	2.07	34.98
LE	0.82	0.34	0.12	41.45	0.34	0.31	0.10	92.54	0.76	0.37	0.14	48.80
LU	1.51	0.27	0.07	17.94	1.51	0.36	0.13	23.86	1.51	0.28	0.08	18.33
AU	1.25	0.17	0.03	13.66	1.32	0.17	0.03	12.78	1.26	0.17	0.03	13.45
RLAU	1.21	0.21	0.04	17.40	1.14	0.24	0.06	20.69	1.21	0.21	0.04	17.58
LS	1.13	0.15	0.02	12.97	1.12	0.18	0.03	15.89	1.13	0.15	0.02	13.08
AS	1.09	0.16	0.03	14.68	1.00	0.17	0.03	16.78	1.08	0.16	0.03	14.94
RLBSE	1.45	0.39	0.15	26.54	1.37	0.81	0.65	59.06	1.44	0.44	0.20	30.62
RLUSE	0.83	0.17	0.03	20.05	0.95	0.11	0.01	11.51	0.84	0.16	0.03	19.36
RLBU	1.76	0.31	0.10	17.74	1.39	0.70	0.49	50.34	1.71	0.39	0.15	22.58

de ejemplares corresponde a los estados de Chiapas (28 ejemplares) y Campeche (16), en tanto que los estados de Quintana Roo, Tabasco y Yucatán presentaron los 11 ejemplares restantes.

Diversidad morfológica en *Amaranthus cruentus* y *A. hybridus*

El análisis exploratorio aplicado en estructuras morfológicas de flores pistiladas y frutos en *A. cruentus* reveló que las flores de mayor longitud fueron las provenientes de Guat-

temala (LF: 1.97 mm). De igual manera, las brácteas fueron más largas y anchas (LB: 2.37 mm y AB: 0.49 mm) (Cuadro 1).

En *Amaranthus cruentus*, el sépalo externo fue de mayor longitud en ejemplares colectados en Guatemala (LSE, LASE, LLSE e ISE), mientras que su ancho (ASE), fue mayor en ejemplares colectados en México (Cuadro 1). El sépalo interno (LSI, LLSI e ISI) fue de mayor tamaño en ejemplares colectados en México (Cuadro 1). El ancho del sépalo interno (ASI) y el largo del ápice del sépalo interno (LASI) fueron de mayor tamaño en ejemplares colectados

Cuadro 3: Distribución de registros de colecta de ejemplares de *Amaranthus cruentus* L. y *A. hybridus* L. en partes de la región del área Maya (sudeste de México, Guatemala y Honduras) (acrónimos con base en Thiers, 2020+ continuamente actualizado).

PÁIS	<i>Amaranthus cruentus</i> L.			<i>Amaranthus hybridus</i> L.		
Dept. / Estado	Cant.	Colector, Núm. de colecta (Herbario)		Cant.	Colector, Núm. de colecta (Herbario)	
GUATEMALA			27	43		
Alta Verapaz	4	<i>von Türcckheim</i> 8567 (F); <i>Standley</i> 90924(F); <i>Sauer</i> 1265-D (F); <i>Sauer</i> 1265-E (MO)		5	<i>Standley</i> 40806, 69273, 90147 y 91312 (F); <i>Williams et al.</i> 25336 (F)	
Baja Verapaz	9	<i>Sánchez-del Pino et al.</i> 520, 521, 523, 524, 526, 526-1, 526-2, 527 y 530 (CICY)		1	<i>Sánchez-del Pino et al.</i> 528 (CICY)	
Chimaltenango	2	<i>Sauer</i> 1168-K (F); <i>Sauer</i> 1240-B (MO)		5	<i>Standley</i> 59043, 59046, 59076, 79743 y 80832 (F)	
El Progreso	1	<i>Juvenal</i> 2304 (F)		0	--	
Guatemala	1	<i>Sauer</i> 1285-D (MO)		2	<i>Sánchez-del Pino</i> 518 (CICY); <i>Brenckle</i> 47428 (CAS)	
Huehuetenango	0	--		4	<i>Williams et al.</i> 41273 (F); <i>Standley</i> 82495, 82994 y 82995 (F)	
Jalapa	0	--		4	<i>Standley</i> 76360, 77139 y 77291 (F); <i>Kellerman</i> 7693 (F)	
Jutiapa	0	--		2	<i>Standley</i> 75135 y 75806 (F)	
El Petén	0	--		1	<i>Landell</i> 15787 (MEXU)	
Quetzaltenango	0	--		4	<i>Steyermark</i> 34431 (F); <i>Standley</i> 83166, 83500 y 85879 (F)	
Sacatepéquez	8	<i>Standley</i> 60352, 63056 y 64288 (F); <i>Sauer</i> 1175-B, 1176-L, 1177-A, 1177-D, 1176 (MO)		11	<i>Sánchez-del Pino et al.</i> 517, 517-A y 517-B (CICY); <i>Standley</i> 63760, 58041, 59853, 59944, 60327, 63260 y 64619 (F); <i>Molina y Molina</i> 27054 (F)	
Santa Rosa	0	--		2	<i>Standley</i> 77864 y 78252 (F)	
Sololá	0	--		1	<i>Williams et al.</i> 25336 (F)	
Suchitepéquez	0	--		1	<i>Standley</i> 88905 (F)	
Zacapa	2	<i>Standley</i> 3955 y 73955 (F)		0	--	
HONDURAS			0	15		
Comayagua	0	--		1	<i>Standley y J. Chacón</i> 5666 (CAS)	
El Paraíso	0	--		1	<i>Standley</i> 16735 (CAS)	
Francisco Morazán	0	--		12	<i>Standley</i> 1660, 5199, 28485 y 29505-A (CAS); <i>Standley y Williams</i> 1400 (CAS); <i>Rodríguez</i> 416 y 1057 (F); <i>de Belibasis</i> 53 (MO); <i>Nichols</i> 2028 (MO); <i>Rodríguez</i> 117 y 159 (MO); <i>Trochez</i> 217 (MO)	
Intibucá	0	--		1	<i>Standley</i> 25600 (CAS)	
MÉXICO			7	55		
Campeche	0	--		16	<i>Sánchez-del Pino et al.</i> 537 (CICY); <i>Álvarez y Sánchez-del Pino et al.</i> 4067, 4260 y 5192 (MEXU); <i>Alvaro</i> 744 (MEXU); <i>Cabrera</i> 11703, 14320, 14411 y 15977 (MEXU); <i>Martínez</i> 28326, 28690-A y 29285 (MEXU); <i>Palmillas</i> 999, 999-A y 999-B (MEXU); <i>Martínez</i> 2973 (MO)	
Chiapas	3	<i>Sánchez-del Pino et al.</i> 532 (CICY); <i>Calzada</i> 2869 (ENCB); <i>Breedlove</i> 14649 (F)		28	<i>Sánchez-del Pino et al.</i> 535 y 535-C (CICY); <i>Breedlove</i> 6091 (F); <i>Breedlove</i> 7423 y 12785 (MEXU); <i>Calzada</i> 2768 (MEXU); <i>Durán</i> 546 (MEXU); <i>García</i> 643 (MEXU); <i>Gómez</i> 566 (MEXU); <i>Martínez</i> 9078 (MEXU); <i>Martínez y Lambera</i> 26150 (MEXU); <i>Méndez</i> 4763 y 6818 (MEXU); <i>Sant</i> 460; <i>Shilom</i> 419, 1570, 1737, 1738, 4497 y 7468 (MEXU); <i>Sinaca</i> 2258, 2414, 2427, 2414-A y 2414-B (MEXU); <i>Breedlove</i> 14732 y 41524 (MO); <i>Zuil</i> 758 (MO)	
Quintana Roo	0	--		4	<i>Trejo</i> 118 (CICY); <i>Balam</i> 451 (CICY); <i>Ucan</i> 4036 (CICY); <i>Álvarez</i> 10530 (MEXU)	
Tabasco	1	<i>Magaña</i> 1468 (ENCB)		2	<i>Sol</i> 1125 (MEXU); <i>Magaña</i> 2456 (ENCB)	
Yucatán	3	<i>Simá y Sánchez-del Pino</i> 06 (CICY); <i>Simá</i> 07 (CICY); <i>Espejel</i> 97 (F)		5	<i>Simá y Sánchez-del Pino</i> 04 (CICY); <i>Darwin y Sundell</i> 2052 (MO); <i>Gaumer</i> 2447 (F); <i>Rivera</i> 220 (MEXU); <i>Gaumer</i> 1081 (USCH)	
Total	34			113		

en Guatemala (**Cuadro 1**). Los estigmas y utrículos más largos se observaron en ejemplares de México; solamente el ancho del utrículo fue mayor en ejemplares colectados en Guatemala (**Cuadro 1**). Las semillas colectadas en Guatemala fueron más largas, pero menos anchas que las procedentes de México (**Cuadro 1**). Tres relaciones fueron consideradas con base en la longitud de bráctea, sépalo externo y utrículo: (1) bráctea:sépalo externo (RLBSE), (2) utrículo:sépalo externo (RLUSE) y (3) bráctea:utrículo (RLBU). Los valores de RLBSE fueron similares en los ejemplares colectados en Guatemala y México, mientras que RLUSE fue mayor en México y RLBU fue mayor en Guatemala (**Cuadro 1**).

En *Amaranthus cruentus* el coeficiente de variación (CV) osciló entre 12.87% (LLSE) y 64.89% (LASI) (**Cuadro 1**). En ejemplares de Guatemala la variación del CV más alta se observó en LASI (68.93%) y la menor en LLSE (13.64%); para México los valores del CV fluctuaron entre 43.51% (LASE) y 0.65% (RLUSE) (**Cuadro 1**).

En *Amaranthus hybridus* se observó mayor tamaño en las estructuras de flores pistiladas de ejemplares colectados de Guatemala (**Cuadro 2**), referente a el largo de la flor (LF: 2.28 mm), largo de las brácteas (LB: 3.70 mm y AB: 0.65 mm) y de los sépalos externos (LSE: 2.61 mm, ASE: 0.65 mm, LASE: 0.31 mm, LLSE: 2.29 mm y ISE: 4.24) (**Cuadro 2**). Los sépalos internos fueron de menor tamaño en muestras de México (LSI: 1.77 mm y LASI 0.10 mm). En contraste, el LLSI presentó un mayor largo en ejemplares colectados en México (1.68 mm); el ISI fue mayor en ejemplares de Guatemala (4.20) (**Cuadro 2**). El estigma fue más largo en ejemplares de Guatemala (0.82 mm); el valor del largo del utrículo fue similar en ejemplares colectados en Guatemala y México, mientras que el ancho fue mayor en los colectados en México (1.32 mm), la RLAU (1.21) fue mayor en ejemplares colectados en Guatemala (**Cuadro 2**). Las semillas de Guatemala fueron de mayor tamaño (LS: 1.13 mm y AS: 1.09), con respecto a las colectadas en México (**Cuadro 2**). Los caracteres generados en relación con el largo bráctea: sépalo externo (RLBSE: 1.45) y bráctea: utrículo (RLBU: 1.76) fueron mayores en ejemplares procedentes de Guatemala y los ejemplares de México presentaron una mayor relación entre el utrículo: sépalo externo (RLUSE: 0.95) (**Cuadro 2**).

En *Amaranthus hybridus*, el coeficiente de variación señaló altas diferencias entre los ejemplares de ambas pro-

cedencias. La menor variación fue de 13.08% para el LS, y la mayor de 65.79% para LASE. Entre ejemplares de Guatemala el carácter LASI fue el de mayor variación (63.37%), el menos variante fue el LS (12.97%) (**Cuadro 2**). Para México la mayor variación se observó en LE (92.54%) y la menor en RLUSE (11.51%) (**Cuadro 2**).

La variación revelada en *A. cruentus* en los tres primeros componentes principales (CP) fue de 58%. En el CP1 (28%) fueron asociados a caracteres del sépalo externo (LSE, LASE, ISE y LLSE), sépalo interno (LSI), y la relación del largo de la bráctea:utrículo (RLBU); al CP2 (17%) se asociaron caracteres relacionados a la semilla (LS y AS), utrículo (AU) y largo del estigma (LE); y al CP3 (13%) caracteres relacionados al sépalo interno (ISI e ASI) y bráctea (AB) (**Cuadro 4**).

La variación revelada en *A. hybridus* en los tres primeros CP fue de 58%. El CP1 (33%) fue asociado a caracteres del sépalo externo (LSE y LLSE), sépalo interno (LSI, LLSI e ISI), semilla (LS) y la relación entre el largo de bráctea:sépalo externo (RLBSE); el CP2 (15%) se asoció al sépalo externo (ASE e ISE), y sépalo interno (ASI); el CP3 (10%) al utrículo (AU) y la relación del largo:ancho del utrículo (RLAU) (**Cuadro 4**).

Tanto en *A. cruentus* como en *A. hybridus* algunas estructuras florales resultaron relevantes, ya que ambas especies compartieron estructuras florales que revelaron alta variación como ASI, AU, ISE, ISI, LLSE, LS, LSE y LSI (**Cuadro 4**).

El análisis de ordenamiento para los CP 1 y 2, realizados en *A. cruentus* y *A. hybridus*, mostraron un solo grupo en ambas especies sin que la procedencia de colecta fuera un factor de agrupamiento. Entre los ejemplares de *A. cruentus* se separó del grupo uno de los colectados en Baja Verapaz (**Fig. 1**).

Discusión

Actualización de la distribución y frecuencia de *A. cruentus* y *A. hybridus* en la zona de estudio

Basado en los ejemplares de *A. cruentus* procedentes de la República Mexicana y en los resultados de este estudio, se puede afirmar que esta especie posee una mayor distribución con respecto a lo previamente reportado para el sureste del país, donde fue señalada su baja o limitada presencia, ya que básicamente se reportó solo de Chiapas

Cuadro 4: Detalles del análisis de componentes principales (CP) realizados en *Amaranthus cruentus* L. y *A. hybridus* L., señalando para los tres primeros componentes, su variación y los caracteres morfológicos que intervienen en ella.

Descripción	<i>A. cruentus</i> L.			Descripción	<i>A. hybridus</i> L.		
	CP1	CP2	CP3		CP1	CP2	CP3
Valores propios	6	4	3	Valores propios	7	3	2
Variación individual (%)	28	17	13	Variación individual (%)	33	15	10
Variación acumulada (%)	28	45	58	Variación acumulada (%)	33	48	58
Largo sépalo externo (LSE)	-0.777	0.393	-0.263	Largo sépalo interno (LSI)	0.913	-0.189	-0.012
Largo ápice sépalo externo (LASE)	-0.770	0.330	-0.109	Largo sépalo externo (LSE)	0.883	0.204	0.153
Índice sépalo externo (ISE)	-0.740	0.119	-0.086	Largo lámina del sépalo interno (LLSI)	0.883	-0.254	0.029
Relación largo bráctea utrículo (RLBU)	-0.705	0.021	0.165	Largo lámina del sépalo externo (LLSE)	0.865	0.078	0.182
Largo sépalo interno (LSI)	-0.683	0.254	0.242	Relación largo bráctea sépalo externo (RLBSE)	-0.687	0.098	-0.439
Largo lámina del sépalo externo (LLSE)	-0.659	0.361	-0.292	Índice sépalo interno (ISI)	0.627	0.435	-0.324
Largo semilla (LS)	0.340	0.845	0.221	Largo semilla (LS)	0.624	-0.370	-0.341
Ancho semilla (AS)	0.360	0.745	0.192	Índice sépalo externo (ISE)	0.378	0.768	0.249
Ancho utrículo (AU)	0.644	0.616	0.266	Ancho sépalo externo (ASE)	0.307	-0.709	-0.199
Largo estigma (LE)	0.010	0.527	-0.088	Ancho sépalo interno (ASI)	0.002	-0.699	0.368
Índice sépalo interno (ISI)	-0.185	-0.318	0.786	Ancho utrículo (AU)	0.302	-0.163	-0.722
Ancho sépalo interno (ASI)	-0.099	0.485	-0.726	Relación largo ancho del utrículo (RLAU)	0.143	-0.297	0.498
Ancho de bráctea (AB)	0.460	0.026	-0.633				

(Espitia-Rangel et al., 2010a; Fig. 2). En este trabajo se evidencia una mayor distribución, se amplia su extensión territorial por el sureste mexicano, específicamente por los estados de Tabasco, Campeche y Yucatán (Fig. 2), pertenecientes a la Provincia Biótica Península de Yucatán (PBPY), misma que abarca la sección sureste de México (Campeche, Quintana Roo, Yucatán y porciones de Chiapas y Tabasco), el norte de Belice y el departamento guatemalteco de El Petén.

No existen registros previos del cultivo comercial de especies de grano de amaranto, partiendo de los reportes del Sistema de Innovación Agroalimentaria y Pesquera (SIAP, 2018) de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). El estudio etnobotánico realizado por Solís-Fernández (2015) señaló un reducido uso tradicional de *A. cruentus* en la Península de Yucatán, lo que podría ser uno de los factores limitantes de su presencia.

Los ejemplares de herbario incluidos en este estudio son la base para el reporte de la distribución y diversidad morfológica de *A. cruentus* en el área Maya. Estos contie-

nen ejemplares silvestres, que históricamente se originaron por procesos de domesticado, y durante la prohibición de su cultivo en la colonia española se volvieron ferales, escaparon de cultivo o han sido conservados por núcleos familiares como herencia cultural. Por lo tanto, los resultados sobre su distribución nos llevan a suponer un posible vínculo derivado de procesos de domesticación, mismo que podría estar asociado a una limitada área de distribución por depender de circunstancias antropogénicas, en comparación con la distribución geográfica más amplia observada en su pariente silvestre, *A. hybridus*. Si bien su distribución es más amplia, al comparar ésta con reportes de *A. cruentus* en Chiapas, es posible señalar una abundancia mayor de *A. cruentus* en Yucatán y Chiapas, estados que presentan un área de dispersión y abundancia importante para esta especie en el sureste de México.

Espitia-Rangel et al. (2010a, b, c) han señalado la diversidad de *A. cruentus* en la República mexicana. Para América, Adhikary y Pratt (2015) reportaron el análisis de caracteres morfológicos asociados a flores pistiladas y estaminadas mediante técnicas multivariadas usando compo-

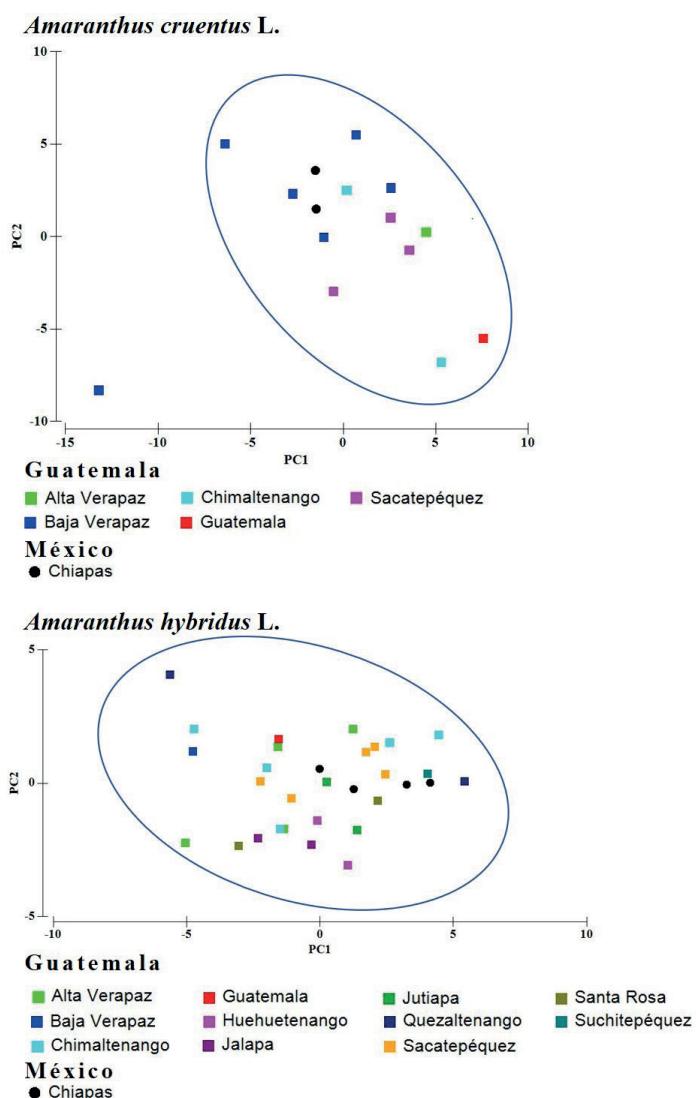


Figura 1: Ordenamiento de *Amaranthus cruentus* L. y *A. hybridus* L. con base en el análisis de componentes principales de 22 caracteres morfológicos asociados a las estructuras de flores pistilada con respecto a la procedencia geográfica de colecta de los ejemplares.

nentes principales en especies del complejo *Amaranthus hybridus* y ejemplares de *A. cruentus* procedentes de México (Sonora y Veracruz), y de *A. hybridus* de Estados Unidos de América (Indiana y Ohio), México (Puebla y Oaxaca), Guatemala (Huehuetenango y Sacatepéquez), Colombia (Cundinamarca), Perú (Ancash y Apurímac) y Brasil (Goiás). Este último estudio reveló, en *A. cruentus*, que todos los ejemplares se ordenaron en un mismo grupo, observando una variación morfológica continua, una situación similar a lo revelado en el presente trabajo.

Diversidad morfológica entre especies en la zona de estudio

El presente estudio proporciona nueva evidencia respecto a la diversidad en las especies *A. cruentus* y *A. hybridus*, al menos dentro de la región Maya, en la cual podemos observar diferencias morfológicas entre algunos de los ejemplares de *A. cruentus* estudiados, independientemente de su procedencia (Fig. 1).

Las diferencias son significativas en dimensiones del perianto con respecto al fruto y estigma de flores femeninas de *A. cruentus* procedentes de Guatemala con respecto a las presentes en México. El perianto tiene dimensiones mayores en las flores provenientes de Guatemala (p. ej. LB=2.37, LSE=2.22, LLSE=1.98; Cuadro 1), mientras que las partes reproductivas son mayores en las de México (p. ej. LE=0.67; Cuadro 1). Adicionalmente, este trabajo resalta como uno de los caracteres diagnósticos de relevancia para la identificación de taxa en el género a la relación entre el largo del sépalo externo y el fruto, la cual presenta muy poca variación para los ejemplares de México (p. ej. RLU-SSE CV=18.59, Cuadro 1). Este conjunto de rasgos permite considerar que probablemente las flores de Guatemala han sido menos manejadas en cultivo o domesticación a diferencia de las de México, debido a que los efectos más importantes en los síndromes de domesticación del género es la reducción en la talla de flores y brácteas (Sauer, 1967), así como el incremento en el tamaño del fruto. Además, resulta probable que el tamaño del estigma esté relacionado como una adaptación para la mayor captación de polen (Niklas y Buchmann, 1987; Swanson et al., 2004). Con base en esta posibilidad y sustentando la hipótesis del origen de *A. cruentus* en Guatemala, el gradiente de distribución observado (Fig. 1) puede ser resultado de la mezcla de formas silvestres, semidomesticadas o ferales que se encuentran en Guatemala, llevándose un intercambio genético entre estas formas. Esta suposición se basa en el reporte de Stetter et al. (2019), quienes reportaron, al analizar especies cultivadas de amarantos (*A. caudatus*, *A. cruentus* y *A. hypocondriacus*), sus ancestros silvestres (*A. hybridus* y *A. quitensis*) y organismos semidomesticados, la reducción de talla en caracteres morfológicos asociada al proceso de domesticación. La reducción de talla en este trabajo se observó principalmente en los ejemplares colectados en México,

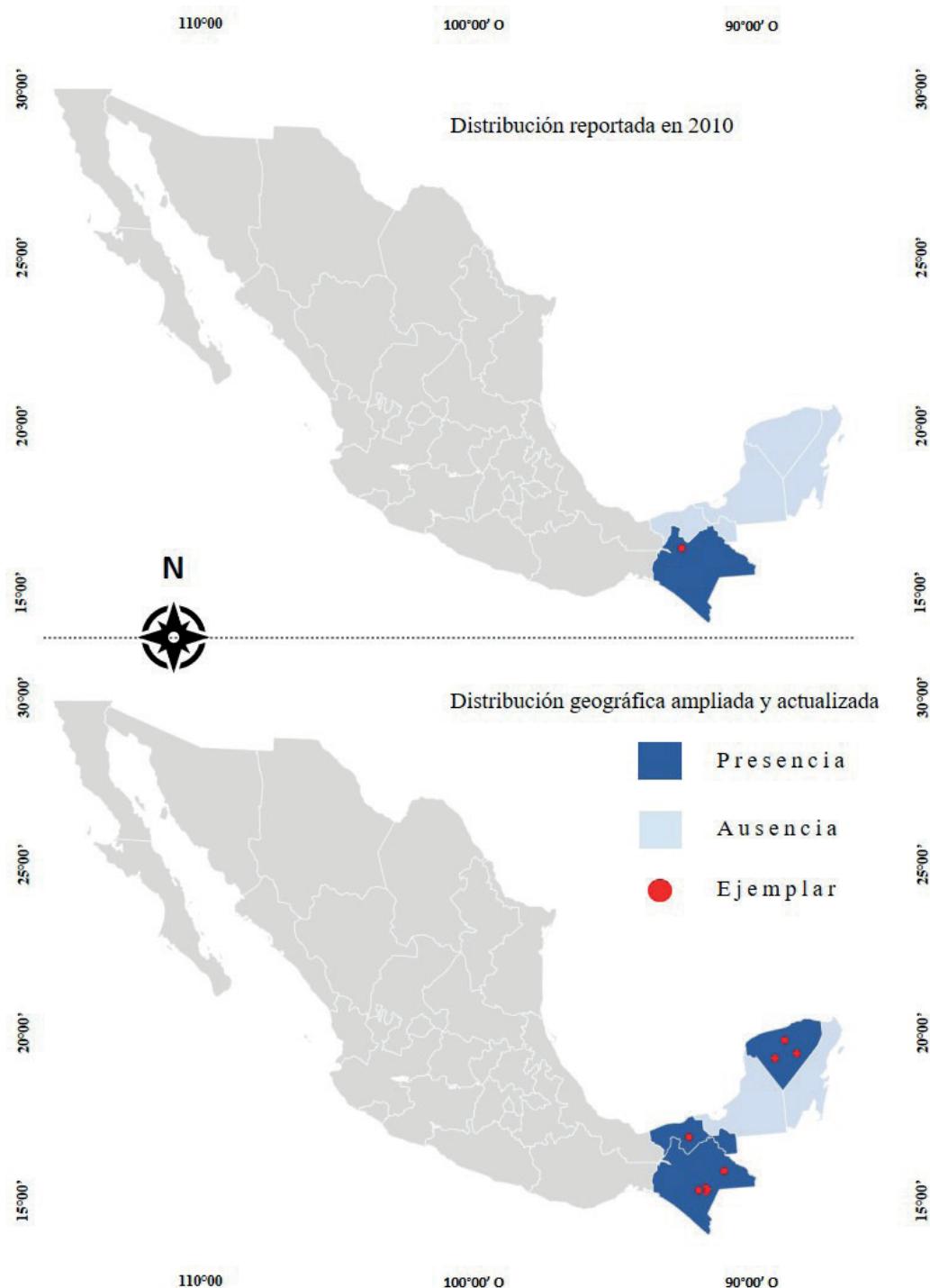


Figura 2: Nuevo reporte sobre la distribución de *Amaranthus cruentus* L. respecto a su distribución en 2010 para el sureste de México (Campeche, Chiapas, Tabasco, Quintana Roo y Yucatán).

por lo que los procesos de domesticación podrían ser más notorios en esta región.

En lo que respecta a *A. hybridus* que es la forma silvestre y maleza, se observaron gradientes de diferenciación morfológica (Cuadro 2) en tamaño de la mayoría de las es-

tructuras florales, siendo más evidentes en los especímenes provenientes de Guatemala con respecto a los de México, mientras que el fruto de ambos es similar en tamaño; lo que permite observar un gradiente de diferenciación en la especie (Fig. 1). En este sentido, tan solo se reportan los rangos

de variación morfológica para la especie contemplando material de la región Maya.

La alta variación morfológica revelada en *A. cruentus* y *A. hybridus* puede ser asociada a una alta diferenciación intraespecífica. Este efecto es reportado en centros de origen y diversificación de las principales especies cultivadas como arroz, maíz, papa y trigo (Boege, 2009). El reporte realizado por Solís-Fernández et al. (2020), sobre la presencia de morfotipos (*Amaranthus* aff. *hybridus*-Morphotype 1 y *Amaranthus* aff. *hybridus*-Morphotype 2) e híbridos (*Amaranthus* × *wallichii* y *Amaranthus* *hybridus* × *Amaranthus* *cruentus*) en la región de colecta, es también una evidencia indirecta de variación morfológica intraespecífica.

Con respecto a la diversidad de *A. cruentus*, Das (2012) reportó un estudio realizado a tres especies de grano del género *Amaranthus*: dos accesiones de *A. hypochondriacus*, tres de *A. caudatus* y cuatro de *A. cruentus*, así como a especies arvenses del mismo género (*A. dubius* Mart. ex Thell., *A. graecizans* L., *A. hybridus*, *A. retroflexus* L., *A. spinosus* L. y *A. viridis* L.), analizando la morfología (hojas, flores masculinas y femeninas, semillas y frutos) y bioquímica (compuestos fenólicos y la variación de isoenzimas de la fosfatasa ácida) de las especies incluidas. Como resultado, Das (2012) determinó que el conjunto de caracteres morfológicos y bioquímicos analizados permitieron observar diferencias entre las especies de grano y los arvenses, además de presentar la capacidad de distinguir a *A. cruentus* de las otras dos especies de grano por las características de la inflorescencia (estructura apical, color, grado de ramificación), la semilla (color y ornamentación) y a nivel isoenzimático (perfil). Lo encontrado por Das (2012) se complementa con los resultados obtenidos en el presente estudio sobre la amplia diversidad de *A. cruentus* con respecto a caracteres morfológicos asociados a estructuras florales y esta podría expresarse en características de importancia como la concentración de β-lainas y proteínas, las cuales son actualmente muy apreciadas en el ramo industrial y de gran valor en la alimentación humana y animal.

Nuestros resultados nos permiten sentar precedentes en la región sureste de México y Guatemala sobre la alta variación morfológica de *A. cruentus*, la cual podría ser una fuente genética de importancia. Espitia-Rangel et al. (2010b) también señalan como importante la región biogeográfica de

la Península de Yucatán, aunque discrepamos sobre la observación realizada para esta zona al ser señalada como centro secundario de colecta. Consideramos que se evidencia gran diferenciación morfológica entre ejemplares de esta región, los cuales por distancia geográfica podrían incluir caracteres o alelos diferentes a los encontrados en las áreas con mayor reporte de abundancia como lo ha sido el centro de México, incrementando el acervo genético de *A. cruentus*.

Conclusiones

Las flores en el género *Amaranthus* son estructuras básicas para la identificación taxonómica de las especies del grupo. Por lo tanto, la variación morfológica de estas estructuras debe ser baja, para permitir que se conserve la identidad de cada taxón, y en el caso de presentarse gran variación, como hemos observado en este trabajo, suponemos entonces que debe ser un indicador de alta diversidad genética.

Los resultados aquí obtenidos brindan nueva información relacionada a la diversidad genética y distribución geográfica de *A. cruentus* y *A. hybridus* en América, además de presentar evidencia que contribuye a apoyar la hipótesis sobre el centro de domesticación de *A. cruentus* en Guatemala y su área de diversificación en México. Con base en la caracterización morfológica de flores pistiladas, podemos afirmar alta diversidad genética en *A. cruentus*, incluso mayor a lo observado en *A. hybridus*, situación poco común ya que esta última especie es considerada silvestre. Tomando en cuenta que *A. cruentus* presentó procesos de domesticación relacionados con su importancia para culturas prehispánicas, es posible que aún se presente flujo de genes entre especies, misma que se refleja en la variación morfológica observada. Además, los resultados observados en este trabajo permiten hipotetizar que el germoplasma de *A. cruentus* distribuido en el área Maya podría ser un nuevo acervo genético, al menos diferente al estudiado en la zona centro y pacífico de México, información que contribuye con bases para estudios posteriores de ambas especies para esta región geográfica. Esta hipótesis también se sustenta con base en los reportes de distribución y frecuencia presentados en este estudio, que proporcionan evidencia respecto a una distribución extendida de *A. cruentus* dentro de México, misma que se amplía hacia el sureste de México y sobre la cual existen escasos reportes. El reporte de distribución extendida evidencia la

importancia de contribuir con el incremento del acervo botánico y la conservación de los herbarios como centros de sistematización, representación y conservación de la biodiversidad, al permitir accesar y analizar información histórica y regional. La representatividad de la distribución y frecuencia de una especie con base en registros de herbario está supeditada a la cantidad de ejemplares y la representatividad de su acervo. Los herbarios son depositarios históricos de la biodiversidad de una región o país (Martínez-Castillo y Yáñez-Espinosa, 2011), y, por ello, pueden ser tomados como una herramienta básica y fiable en la determinación de distribución y abundancia, tomando mayor valor al estudiar especies representativas del área biogeográfica donde estos se localizan, como es el caso de ambas especies de *Amaranthus* incluidas en el presente estudio. Partiendo de la idea anterior, este trabajo documenta el acervo botánico de *A. cruentus* en el herbario CICY, aumentando el número de ejemplares a nivel nacional y señalando la presencia de esta especie en la Península de Yucatán, complementando estudios como el realizado por Espitia-Rangel et al. (2010a). En comparación, *A. hybridus* se distribuye prácticamente en todo el territorio nacional, aunque el Eje Volcánico Transversal, el Golfo de México y el Altiplano mexicano son las zonas de mayor distribución.

Con base en lo anterior se sugiere ampliar estudios sobre la diversidad y abundancia de *A. cruentus* en la región sureste de México, extendiendo estos estudios hacia la Península de Yucatán, realizando análisis a nivel molecular, químico, bromatológico y agronómico de *A. cruentus* con la finalidad de revelar su potencial genético, agronómico e industrial.

Se reporta en *A. hybridus* una distribución y frecuencia más amplia que las de *A. cruentus*, quizá debido a que *A. hybridus* es una especie arvense colonizadora, invasiva, tolerante a ambientes adversos y de amplia distribución, asociada a diferentes cultivos a lo largo del mundo (Das, 2016a, b). En contraste, *A. cruentus* es una especie domesticada que, a pesar de haber iniciado este proceso en épocas prehispánicas (Hernández y Herrerías, 1998; Becerra, 2000), su uso como cereal de grano y como verdura fue limitado durante la colonia por razones religiosas de los españoles, al menos en México.

Contribución de autores

EAC e ISP realizaron la concepción, diseño del estudio, revisión crítica de su contenido intelectual y discusión. RCV contribuyó en la adquisición de datos del material de Guatemala. KSF, AIM e ISP colaboraron en la adquisición de datos y análisis preliminar. EAC e ISP elaboraron el análisis final e interpretación de datos, así como la redacción del documento. EAC, KSF, AIM, RCV e ISP aprobaron el manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de la convocatoria Ciencia Básica 2014 (243153) y Coordinación de Fundaciones Produce - Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (03.04.2013.REC.GEN:AGR.22/C subproject BEI-AMA-13-3) a ISP. KSF recibió una beca del Programa de Iniciación Científica 2013-II y 2014-I del Centro de Investigación Científica de Yucatán. EAC recibió una beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología a través de la convocatoria Ciencia Básica 2014 (beca 27715/proyecto 243153).

Agradecimientos

Los autores agradecemos a los curadores de los herbarios CAS, CEDESU, CICY, F, MEXU, MO, NHS, UCAM y UVaL, al personal del INIFAP y a Hilda Flores Olvera del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Gracias a los dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios y contribuciones para el mejoramiento de este manuscrito.

Literatura citada

- Adhikary, D. y D. B. Pratt. 2015. Morphologic and taxonomic analysis of the weedy and cultivated *Amaranthus hybridus* species complex. *Systematic Botany* 40(2): 604-610. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364415X688376>
- Ayala, A. V., P. Rivas-Valencia, L. Cortes-Espinoza, M. de la O-Olán, D. Escobedo-López y E. Espitia-Rangel. 2014. La rentabilidad del cultivo de amaranto (*Amaranthus* spp.) en la región centro de México. *Ciencia Ergo Sum* 21(1): 47-54.
- Becerra, R. 2000. El amaranto: Nuevas tecnologías para un antiguo cultivo. *Biodiversitas* 30(5): 1-6.

- Boege, S. 2009. Centros de origen, pueblos indígenas y diversificación del maíz. *Ciencia* 60(1): 18-28.
- Borsch, T., P. Hernández-Ledesma, W. G. Berendsohn, H. Flores-Olvera, H. Ochoterena, F. O. Zuloaga, S. von Mering y N. Kilian. 2015. An integrative and dynamic approach for monographing species-rich plant groups-Building the global synthesis of the angiosperm order Caryophyllales. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17(4): 284-300. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.05.003>
- Carmona, W. y G. Orsini-Velázquez. 2010. Sinopsis del subgénero *Amaranthus* (*Amaranthus*, Amaranthaceae) en Venezuela. *Acta Botanica Venezolana* 33(2): 329-356.
- Chan, K. F. y M. Sun. 1997. Genetic diversity and relationships detected by isozyme and RAPD analysis of crop and wild species of *Amaranthus*. *Theoretical and Applied Genetics* 95: 865-873. DOI: <https://doi.org/10.1007/s001220050637>
- Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research). PRIMER-E. Plymouth, USA. 190 pp.
- Clouse, J. W., D. Adhikary, J. T. Page, T. Ramaraj, M. K. Deyholos, J. A. Udall, D. J. Fairbanks, E. N. Jellen, y P. J. Maughan. 2016. The Amaranth Genome: Genome, Transcriptome, and Physical Map Assembly. *The Plant Genome* 9(3): 1-14. DOI: <https://doi.org/10.3835/plantgenome2015.07.0062er>
- Costea, M., A. Sanders y G. Waines. 2001. Preliminary results toward a revision of the *Amaranthus hybridus* species complex (Amaranthaceae). *SIDA, Contributions to Botany* 19(4): 931-974.
- Das, S. 2012. Taxonomical observation on the grain amaranths and new varieties of *Amaranthus cruentus* (Amaranthaceae). *Nordic Journal of Botany* 30(4): 412-420. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2011.01383.x>
- Das, S. 2016a. Amarants: The crop of great prospect. In: Das, S. (ed.). *Amaranthus: A promising crop of future*. Spring Science+Business Media. Singapore, Singapore. Pp. 13-48. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-10-1469-7_3
- Das, S. 2016b. Weed and herbicide resistance. In: Das, S. (ed.). *Amaranthus: A promising crop of future*, Spring Science+Business Media. Singapore. Pp. 95-98. DOI: https://doi.org/10.1007/978-981-10-1469-7_3
- Drew, D. 2002. Las crónicas perdidas de los reyes Mayas. Colección América Nuestra. Ed. Siglo Veintiuno. México, D.F., México. 500 pp.
- Espitia-Rangel, E., D. Escobedo-López, E. C. Mapes-Sánchez y C. A. Núñez-Colín. 2010a. Priority areas to collect *Amaranthus* germplasm in Mexico based on diversity and species richness. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 1(4): 609-617.
- Espitia-Rangel, E., E. C. Mapes-Sánchez, C. A. Nuñez-Colín y D. Escobedo-López. 2010b. Distribución geográfica de las especies cultivadas de *Amaranthus* y sus parentes silvestres en México. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 1(3): 609-617.
- Espitia-Rangel, E., E. C. Mapes-Sánchez, D. Escobedo-López, M. de la O-Olán, P. Rivas-Valencia, G. Martínez-Trejo, L. Córtes-Espinosa y J. M. Hernández-Casillas. 2010c. Conservación y uso de los recursos genéticos de Amaranto en México. Instituto Nacional de Investigación Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Centro de Investigación Regional Centro. Celaya, México. 200 pp.
- FAO. 2009. La FAO en México más de 60 años de cooperación 1945-2009. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. México, D.F., México. 340 pp.
- Hernández, G. y D. G. Herrerías. 1998. Amaranto: historia y mesa. Ed. Patrimonio histórico de Tehuacán, A.C. México, D.F., México. 529 pp.
- Iamónico, D. 2012. *Amaranthus powellii* subsp. *cacciatoi* comb. et stat. nov. (Amaranthaceae). *Nordic Journal of Botany* 30(1): 12-16. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2011.01080.x>
- Kantún-Balam, J., J. S. Flores, J. Tun-Garrido, J. Navarro-Alberto, L. Arias-Reyes y J. Martíne-Castillo. 2013. Diversidad y origen geográfico del recurso vegetal en los huertos familiares de Quintana Roo, México. *Polibotánica* 36: 163-196.
- Kietlinski, K. D., F. Jimenez, E. N. Jellen, P. J. Maughan, S. M. Smith y D. B. Pratt. 2014. Relationships between the Weedy *Amaranthus hybridus* (Amaranthaceae) and the Grain Amaranths. *Crop Science* 54(1): 220-228. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.03.0173>
- Lumenera Corp. 2010. Infinity Analyse software version 5.0.3. Ottawa, Canada.
- Martínez-Castillo, M. del R. y L. Yáñez-Espinosa. 2011. Herbarios: una mirada crítica. *Ciencia y Desarrollo* 237(252): 64-69.
- Mazón, N., E. Peralta, M. Rivera, C. Subía y C. Tapia. 2003. Catálogo del banco de germoplasma de amaranto (*Amaranthus* spp.) del INIAP-Ecuador. Programa Nacional de Leguminosas y Granos Andinos, Departamento Nacional de Recursos

- Fitogenéticos y Biotecnología. Estación experimental Santa Catalina. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Quito, Ecuador. 98 pp.
- Méndez-Ramón, M. 2007. El huerto familiar del Sureste de México. El Colegio de la Frontera Sur. Villahermosa, Tabasco, México. Pp. 19-25.
- Mosyakin, S. L. y K. R. Robertson. 1996. New infrageneric taxa and combinations in *Amaranthus* (Amaranthaceae). Annales Botanici Fennici 33(4): 275-281.
- Niklas, K. J. y S. L. Buchmann. 1987. The aerodynamics of pollen capture in two sympatric *Ephedra* species. Evolution 41(1): 104-123. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1987.tb05774.x>
- Peralta, E. 2009. Amaranto y ataco: Preguntas y respuestas. Instituto Nacional de Investigación Agropecuarias, Estación Experimental Santa Catalina, Programa Nacional de Leguminosas y Granos Andinos. Quito, Ecuador. Pp. 1-7.
- Ruz-Lhuillier, A. 1981. El pueblo Maya. Ed. Salvat Editores. México, D.F., México. 32 pp.
- Sauer, J. D. 1950. The grain amaranths: A survey of their history and classification. Annals of the Missouri Botanical Garden 37(4): 561-632. DOI: <https://doi.org/10.2307/276425>
- Sauer, J. D. 1955. Revision of the dioecious amaranths. Madroño 13: 5-46.
- Sauer, J. D. 1967. The grain amaranths and their relatives: A revised taxonomic and geographic survey. Annals of the Missouri Botanical Garden. 54(2): 103-137. DOI: <https://doi.org/10.2307/2394998>
- SIAP. 2018. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera, Anuario Estadístico de la Producción Agrícola. https://nube_siap.gob.mx/cierreagricola/ (consultado mayo de 2020).
- Solís-Fernández, K. Z. 2015. Valoración morfológica, usos y distribución del Amaranto (*Amaranthus cruentus* L. y *Amaranthus hybridus* L.) en algunas zonas de la región Maya. Tesis de licenciatura. Instituto Técnológico de Conkal. Conkal, Yucatán, México. 121 pp.
- Solís-Fernández, K. Z., E. A. Aguilera-Cauich, R. Cifuentes-Velasquez, H. Flores-Olvera, R. H. Andueza-Noh e I. Sánchez-del Pino. 2020. High morphological diversity of *Amaranthus cruentus* (Amaranthaceae) and its putative wild ancestor revealed by pistillate floral characterization in the proposed domestication center of origin. Phytotaxa 439(3): 217-230. DOI: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.439.3.4>
- Stetter, G., M. Vidal-Villarejo y K. J. Schmid. 2019. Parallel seed color adaptation during multiple domestication attempts of an ancient new world grain. Molecular Biology and Evolution 37(5): 1407-1419. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msz304>
- Swanson, R., A. F. Edlund y D. Preuss. 2004. Species specificity in pollen-pistil interactions. Annual Review of Genetics 38: 793-818. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.38.072902.092356>
- Thiers, B. 2020+. Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Gardens Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (consultado abril de 2020).
- Tucker, J. M. y J. D. Sauer. 1958. Aberrant *Amaranthus* population of Sacramento-San Joaquin delta, California. Madroño 14: 252-261.
- Walton, P. D. 1968. The use of *Amaranthus caudatus* in simulating the breeding behavior of commercial *Gossypium* species. Journal of Heredity 59(1): 17-18. DOI: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a107630>
- Wesche-Ebeling, P., M. Ratikanta, G. García-Díaz, D. I. González y F. Sosa-Alvarado. 1995. Contributions to the Botany and Nutritional Value of Some Wild *Amaranthus* Species (Amaranthaceae) of Nuevo Leon, Mexico. Economic Botany 49(4): 423-430. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02863094>