
CONTENIDO DE POLIAMINAS LIBRES EN PALMAS AFECTADAS POR PUDRICIÓN DEL COGOLLO EN LAS ZONAS CENTRAL Y OCCIDENTAL DE COLOMBIA

Free Polyamine Content On Oil Palms Afected By Bud Rot In The Colombian Central And Western Palm Regions

VIVIANA CORREA¹, FAUSTO PRADA², HERNÁN MAURICIO ROMERO³

¹ Programa de Fisiología, División de Agronomía, Centro de Investigación en Palma de Aceite (Cenipalma), Bogotá, Colombia.

² División de Variedades, Centro de investigación en Palma de Aceite (Cenipalma), Bogotá, Colombia.

³ Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. hmromeroa@unal.edu.co

Presentado 8 de diciembre de 2008, aceptado 30 de junio de 2009, correcciones 24 de enero de 2010.

RESUMEN

La pudrición del cogollo (PC) es la principal enfermedad de la palma en Colombia. En las zonas palmeras Central (ZC) y Oriental (ZOR), las palmas enfermas pueden recuperarse naturalmente. En la Zona Occidental (ZOCC) el proceso de recuperación no es evidente. La recuperación de palmas está ligada a gran actividad meristemática que podría involucrar la acción de metabolitos como las poliaminas (PA). Este trabajo muestra la relación entre el contenido de poliaminas en el meristemo y la capacidad de recuperación de palmas con PC, en dos zonas agroclimáticas diferentes. Poliaminas extraídas del meristemo de palmas en ZC y ZOCC, fueron analizadas por HPLC. En ZC, donde existe recuperación espontánea, los niveles más altos de PA se presentan en palmas sanas y en recuperación y a medida que avanza la enfermedad la concentración desciende hasta un mínimo en el estado de PC inicial. Luego la concentración de PA aumenta hasta el estado de buena recuperación donde los valores de poliaminas son más altos que los de palmas sanas. En la ZOCC, el contenido de PA aumenta con la enfermedad llegando al máximo en plantas sin recuperación y el mínimo en plantas sanas. Las diferencias entre zonas pueden explicarse por los diferentes roles de las poliaminas en plantas. En la ZC la cantidad elevada de PA en palmas sanas o en recuperación funcionaría en la inducción de actividad meristemática, para la recuperación espontánea. En la ZOCC el aumento en el contenido de PA con la enfermedad puede estar relacionado con la producción de especies reactivas de oxígeno para defensa secundaria contra patógenos. A diferencia de lo observado en ZC, las plantas en ZOCC no pueden producir estructuras sanas que no sean reinfectadas, por lo tanto los contenidos elevados de PA no están relacionados con la promoción de la actividad meristemática.

Palabras clave: *Elaeis guineensis*, putrescina, espermidina, espermina, actividad meristemática, especies reactivas de oxígeno.

ABSTRACT

Bud Rot complex (BR) is the major disease of oil palm in Colombia. In the Central (ZC) and Eastern (ZE) oil palm regions, palms affected by BR are able to naturally recover. In the Western Region (ZW) the recovery process is not evident. Recovery of the palms is linked to high meristem activity, which could involve the promoting action of plant growth regulators such as polyamines (PA). This study shows the relationship between polyamine content and the capacity of palms to recover from BR in two regions with different agroclimatic conditions. Polyamines extracted from palms planted on ZC and ZW were analyzed by HPLC. On ZC where spontaneous recovery is present, the highest values were measured on healthy and recovery palms and with the progression of the disease, PA concentration decreased reaching a minimum point in the initial BR stage. From this point, PA concentration gradually increased until the Good Recovery stage in which PA values were higher than those found on healthy palms. In ZW, PA content increased with the disease, reaching the highest value in the affected palms without recovery, with the lowest values measured on healthy palms. The differences between regions might be related to the different roles polyamines play on plants. In ZC the increased amount of PA in healthy palms or in palms under recovery could have a major role in meristem activity induction, required for the spontaneous recovery. In the ZW, the increased of PA content with the disease could be related to the production of reactive oxygen species as a plant secondary defense mechanism due to the impossibility for the plants to, through the increment on meristem activity as the observed in the Central region, produce healthy structures which are not re-infected.

Key words: *Elaeis guineensis*, putrescine, spermidine, spermine, meristematic activity, reactive oxygen species.

INTRODUCCIÓN

El cultivo de palma de aceite en Colombia ocupa alrededor de 326.000 hectáreas (Fedepalma, 2007), cuyo rendimiento es afectado considerablemente por la acción de agentes bióticos y abióticos. Dentro de los factores bióticos, el principal problema para el sector palmero ha sido la propagación de la pudrición de cogollo (PC), enfermedad que ha alcanzado cifras de 80-100% de afectación en plantación (Gómez, 2007). En la Zona Oriental colombiana, la enfermedad tiene una duración de seis meses a tres años hasta que la palma muere, no obstante si la pudrición no alcanza el meristemo, la palma puede recuperarse naturalmente y producir nuevas flechas (Gómez, 1995; Nieto, 1996). En la Zona Occidental, la recuperación no es tan evidente como en la Zona Oriental, debido a potenciales de inóculo muy altos que imposibilitan la emisión de nuevas estructuras libres de la enfermedad, aunado a factores ambientales que hacen que no se presenten períodos claros de sequía que posibiliten la recuperación de las palmas, lo cual ha llevado a clasificar a la PC de Zona Occidental como "letal". El proceso de infección y recuperación de palmas con PC implica la regulación en la síntesis de una serie de metabolitos bajo ciertas condiciones ambientales las cuales, junto con la capacidad intrínseca (genética) de la planta para defenderse del patógeno

permiten definir si la planta puede o no sobreponerse a la enfermedad. Dentro de estos metabolitos se encuentran las poliaminas que son aminos implicadas en el control de la división celular, el crecimiento, la diferenciación de hojas y flores (Aribaud *et al.*, 1999) así como en la generación de respuestas de defensa cuando hay ataques por patógenos (Walters, 2003).

La recuperación de palmas con PC implica una alta actividad meristemática, función que está regulada por hormonas vegetales y por la acción de muchas otras moléculas. Para palmas con PC ubicadas en los Llanos Orientales se ha visto un comportamiento diferencial en el contenido de poliaminas libres (PA) durante la enfermedad y su aplicación exógena acelera el proceso de recuperación (Norato *et al.*, 1999; Rocha *et al.*, 2005). Aunque en las plantas un rápido incremento en el nivel de poliaminas está relacionado con la iniciación del crecimiento (Smith, 1985), el mecanismo mediante el cual las PA favorecen la recuperación de palmas con PC no ha sido identificado.

El objetivo de este trabajo fue evaluar el contenido de poliaminas libres (PA) en tejido meristemático de palmas con diferente grado de PC y su relación con la capacidad de recuperación en dos zonas agroclimáticas de Colombia que presentan tasas de recuperación contrastantes.

MATERIALES Y MÉTODOS

MATERIAL VEGETAL

El contenido de PA libres fue determinado en tejido meristemático de palmas IRHO 1001 siembra 1977 ubicadas en la plantación Palmas Monterrey S.A (Puerto Wilches, Santander-Zona Central) y palmas del mismo material siembra 1982 y 2004 ubicadas en Palmeiras S.A (Tumaco, Nariño-Zona Occidental). Para determinar el estado de las palmas estudiadas se usó la escala de descripción de síntomas de PC elaborada por Cenipalma-Bajo Upía (Ficha Técnica Vol. 2, 2006). En total se evaluaron 57 palmas en cuatro estados: Sana, PC inicial (PCI), síntoma avanzado o sin recuperación (SR) y buena recuperación (BR). El tejido se obtuvo luego de derribar la palma y separar la corona del estípite en el punto de inserción de la hoja 41 (Fig. 1). Para cada palma se tomaron muestras del meristemo sin lesiones necróticas por duplicado y se almacenaron en 7 mL ácido tricloracético (ATC) 5% a -4 °C con adición de 100 µL de butilamina 20 mM como estándar interno.

EXTRACCIÓN Y CUANTIFICACIÓN DE PA LIBRES

La cuantificación de PA libres se realizó por cromatografía líquida de alta eficiencia (HPLC) teniendo en cuenta la metodología previamente descrita (Flores y Galston, 1982; Escribano y Legaz, 1988; Rocha *et al.*, 2005) con algunas modificaciones. 1,5 g de tejido se maceraron y se llevaron a 12 mL con ATC 5%. La solución se dejó en agitación durante 12 h en oscuridad a 4 °C y 75 rpm y luego se centrifugó a 6.000 rpm durante 1 h, 2 mL del sobrenadante se lavaron tres veces con 6 mL de éter etílico saturado. Se retiró el solvente y el exceso se evaporó bajo una corriente de nitrógeno en baño maría. Para derivar las PA, 200 µL del extracto lavado se mezclaron con 100 mg NaHCO₃ y 400 µL cloruro de dansilo 30mg/mL en acetona. La solución se incubó durante 16 h a temperatura ambiente en oscuridad. Posteriormente se adicionaron 200 µL de L-prolina 200 mg/mL



Figura 1. Toma de muestras para análisis de PA libres. Luego de derribar la palma con moto sierra (A) se cortaron las hojas y se separó la corona del estipe en la inserción de la hoja 41(B). Todo el tejido de esta zona fue retirado incluyendo primordios foliares y florales de mayor tamaño hasta llegar a una zona de tejido libre de lesiones ocasionadas por el patógeno que contiene primordios foliares y el meristemo (C y D). De este tejido se tomaron las muestras de la zona meristemática que fueron almacenadas a 4 °C hasta el análisis cromatográfico (D).

y las PA derivadas se extrajeron con 3 mL de tolueno. Este extracto se llevó a sequedad con flujo de nitrógeno a temperatura ambiente. Para la limpieza post derivación se adicionaron 0,6 mL de KOH 5N en metanol y 1,5 mL de una solución de 200 mg KH_2PO_4 y 200 mg Na_2HPO_4 . Las PA derivadas se extrajeron nuevamente con 3 mL de tolueno. El extracto se llevó a sequedad con flujo de nitrógeno a 60 °C, se resuspendió en 1 mL de metanol y finalmente se filtró en membrana PVDF de 0,45 μm para su análisis cromatográfico. Se inyectaron 20 μL en una columna Chromolith RP-18e, 100 x 4,6 mm D.I. (Merck). La temperatura de trabajo fue 30 °C. La elución de los compuestos se realizó usando metanol (A) y agua (B). 60% de A, gradiente lineal de 60-85% de A hasta 8 min durante 21 min, gradiente de 85-100% de A hasta 24 min y finalmente 60% A hasta 27 min. El flujo fue de 1 mL/min. La cuantificación de las poliaminas libres derivadas se realizó con un detector de fluorescencia a una longitud de onda de excitación de 365 nm y de emisión de 510 nm. Los tiempos de retención estuvieron cercanos a 4,8, 6,4, 9,8 y 11,9 minutos para la But, Put, Spd y Spm, respectivamente.

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Las diferencias en el contenido de PA se evaluaron mediante un diseño completamente al azar con un factor (Estado) para la zona central, y un arreglo factorial (edad y estado) para la zona occidental. Las pruebas de ANDEVA, validación de supuestos y comparaciones múltiples se realizaron con SAS 9.1 ®

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para las zonas estudiadas el contenido de poliaminas libres totales oscila entre 268 y 781 nmol/gpf en palma joven (3 años) y entre 300 y 1.300 nmol/gpf en palma adulta. Dentro de las tres poliaminas cuantificadas la putrescina (Put) se presenta en mayor cantidad seguida de espermidina (Spd) y espermina (Spm) como se ha reportado previamente (Romero *et al.*, 1999; Rocha *et al.*, 2005).

CONTENIDO DE PA EN PALMAS CON PC ZONA CENTRAL

En la zona central se presenta un cambio en el contenido de PA libres totales a medida que se desarrolla la enfermedad. Los niveles más altos se presentan en palmas sanas y en recuperación (Tabla 1). La tendencia muestra que a medida que avanza la enfermedad la concentración de PA libres desciende hasta un punto mínimo en el estado PC1; a partir de este momento la concentración aumenta gradualmente hacia el estado de BR donde los valores de poliaminas aumentan a valores similares a los encontrados en palmas sanas (Fig. 2a). Esta misma tendencia se observa para la Put, cuyo contenido disminuye a medida que avanza la enfermedad, aumentando en palmas que presentan buena recuperación (Fig. 2b). En el caso de Spd y Spm, no hay una tendencia clara aunque existen variaciones en las concentraciones registradas (Tabla 1). Debido a que Put es la poliamina que se encuentra en mayor proporción en el tejido estudiado, el cambio de PA libres observado se debe básicamente al cambio en la concentración de este metabolito durante la enfermedad. Los cambios en la concentración de PA total y Put observados son similares a lo reportado por otros autores en la Zona Oriental palmera (Rocha *et al.*, 2005; Norato *et al.*, 1999). En la Zona Central y Oriental las plantas pueden emitir tejidos sanos aún en estados avanzados de la enfermedad, no obstante, este proceso exige un incremento en la actividad meristemática. Debido a que las PA, especialmente la Put, están relacionadas con la iniciación del crecimiento y la morfogénesis (Smith, 1985; Kakkar *et al.*, 2000), es probable que deba generarse un aumento en la síntesis de estas sustancias durante la fase de recuperación para promover el crecimiento de tejido sano. Estudios previos realizados en la Zona Oriental palmera han demostrado que la aplicación exógena de Put promueve la recuperación de palmas afectadas con PC (Norato *et al.*, 1999; Rocha *et al.*, 2005), lo que indica que estos metabolitos tienen relación con la promoción del crecimiento bajo ciertas condiciones ambientales. No obstante, para estudios posteriores, es necesario realizar análisis más detallados que permitan identificar con más claridad cambios en la síntesis de PA libres y su relación con la capacidad de recuperación de palmas afectadas con PC.

CONTENIDO DE PA EN PALMAS CON PC ZONA OCCIDENTAL

En la zona occidental los contenidos de PA totales y Put son más altos en palmas adultas que en palmas jóvenes (Tabla 2). El contenido de PA totales, Put y Spm varía en los diferentes estados y con una tendencia similar en ambas edades (Fig. 3). Debido a que no se presenta interacción estadística entre las variables edad y estado de la PC (p valor interacción $\geq 0,05$) el cambio en el contenido de PA libres durante la enfermedad en la zona occidental es independiente del estado fenológico de la planta. A medida que avanza la enfermedad, el contenido de PA libres aumenta llegando a un

Estado	Putrescina		Espermidina		Espermina		Pa Total		Mín.	Máx.	Promedio	Mín.	Máx.	Promedio	Mín.	Máx.	Promedio	Mín.	Máx.	Promedio	
	Promedio	Máx.	Mín.	Máx.	Promedio	Mín.	Máx.	Promedio													Mín.
Sana	713,95	981,15	424,31	147,66	160,25	137,75	77,68	46,27	1165,17	646,96	928,58	46,27	77,68	66,98	46,27	77,68	66,98	46,27	1165,17	646,96	928,58
PC Inicial	467,37	576,85	351,92	158,90	192,01	134,98	123,63	67,24	808,12	667,56	717,08	67,24	123,63	90,81	67,24	123,63	90,81	67,24	808,12	667,56	717,08
Sin Recuperación	587,64	831,67	312,13	108,61	157,53	51,30	89,11	36,65	1057,26	462,85	756,03	36,65	89,11	59,79	36,65	89,11	59,79	36,65	1057,26	462,85	756,03
Buena recuperación	739,49	873,34	616,69	163,38	193,30	136,61	82,81	64,18	1149,45	848,48	975,72	64,18	82,81	72,86	64,18	82,81	72,86	64,18	1149,45	848,48	975,72

Tabla 1. Contenido de poliaminas libres en meristemo de palmas con PC en Zona Central (Puerto Wilches Santander). Los valores se presentan en nmol/gpf. Sana n = 3. PC Inicial n = 3. Sin Recuperación n = 9. Buena Recuperación n = 3.

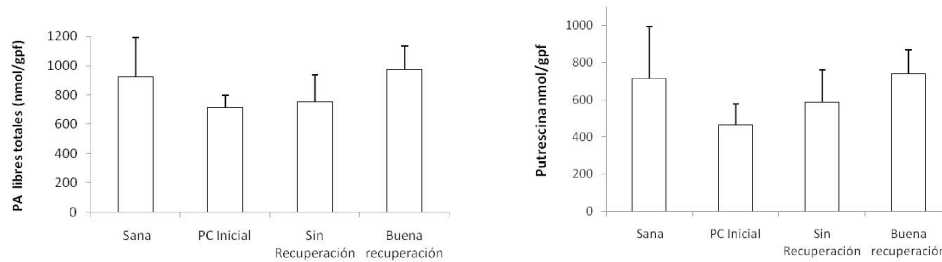


Figura 2. Cambio en el contenido de Poliaminas Libres en palmas con diferentes estados de PC en Zona Central. A. Poliaminas libres totales. B. Putrescina. Los valores se presentan en nmol de poliaminas/gramo de peso fresco (gpf). Las barras de error corresponden a la desviación estándar

Estado	Putrescina		Espermidina		Espermina		PA TOTAL	
	Adulta	Joven	Adulta	Joven	Adulta	Joven	Adulta	Joven
Sana	271,05 (a)	248,49(b)	81,67	108,22	63,95	72,29	416,68(a)	428,99(b)
PC Inicial	387,33 (a)	211,01 (b)	82,41	82,38	96,97	61,22	566,72 (a)	354,60(b)
Sin Recuperación	687,34 (a)	347,11 (b)	95,71	78,32	129,45	92,24	912,51 (a)	517,68 (b)
Buena recuperación	430,35 (a)	300,89 (b)	113,41	85,79	130,70	91,64	674,46 (a)	478,32(b)

Tabla 2. Contenido de poliaminas libres en meristemo de palmas con PC en Zona Occidental (Tumaco-Nariño). Los valores se presentan en nmol/gpf. En todos los casos n = 5 excepto PC Inicial plantas adultas donde n = 4. (a) y (b) representan diferencias significativas entre edades para cada poliamina con Prueba Duncan $p \leq 0,05$.

punto máximo en plantas SR y los valores más bajos se presentan en plantas sanas y con PCI. El contenido de Put es significativamente alto en el estado SR por lo tanto esta sustancia es la que hace un mayor aporte al contenido de PA observado en esta fase de la enfermedad (Fig. 3). En relación con Spm, la concentración de esta poliamina es baja en palmas sanas y con PCI, aumenta en estados avanzados de PC y se mantiene elevada hasta que la planta se recupera (Fig. 3). Los cambios en la concentración de estas dos poliaminas en la zona occidental pueden explicarse en función de los diferentes roles que tienen las poliaminas en las plantas. Estas sustancias además de estar implicadas en procesos de desarrollo y división celular, están relacionadas con la generación de respuestas de defensa contra patógenos (Walters, 2003). Una de las principales respuestas de una planta cuando es atacada es la generación de especies reactivas de oxígeno (ROS), las cuales dan lugar a la muerte celular del tejido en el sitio de infección evitando así la proliferación del patógeno (Nimchuk *et al.*, 2001). El aumento en el contenido de Put y Spm se ha relacionado con el incremento de especies reactivas de oxígeno en diversas interacciones planta-patógeno, puesto que su degradación por medio de enzimas diamina oxidasa y poliamina oxidasa contribuyen a la producción de ROS (Cowley y Walters 2002; Marina *et al.*, 2008). Para las plantas afectadas con PC de la Zona Occidental, el aumento en el contenido de Put y Spm en el estado SR podría estar relacionado con la generación de ROS lo que contribuiría a la expansión del tejido necrótico durante la fase SR de PC. Esto podría ser una estrategia de defensa secundaria de la planta ante la imposibilidad de, a través de incrementos en la actividad meris-

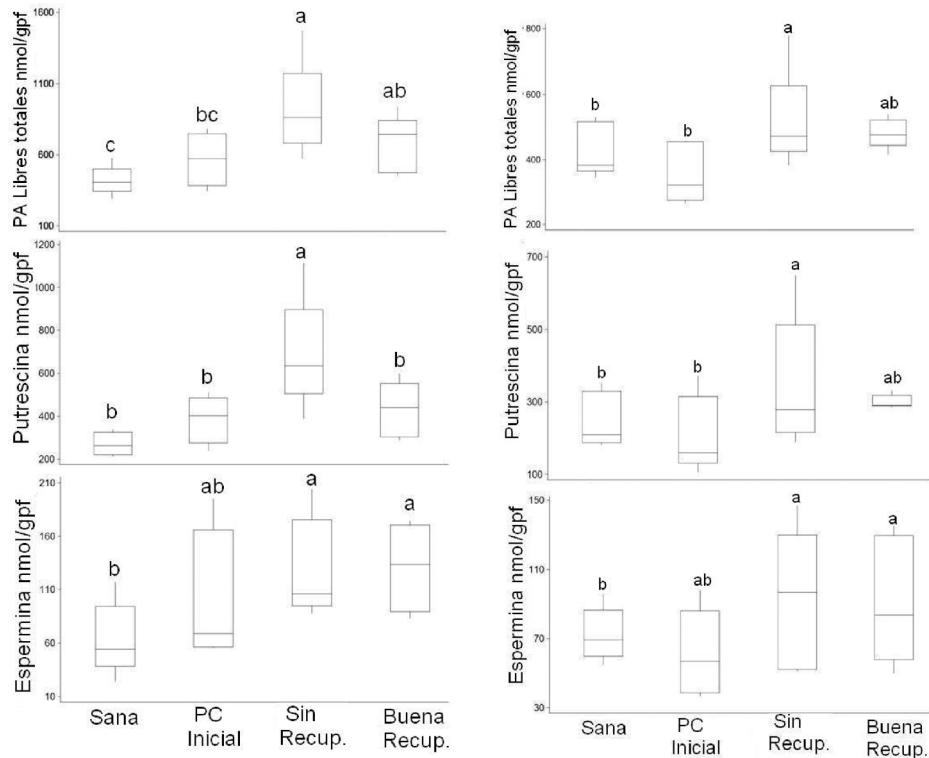


Figura 3. Cambio en el contenido de de Poliaminas libres totales en palmas con diferentes estados de PC en Zona Occidental. A. Plantas Adultas .B Plantas Jóvenes. (a) (b) (ab) y (bc) representan diferencias estadísticamente significativas entre estados prueba de Duncan $p \leq 0.05$.

temática como los observados en la Zona Central, producir rápidamente estructuras sanas que no sean reinfectadas. Aunque los resultados presentados en este trabajo no permiten identificar el mecanismo por medio del cual la regulación de la síntesis y degradación de PA libres tiene un rol en el sistema de defensa de la planta, es claro que hay un cambio en el contenido de estos metabolitos en relación con la enfermedad, por lo tanto es necesario realizar análisis futuros a nivel enzimático que permitan identificar el mecanismo por medio del cual las PA tienen un papel en la respuesta de defensa de palmas afectadas con pudrición de cogollo en la zona occidental

Diferencias en el contenido de PA entre zonas durante el desarrollo de la PC

Los cambios en el contenido de PA durante el desarrollo de la PC es diferente entre la Zona Central y Occidental (Fig. 4), por lo tanto el papel de estos metabolitos es diferente en cada sitio a pesar de que en ambas zonas se esta evaluando el mismo material y el mismo complejo de microorganismos (Sarria *et al.*, 2008). Para palma de aceite, el cambio diferencial en del contenido de PA libres en las dos zonas podría estar relacionado con la etiología de la enfermedad. Si bien se ha determinado que el agente causal de la PC es el mismo, las características climáticas hacen que las posibilidades de recuperación natural sean diferentes y así mismo el papel de las PA durante ese proceso.

De esta manera, en la Zona Central donde las palmas se recuperan espontáneamente, el aumento en la concentración de estos metabolitos (principalmente Put) en estados de recuperación indicarían su papel como promotores de crecimiento favoreciendo la emisión de tejido sano (Fig. 2; Fig. 4a; Fig. 4b), como ha sido reportado previamente en otras zonas donde también se presentan recuperaciones espontáneas (Rocha *et al.*, 2005; Norato *et al.*, 1999). En contraste con la Zona Central, la tendencia observada en la Zona Occidental indica que las PA podrían estar involucradas con otro tipo de procesos durante la enfermedad. En esta zona la recuperación espontánea es limitada debido a condiciones ambientales que favorecen una alta presión de inóculo. Debido a que las concentraciones más altas de PA libres, Put y Spm se presentan en el estado “sin recuperación” (Fig. 4), y es en esta fase donde se observa una mayor expansión del tejido necrótico, es probable que la liberación de ROS a partir de Put y Spm este involucrada en el desarrollo de lesiones que limiten la expansión del patógeno hacia el meristemo aportando de esta manera al sistema de defensa de la planta.

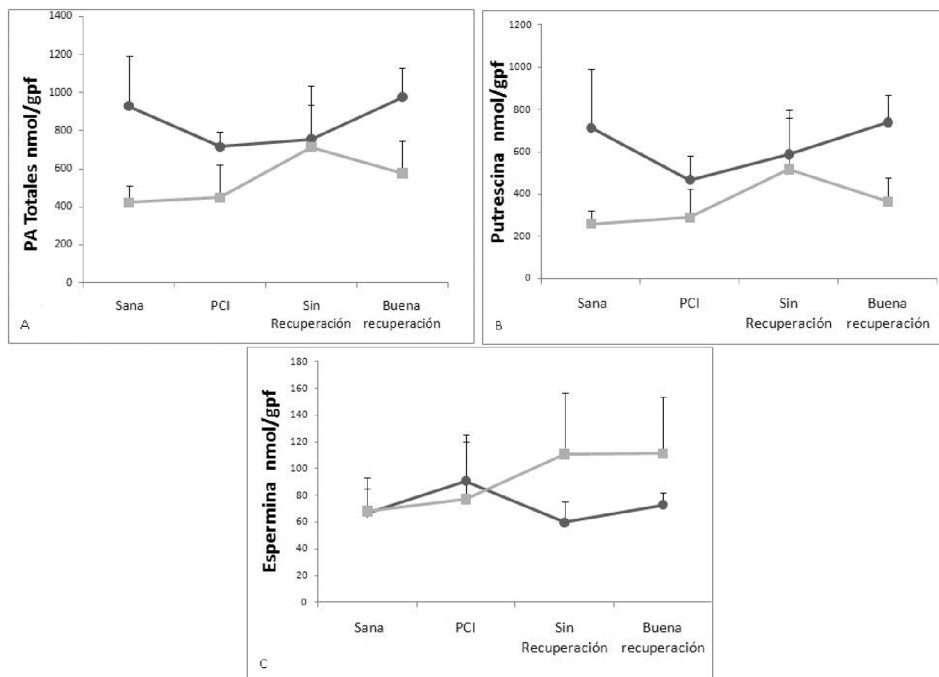


Figura 4. Comparación en el contenido de PA libres entre Zona Central y Occidental en diferentes estados de PC. A. PA libres totales. B. Putrescina. C. Espermina. Línea con símbolo círculo sólido Zona Central, Línea con símbolo cuadrado sólido Zona Occidental. Las barras de error corresponden a la desviación estándar: Zona Central Sana n = 3. PC Inicial n = 3. Sin Recuperación n = 9. Buena Recuperación n = 3. Zona Occidental en todos los casos n = 10 excepto PC Inicial donde n = 9.

Los resultados presentados en este trabajo generan una serie de interrogantes acerca de cómo, el rol de las PA podría estar interactuando para favorecer la recuperación de plantas con PC o promover respuestas secundarias de defensa a través de la producción

de ROS. Es necesario identificar el mecanismo mediante el cual el rol de las PA puede variar dependiendo de las condiciones que se presenten ya que aun no se ha descrito para ningún sistema planta-patógeno y su conocimiento será un punto de partida clave para determinar el efecto real de estos metabolitos en el proceso de recuperación de palmas con PC. De esta manera será posible generar opciones de manejo de la PC para cada zona palmera, que involucren la utilización de reguladores de crecimiento y que junto con estrategias de control del patógeno constituirán un instrumento efectivo para disminuir los casos de infección y promover la recuperación de palmas afectadas por pudrición de cogollo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al personal de Palmas Monterrey S.A. y Palmeiras S.A. por su colaboración y disposición para la toma del material vegetal. Al personal del Programa de Fisiología de Cenipalma, Ivan Ayala, Paola Hormaza, Edison Daza, Cristhian Bayona, Diana Buitrago, Camilo Cuchimaque y Franklin Mayorga. Este trabajo está enmarcado dentro del Convenio de Cooperación Institucional entre Cenipalma y la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional. La investigación cuenta con la financiación del Fondo de Fomento Palmero administrado por Fedepalma y el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural.

BIBLIOGRAFÍA

- ARIBAUD M, KEVERS C, MARIN-TANGUY J, GASPARD T. Low activity of amine-oxidases and accumulation of conjugated polyamines in disfavor of organogenic programs in *Crysanthemum* leaf disc explants. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 1999;42:85-94.
- COWLEY T, WALTERS DR. Polyamine metabolism in barley reacting hypersensitively to the powdery mildew fungus *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*. *Plant Cell Environ.* 2002;25:461-468.
- ESCRIBANO M, LEGAZ M. High performance liquid chromatography of the dansyl derivatives of putrescine, spermidine and spermine. *Plant Physiol.* 1988;87:519-522.
- FEDEPALMA, FEDERACION NACIONAL DE CULTIVADORES DE PALMA DE ACEITE. Anuario Estadístico. Bogotá: Fedepalma; 2007.
- FICHAS TÉCNICAS. Identificación de síntomas de la enfermedad y de recuperación de la pudrición de cogollo (PC). Convenio Cenipalma - Alcaldía de Barrancabermeja (UMATA); 2006.
- FLORES H, GALSTON A. Analysis of polyamines in higher plants by high performance liquid chromatography. *Plant Physiol.* 1982;69:701-706.
- GÓMEZ CP. Estado actual de la investigación sobre pudrición de cogollo. Palmas. 1995;16:9-23.
- GÓMEZ J. Memorias VII reunión técnica nacional de palma de aceite. Bogotá; Octubre de 2007.
- KAKKAR RK, NAGAR PK, AHUJA PS, RAI VK. Polyamines and plant morphogenesis. *Biol Plant.* 2000;43:1-11
- MARINA M, MAIALE S, ROSSI F, ROMERO M, RIVAS E, *et al.* Apoplastic

Polyamine Oxidation Plays Different Roles in Local Responses of Tobacco to Infection by the Necrotrophic Fungus *Sclerotinia sclerotiorum* and the Biotrophic Bacterium *Pseudomonas viridiflava*. *Plant Physiol.* 2008;147:2164-2178.

NIETO PL. Síntomas e identificación del agente causal del complejo Pudrición de Cogollo de la palma de aceite, *Elaeis guineensis* Jacq. *Palmas.* 1996;17:57-60.

NIMCHUK Z, ROHMER L, CHANG J, DANGL J. Knowing the dancer from the dance: R-gene products and their interactions with other proteins from host and pathogen. *Curr Opin Plant Biol.* 2001;4:288-94.

NORATO J, ROMERO HM, MORA S. Estudios fisiopatológicos en palma de aceite: Acción de algunos reguladores del crecimiento en la recuperación de palmas de aceite infectadas con pudrición de cogollo. *Comalfi.* 1999;26:8-20.

ROCHA PJ, MENDOZA C, CAYÓN G. Application of polyamines in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) stops advance of bud rot disease. *J Oil Palm Res.* 2005;17:168-175.

ROMERO HM, NORATO J. Estudios fisiopatológicos en palma de aceite: Contenido de poliaminas libres y su relación con la pudrición de cogollo. *Comalfi.* 1999;26:1-7.

SARRIA G, TORRES G, AYA H, ARIZA J, RODRÍGUEZ J, VÉLEZ D, *et al.* Identificación de *Phytophthora* sp., como el microorganismo responsable de las lesiones iniciales de la pudrición del cogollo de la palma de aceite en Colombia. *Palmas.* 2008 en prensa.

SMITH T. Polyamines. *Ann Rev Plant Physiol.* 1985;36:117-143.

WALTERS DR. Polyamines and Plant Disease. *Phytochemistry.* 2003;64: 97-107.