

Poliaminas: reguladores del crecimiento con múltiples efectos en las plantas

Polyamines: Growth Regulators with Multiples Effects in Plants

Cristina Mendoza Forero¹; Pedro J. Rocha Salavarrieta²

RESUMEN

Las poliaminas (PA) son pequeñas moléculas presentes en todos los seres vivos. Debido a sus características bioquímicas están implicadas en una serie de importantes procesos celulares, en eventos del crecimiento y desarrollo vegetal y en la respuesta de las plantas a condiciones de estrés. En esta revisión se presentan sus características y la ruta metabólica de su biosíntesis. Así mismo se mencionan algunas de las funciones que cumplen en las plantas, por lo cual pueden ser catalogadas como reguladores del crecimiento vegetal (fitohormonas). Finalmente se presentan algunos usos que se han dado a las poliaminas en especies de interés agrícola y forestal, y algunas consideraciones sobre su uso potencial en el cultivo de la palma de aceite.

SUMMARY

Polyamines (PA) are small molecules that are present in all living forms. Because of their biochemical properties, polyamines in plants are involved in several processes, including cell growth, plant development, and responses against multiple stress events. Here, some aspects about polyamine biosynthesis and their functions in plants are reviewed. Finally, uses of polyamines in agriculture on crops and potential uses in oil palm are described.

Palabras clave adicionales: Poliaminas, Putrescina, Espermidina, Espermina, Crecimiento, Desarrollo vegetal

DEFINICIÓN

Las poliaminas (PA) son un grupo de compuestos nitrogenados de bajo peso molecular que se presentan en las células de todos los seres vivos (Galston 1983). Por su carácter policatiónico

(cargadas positivamente) pueden unirse y formar complejos con moléculas polianiónicas (cargadas negativamente), tales como algunas proteínas, los fosfolípidos, las pectinas, el ADN y el ARN, entre otras (Galston 1983; Galston y Kaur-Shawney 1987). Debido a estas características, las PA afectan

1 Bióloga. Candidata a MSc. Fisiología. Universidad Nacional de Colombia. E-mail: cmendoza@ciencias.unal.edu.co

2 Biólogo. Phd. Investigador Titular, Laboratorio de Marcadores Moleculares, Área de fisiología y Mejoramiento. Cenipalma, Calle 21 #42C-47, Bogotá D.C., Colombia. E-mail: pedro.rocha@cenipalma.org

la actividad celular, y como consecuencia están involucradas en una amplia gama de procesos fisiológicos que van desde el crecimiento y desarrollo vegetal hasta la protección contra el estrés biótico y abiótico (Guye et al., 1986; Evans y Malmberg 1989; Faust y Wang 1992; Bais y Ravishankar 2002).

Las principales PA son putrescina (Put), espermidina (Spd) y espermina (Spm) (Fig. 1). Ellas se encuentran en todas las células vegetales en tres estados diferentes (Evans y Malmberg 1989; Galston y Kaur-Shawney 1990):

- Estado libre, en el cual son activas electrostáticamente, es decir, tienen la posibilidad de asociarse con moléculas cargadas negativamente (técnicamente llamadas aniones).
- Estado ligado soluble, en el cual las PA están formando complejos con compuestos de bajo peso molecular y son solubles en el citoplasma de la célula y están protegidas contra la degradación durante su transporte a través de la planta.
- Estado ligado insoluble, cuando están unidas a macromoléculas como la celulosa de la pared celular y a sitios aniónicos de las membranas. Debido al alto peso molecular de este complejo, las PA en este estado no se presentan en el citoplasma celular.

BIOSÍNTESIS Y METABOLISMO

La biosíntesis de las PA se puede dividir en dos pasos principales (Fig. 1):

- Síntesis de la diamina putrescina (Put) a partir de los aminoácidos básicos L-ornitina (Orn) y L-arginina (Arg),
- Síntesis de las poliaminas espermidina (Spd) y espermina (Spm) a partir de Put y del aminoácido L-metionina (Met).

Síntesis de putrescina

La síntesis de Put (Fig. 1) puede ocurrir por vía directa tras la descarboxilación (pérdida de un grupo carboxilo) de la Orn por la acción de la

enzima ornitina descarboxilasa (ODC). La vía indirecta, la más común en plantas, sintetiza putrescina tras la descarboxilación de la Arg por medio de la enzima arginina descarboxilasa (ADC), seguida con la formación de agmatina (Agm) y N-carbamoylputrescina (NCPut) como pasos intermedios los cuales permiten un mayor control sobre la síntesis (Slocum, 1991a; Tiburcio et al. 1997).

La actividad de las vías ODC y ADC dependen del tipo de tejido o del estado de desarrollo vegetal (Slocum 1991a; Andersen et al. 1998). Se han llevado a cabo estudios con las enzimas ODC y ADC, sus substratos marcados radioactivamente y sus respectivos inhibidores DL- α -difluorometilornitina (DFMO) y DL- α -difluorometilarginina (DFMA), con el fin de evaluar su actividad enzimática en diferentes procesos vegetales. Por ejemplo, en embriones de semillas de yute (*Corchorus* sp.), Pandit y Ghosh (1988) han propuesto que la ODC puede ser activa en la proliferación celular, y la ADC se requiere para los procesos de crecimiento, expansión y diferenciación. En cebada (*Hordeum vulgare* L.) y arroz (*Oryza sativa* L.) se ha demostrado que la vía ADC está involucrada en la síntesis de Put como respuesta a condiciones de estrés por exceso de ozono (Galston y Kaur-Shawney 1990; Flores 1991). Robie y Minocha (1989) demostraron que en fases tempranas de desarrollo de embriones somáticos de zanahoria (*Daucus carota* L.), la Put libre se deriva completamente de la vía ADC, mientras que la vía ODC se presenta sólo durante estadios tardíos del desarrollo del embrión y del crecimiento vegetal.

Síntesis de espermidina y espermina

La síntesis de las poliaminas Spd y Spm (Fig. 1) ocurre a partir de la adición a la Put de uno o dos grupos aminopropilo donados por la S-adenosilmetionina descarboxilada (dSAM). La dSAM se deriva de la S-adenosilmetionina (SAM) por acción de la enzima S-adenosilmetionina descarboxilasa (SAMDC). A su vez, SAM deriva del aminoácido metionina. La adición de grupos aminopropilo es catalizada por enzimas específicas llamadas putrescina aminopropiltransferasa (PAPT), y espermidina y espermina sintetasas (Spds, Spms) (Slocum 1991a; Bagga et al. 1997; Andersen et al.

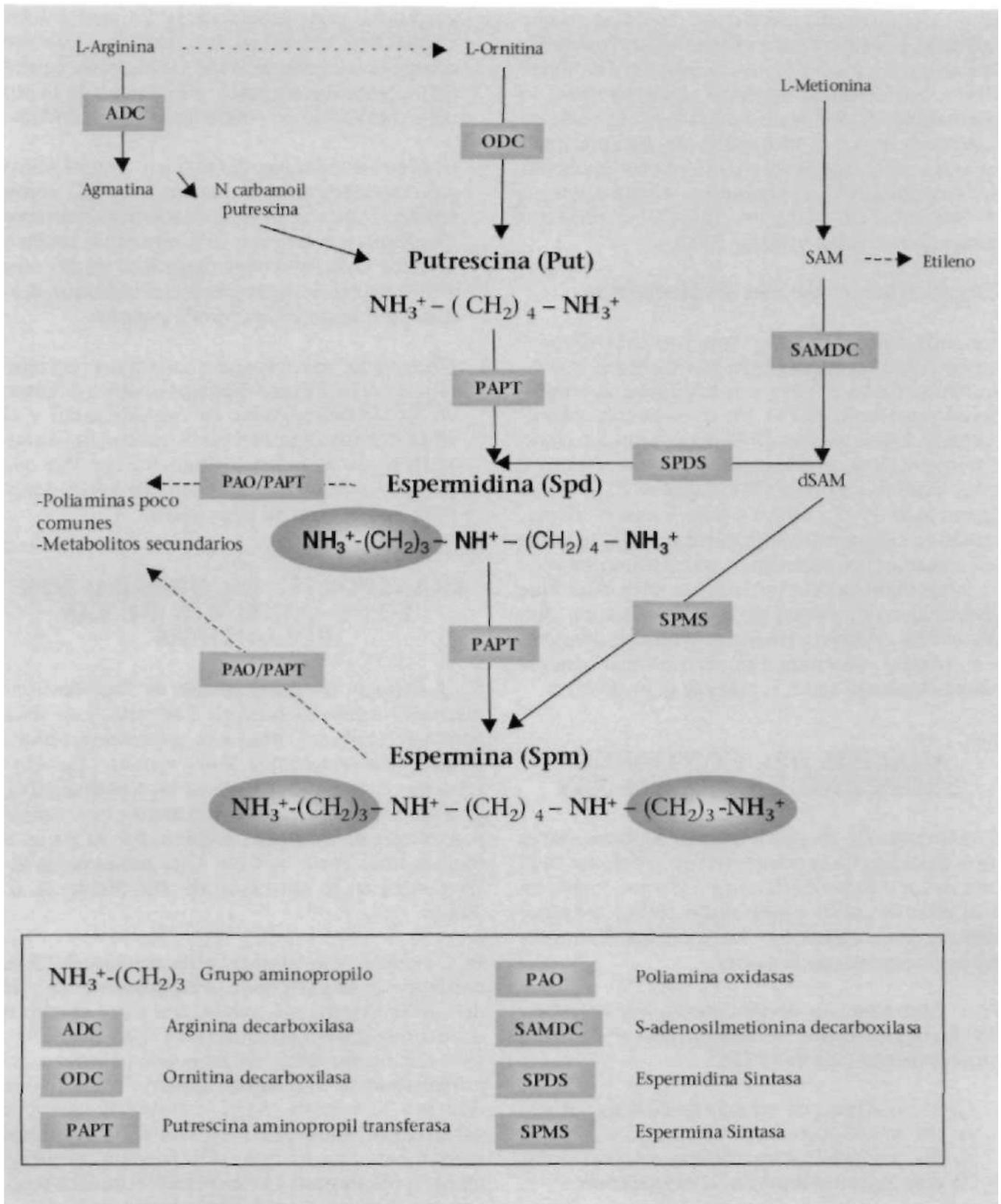


Figura 1. Esquema de la ruta biosintética de las principales poliaminas (Adaptado de diversas fuentes). Las líneas discontinuas representan varios pasos.

1998). A partir del precursor dSAM se puede sintetizar la fitohormona etileno cuyas funciones son antagónicas con las PA (Kushad y Dumbroff 1991). Por ejemplo, durante el desarrollo y la maduración de frutos de aguacate no se presenta competencia por la utilización de este precursor entre la vía de síntesis del etileno y la vía de síntesis de la espermidina y la espermina, mientras que en el desarrollo de flores de clavel sí se presenta competencia (Faust y Wang 1992).

Catabolismo de las Poliaminas

Las poliaminas Put, Spd y Spm son catabolizadas (degradadas) principalmente por diaminas y poliaminas oxidadas (PAO) y por la putrescina aminopropiltransferasa (PAPT), las cuales están involucradas en la producción de PA poco comunes, como noespermidina, noespermina, caldopentamina y otras (Phillips y Kuehn 1991; Bagga et al. 1997; Tiburcio et al. 1997). Estas PA poco comunes se presentan en ciertos microorganismos como *Physanmi polycephalum*, en organismos que habitan en condiciones extremas como bacterias termófilas (que viven bajo condiciones de alta temperatura) tipo *Caldariella acidophila* (Hamana y Matsuzaki 1984) y en plantas sometidas a estrés osmótico como la alfalfa (*Medicago sativa* L.) (Bagga et al. 1997).

ANÁLISIS DEL CONTENIDO ENDÓGENO DE POLIAMINAS

El contenido de PA puede reflejar aspectos claves de la fisiología de la planta, relacionados con cada uno de los estados de desarrollo y como respuesta a diferentes condiciones ambientales. De igual manera, este contenido varía en los diferentes tejidos y órganos de la planta.

Para determinar los niveles endógenos de PA en los diferentes tejidos, se lleva a cabo el siguiente procedimiento (Smith 1991):

- Las PA se extraen del tejido vegetal macerándolo en frío (a 4°C) con ácido tricloroacético (TCA). La función del TCA es evitar la reacción de las PA con otras moléculas o su degradación.
- Al extracto se le adiciona cloruro de dansilo, compuesto fluorescente, el cual se adhiere a los

grupos con carga positiva de las PA, haciéndolas visibles bajo luz ultravioleta. Debido a que este compuesto es fotosensible (se degrada con la luz), a partir de este paso, todo el procedimiento debe ser llevado en condiciones de oscuridad.

- Es necesario remover del extracto vegetal todos aquellos compuestos que no sean PA, como fenoles y raninos, y restos de reactivos químicos de los pasos anteriores. Con este fin se realizan lavados con solventes orgánicos como éter etílico y tolueno, y limpiezas con hidrólisis alcalina (utilizando hidróxido de potasio).
- Finalmente, para separar y cuantificar las diferentes PA se utilizan métodos analíticos, como el TLC (cromatografía en capa delgada) y el HPLC (cromatografía líquida de alta eficiencia). El HPLC es un método altamente sensible que permite la detección de niveles de PA en nanomoles por gramo de peso fresco.

TRANSPORTE, INCORPORACIÓN Y LOCALIZACIÓN DE LAS POLIAMINAS

El transporte de PA depende de factores ambientales, como la humedad relativa y la temperatura. Estudios realizados en plántulas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) y maíz (*Zea mays* L.) demostraron que al 100% de humedad relativa, la absorción de putrescina fue menor que a otros porcentajes de humedad relativa. Por su parte, a temperaturas entre 4 y 30° C se presentaron incrementos en la absorción de Put (Rabiti et al. 1989).

En las células vegetales, la incorporación de PA es bastante rápida y depende principalmente del pH del medio externo a la célula, con picos máximos de incorporación a pH entre 4,0 y 5,0 y pH de 8,0. Una vez incorporadas, las PA pueden almacenarse principalmente en compartimentos como la pared celular y la vacuola (Bagni y Pistocchi 1991). A valores de pH fisiológico (7,0), las PA son moléculas fuertemente básicas que están cargadas positivamente (policationes) y a este pH las PA pueden ligarse activamente a los más importantes polianiones celulares (Galston y Kaur-Shawney 1987; Slocum 1991b).

FUNCIÓN A NIVEL CELULAR

Investigaciones realizadas *in vitro* e *in vivo* con *Helianthus tuberosus* L. han demostrado que el máximo nivel de síntesis de PA se encuentra justo antes de la replicación de ADN y la división celular, por tal motivo se propone que existe una alta correlación entre los niveles de poliaminas y ciertos eventos del ciclo celular en plantas (Seraffin et al. 1989). En diversos sistemas vegetales, como algas (*Eugletú gracilis*), frutos de manzana y tomate, existe amplia evidencia de la asociación entre la síntesis de proteínas, de ARN y de ADN, la metilación del ADN y el aumento en el contenido de PA en los tejidos. Cuando se presentan bajas tasas de síntesis de estas moléculas y de división celular, el contenido endógeno de PA disminuye (Egea y Mizrahi 1991). En consecuencia, el proceso de crecimiento está afectado positivamente por la presencia y actividad de las PA (Faust y Wang 1992).

En la membrana celular, las poliaminas se unen a los fosfolípidos y a sitios aniónicos, alterando su permeabilidad y fluidez, por lo tanto, modulan indirectamente la actividad de las enzimas asociadas con la membrana (Galston y Kaur-Shawney 1987) y ejercen una función de protección contra el estrés (Evans y Malmberg 1997).

FUNCIÓN EN EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LAS PLANTAS

Las características fisicoquímicas de las PA son la base de su acción hormonal. Las PA además de ser esenciales para el crecimiento, bajo condiciones apropiadas, pueden ejercer funciones específicas de control de la morfogénesis (Galston y Kaur-Shawney 1990).

Tabor y Tabor (1984) han demostrado que en mutantes de la levadura *Saccharomyces cerevisiae* incapaces de sintetizar niveles suficientes de PA, se presentan problemas en el crecimiento. Por ejem-

plo, aquellos mutantes que no pueden sintetizar suficiente Spd crecen, pero son incapaces de esporular. Este hecho demuestra que la Put puede sostener el crecimiento y que las otras PA son necesarias para llevar a cabo la diferenciación celular.

Las PA promueven el crecimiento de algunos tejidos. En un gran número de plantas se ha relacionado la presencia de PA con órganos y tejidos en crecimiento activo y con diferentes procesos de diferenciación y morfogénesis. Por ejemplo, la formación de nódulos y raíces en *Phaseolus aureus* Roxb. (Jarvis et al. 1985), la determinación en el meristemo del tallo del desarrollo vegetativo o reproductivo en *Sinapsis alba* L. (Havelange et al. 1996), la iniciación y el desarrollo floral, la formación del polen, el desarrollo del fruto en arveja (*Pisum sativum* L.) (Evans y Malmberg 1989; Marquínez et al. 2001), la formación del embrión en zanahoria (*D. carota*) (Bastola y Minocha 1995) y la germinación de semillas (Galston y Flores 1991; Bais y Ravishankar, 2002).

El uso de PA,
surge como una
posibilidad
dentro de la
búsqueda de
nuevas
alternativas para
el manejo de la
PC en la palma
de aceite.

En *Phaseolus* sp., las PA estabilizan y protegen las membranas celulares contra el daño por congelamiento; su efectividad en la protección depende del número de cargas por molécula, de esta manera la Spm (que tiene cuatro cargas positivas) ejerce una protección más efectiva que la Spd (de tres cargas positivas) y que la Put (que posee dos cargas positivas) (Fig. 1) (Guye et al. 1986). Debido a su acción protectora en las membranas (Guye et al. 1986) y a su capacidad para controlar radicales libres (tales como los iones superóxido) (Ha et al. 1998), las PA minimizan el estrés en diversos órganos. Las PA retardan la senescencia de las hojas (Faust y Wang 1992), en avena (*Avena sativa* L.) su concentración es mayor en órganos jóvenes no senescentes y disminuye a medida que el órgano se hace viejo, y esta disminución sigue el patrón de aparición de síntomas de senescencia. La aplicación exógena de PA retarda la destrucción de clorofilas e induce la síntesis de ADN y la división celular (Slocum et al. 1984).

USOS DE LAS POLIAMINAS

Por medio de aplicaciones exógenas de PA se han presentado resultados positivos en el crecimiento, desarrollo y protección contra diversos tipos de estrés biótico y abiótico en múltiples especies vegetales de interés agrícola y forestal.

A partir de tubérculos de papa pastusa (*Solanum tuberosum* L.) tratados con Put, Spd y Spm se desarrollaron plantas que emergieron más rápido, con mayores altura y número de tallos principales, así como incrementos en la producción de tubérculos (Montenegro 1995).

Aplicaciones exógenas de Put atenuaron los efectos de deshidratación y pérdida de la viabilidad producidos por las heladas, en especies susceptibles a las bajas temperaturas como el maíz (*Zea mays* L.), la papa criolla (*Solanum phureja* Juz. et Buk.) y el pasto kikuyo (*Pennisetum clandestinum* Hochst.), entre otros (Norato et al. 1991; Romero y Norato 1996; Marquínez 2001). En frutos de manzana maduros, la aplicación de poliaminas retardó el ablandamiento de los frutos y redujo los daños causados por el enfriamiento, debido a la protección de las paredes celulares (Kramer y Wang 1990). En frutos de naranja, las PA aplicadas indujeron una reducción en la producción de etileno (el cual acelera la maduración y la senescencia del fruto) (Even-Chen et al. 1982).

El proceso de crecimiento celular está afectado positivamente por la presencia y actividad de las poliaminas.

Las plántulas de especies arbóreas nativas como el sietecueros (*Tibouchina lepidota* Baill.), el aliso (*Alnus acuminata* Kunth) y el mangle rojo (*Rhizophora mangle* L.) presentan una etapa de crecimiento lento bastante prolongada, en la cual la concentración endógena de PA libres es inferior a 30 nmol/g de peso fresco. Tras la aplicación exógena de PA se indujeron cambios en todos los órganos, dando como resultado plantas con un mayor vigor, lo que permite deducir que la aplicación exógena de PA activó procesos integrados al crecimiento y desarrollo de la planta (Romero et al. 1994; Norato y Romero 1995, Mendoza et al. 2000).

POLIAMINAS Y LA PALMA DE ACEITE

Como medida alternativa en el manejo del Complejo de Pudrición del Cogollo (PC) en palma de aceite (*Elaeis guineensis* Jacq.) se han llevado a cabo ensayos preliminares con aplicaciones exógenas de PA, con miras a incrementar el crecimiento y desarrollo de las flechas y disminuir la afección de la PC y acelerar el proceso de recuperación de las palmas (Romero y Norato 1999). Sin embargo, se hace necesario cuantificar la concentración endógena de PA en diferentes tejidos como el meristemo, el cogollo y las hojas, con el objeto de establecer si existen correlaciones entre el contenido endógeno de PA en cada uno de estos y el estado fitosanitario de las palmas.

Además, es necesario analizar el efecto de la aplicación exógena en palmas, con el fin de desarrollar una técnica de manejo fitohormonal que reduzca las pérdidas económicas que afectan en la actualidad a diversas plantaciones.

El uso de PA, por lo tanto, surge como una posibilidad dentro de la búsqueda de nuevas alternativas para el manejo de la PC en la palma de aceite. Así mismo, se puede plantear su uso potencial, junto con el de otros reguladores del crecimiento, en prácticas que incidan en la germinación de semillas, la floración y el desarrollo y crecimiento de los frutos, entre otros.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan sus agradecimientos a Enrique Torres (Facultad de Agronorma, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá), Pedro León Gómez Cuervo, Olga Lucía Mora y Wilman Delgado (Cenipalma) por la opinión crítica del manuscrito y sus valiosos comentarios. Esta publicación hace parte del proyecto "Optimización de la poliaminas en el manejo de enfermedades, plagas y la producción del Cultivo de la Palma de Aceite". La investigación de Cenipalma es apoyada por el Fondo de Fomento Palmero.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSEN, S.; BASTOLA, R.D.; MINOCHA, S.C. 1998. Metabolism of polyamines in transgenic cells of carrot expressing a mouse ornithine descarboxylase cDNA. *Plant Physiology (Estados Unidos)* v.116, p. 299- 307.
- BAIS, H.P.; RAVISHANKAR, G.A. 2002. Role of polyamines in the ontogeny of plants and their biotechnological applications. *Plant Cell Tissue and Organ Culture (Países Bajos)* v.69, p. 1-34
- BAGGA, S. ROCHFORD, J.; KLAENE, Z.; KUELEN, C; PHILLIPS, G. 1997. Putrescine aminopropyltransferase is responsible for biosynthesis of spermidine, spermine, and multiple uncommon polyamines in osmotic stress-tolerant alfalfa. *Plant Physiology (Estados Unidos)* v.14, p. 445 - 454.
- BAGNI, N. ; PISTOCCHI, R. 1991. Uptake and transport of polyamines and inhibitors of polyamine metabolism in plants. In: RD Slocum and H.E. Flores (Eds). *Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants*. CRS Press, Inc. Boca Raton, Florida, p.105 - 120.
- BASTOLA, R.D.; MINOCHA, S.C. 1995. Increased putrescine biosynthesis through transfer of mouse ornithine decarboxylase cDNA in carrot promotes somatic embryogenesis. *Plant Physiology (Estados Unidos)* v. 109, p. 63 -71.
- EGEA-CORTINES, M.; MIZRAHI, Y. 1991. Polyamines in cell division, fruit set and development, and seed germination. In: RD Slocum and H.E. Flores (Eds). *Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants*. CRS Press, Inc. Boca Raton, Florida, p.77 - 92.
- EVANS, P.T.; MALMBERG, R. 1989. Do polyamines have role in plant development?. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology (Estados Unidos)* v. 87, p. 519-522.
- EVEN-CHEN, Z.; MATOO, A.K.; GOREN, R.1982. Inhibition of ethylene biosynthesis by aminoethoxyvinylglycine and by polyamines shunts label from 3,4 [¹⁴C]-methionine into spermidine in aged orange peel discs. *Plant Physiology (Estados Unidos)* v. 69, p. 385 - 390.
- FAUST, M.; WANG, S. 1992. Polyamines in horticulturally important plants. *Horticultural Reviews (Estados Unidos)* v.14, p. 333-356
- FLORES, H. 1991. Changes in polyamine metabolism in response to abiotic stress. In: RD Slocum and H.E. Flores (Eds). *Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants*. CRS Press, Inc. Boca Raton, florida, p. 213 - 228.
- GALSTON, A.W.; KAUR-SHAWNEY, R. 1987. Polyamines as endogenous growth regulators. In: P.J. Davies (Ed.). *Plant hormones and their role in plant growth and development*. Martinus/Nijhoff Publishers. Dordrecht.
- GALSTON, A.W.; KAUR-SHAWNEY, R. 1990. Polyamines in plant physiology. *Plant Physiology (Estados Unidos)* v. 94, p. 406-410.
- GALSTON, A.W.; FLORES,H.E. 1991. *Biochemistry and physiology of Polyamines in Plants*. CRS Press, Inc. Boca Raton, Florida.
- GALSTON, A.W. 1983. Polyamines as modulators of plant development. *Bioscience (Estados Unidos)* v. 33, p.382 -388.
- GUYE, M.G.; VIGH, L.; WILSON, J.M. 1986. Polyamine titre in relation to chill-sensitivity in *Phaseolus* sp. *Journal of Experimental Botany (Inglaterra)* v. 37, p. 1036 - 1043.
- HA, H.; SIRISOMA, N.; KUPPUSAMY, P.; ZWEIER, J.; WOSTER, P; CASERO, R. 1998. The natural polyamine spermine functions directly as a free radical scavenger. *Proceedings of the National Academy of Sciences (Estados Unidos)* v. 95, p. 11140 - 11145.
- HAMANA, K.; MATSUZAKI, S. 1984. Widespread occurrence of norspermidine and norspermine in eukaryotic algae. *Journal of Biochemistry (Japón)* v. 91, p. 1321-1324.
- HAVELANGE, A.; LEJEUNE, P.; BERNIER, G.; KAUR-SHAWNEY, R; GALSTON, A.W. 1996. Putrescine export from leaves in relation to floral transition in *Sinopsis iilbu*. *Physiologia Plantarum (Dinamarca)* v. 96, p. 59 - 65.
- KUSHAD, M.; DUMBROFF, E. 1991. Metabolic and physiological relationships between the polyamine and ethylene biosynthetic pathways. In: R.D. Slocum and H.E. Flores (Eds). *Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants*. CRS Press, Inc. Boca Raton, Florida, p.77 - 92.
- JARVIS, B.; YASMIN, S.; COLEMAN, M. 1985. RNA and protein metabolism during adventitious root formation in stem cuttings of *Phaseolus aureus* cultivar berkin. *Physiologia Plantarum (Dinamarca)* v. 64, p. 53-59.
- KRAMER, G.F.; WANG, C.Y. 1990. Effects of chilling and temperature preconditioning on the activity of polyamines biosynthetic enzymes. *Journal of Plant Physiology (Alemania)* v. 136, p.115 - 119.
- MARQUÍNEZ, X. 2001. Determinación de posibles mecanismos fisiológicos de tolerancia a heladas en los pastos kikuyo y falsa poa. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. (Tesis de M. Sc. - fisiología de cultivos).
- MARQUÍNEZ, X.; NORATO, J.; MENDOZA, C. 2001. Las poliaminas de las estructuras reproductivas de arveja (*Pisatum sativum*). *Revista Comalfi (Colombia)* v. 30, p. 1-10

- MENDOZA, C; ROMERO, H.M.; POLANIA, J. 2000. Intrinsic polyamine levels and exogenous applied polyamines on *Rhizophora mangle* L. Potential use for rehabilitation purposes. In: Memories of Sustainable use of estuaries and mangroves: Challenges and prospects. Recife, Brasil.
- MONTENEGRO, LC. 1995. Efecto de los reguladores del crecimiento en la germinación de tubérculos y la producción de cultivo de papa (*Solanum tuberosum*). Facultad de Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- NORATO, J.; ROMERO, H.M. 1995. Determinación y aplicación de poliaminas en especies vegetales de interés agrícola y forestal. Acta Biológica Colombiana (Colombia) v. 9, p. 107-118.
- NORATO, J.; VICENTE, C; TORREGROZA, M.; LEGAZ, M. 1991. Determinación y aplicación de poliaminas en maíz (*Zea mays*). Acta Biológica Colombiana, (Colombia) v. 6, p. 12- 18.
- PANDIT, M.; GHOSH, B. 1988. Ornithine decarboxylase from embryos of jute seeds. Phytochemistry (Estados Unidos) v. 27, p.1609-1610
- PHILLIPS, G.; KUEHN, G. 1991. Uncommon polyamines in plants and other organisms In: RD Slocum and HE Flores (Eds). Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants. CRS Press, Inc. Boca Raton, Florida, p. 121 - 136.
- RABITI, A.; PISTOCCHI, R. ; BAGNI, N. 1989. Putrescine translocation in higher plants. Physiologia Plantarum v.77, p.225-234.
- ROBIE CA, MINOCHA SC. 1989. Polyamines and somatic embryogenesis in carrot. I. The effects of difluoromethylornithine and difluoromethylarginine. Plant Science (Dinamarca) v. 65, p. 45-54.
- ROMERO, H.M.; NORATO, J.; VELANDIA, F. 1994. Determinación y aplicación de la putrescina en plántulas de sietecueros. Revista Comalfi (Colombia) v. 21, p. 1-7.
- ROMERO, H.M.; NORATO, J. 1996. Accion de las poliaminas en la proteccion de la papa criolla (*Solanum plureja* CV "yema de huevo") contra las heladas. Agronomia Colombiana (Colombia) v. 13, p. 50-55.
- ROMERO, H.M.; NORATO, J. 1999. Estudios fisiopatologicos en palma de aceite: I. Contenido de poliaminas libres y su relacion con la pudricion del cogollo. Revista Comalfi (Colombia) v.29, p. 1-9.
- SERAFIN, D.; DEL DUCA, S.; TORRIGIANI, P. 1989. Polyamine conjugation during the cell cycle of *Helianthus tuberosus*: Non enzymatic and transglutaminase-like binding activity. Plant Physiology and Biochemistry (Francia) v. 27, p. 659-668.
- SLOCUM, R.D.; KAWR-SHAWNEY, R.; GALSTON, A.W. 1984. The physiology and biochemistry of polyamines in plants. Biochemistry and Biophysics, v. 235, p. 283 - 303.
- SLOCUM, R.D. 1991 a. Polyamine biosynthesis in plants. In: R.D. Slocum and H.E. Flores (Eds). Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants. CRS Press, Inc., Boca Raton, Florida, p.23 - 40.
- SLOCUM, R.D. 1991 b. Tissue and subcellular localization of polyamines. In: R.D. Slocum and H.E. Flores (Eds). Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants. CRS Press, Inc., Boca Raton, Florida, p. 23 - 40.
- SMITH, M.A. 1991. Chromatographic Methods for the Identification and quantitation of polyamines. In: R.D. Slocum and H.E. Flores (Eds). Biochemistry and Physiology of Polyamines in Plants. CRS Press, Inc., Boca Raton, Florida, p. 229-242.
- TABOR, C.W.; TABOR, H. 1984. Polyamines. Annual Review Biochemistry Estados unidos) v. 53, p. 749 - 790.
- TIBURCIO, A.F.; ALTABELLA, T; BORRELL, A.; MASGRAU, C. 1997. Polyamine metabolism and its regulation. Physiologia Plantarum (Dinamarca) v. 100, p.664-674.