

## INDUCCION DE FLORACION EN TIQUISQUE (*Xanthosoma spp*) EN CINCO REGIONES DE COSTA RICA<sup>1</sup>

Francisco Saborío<sup>2</sup>\*, Luis Gómez\*, Sergio Torres\*, Roberto Valverde\*

**Palabras clave:** *Xanthosoma* spp, floración, Costa Rica, tiquisque.

### RESUMEN

El tiquisque (*Xanthosoma sagittifolium*) produce tallos subterráneos (cormelos) comestibles; el proceso de la floración no ocurre con frecuencia y su propagación se logra a través de secciones del cormo o cormelos. En el presente trabajo se evaluó el efecto de la aplicación del ácido giberélico (AG<sub>3</sub>) como inductor de la floración en plantas de tiquisque blanco (*X. sagittifolium*) y tiquisque morado (*X. violaceum*) cultivadas en 5 regiones de la provincia de Alajuela, Costa Rica. La aplicación de AG<sub>3</sub> indujo la floración en las plantas tratadas. Se observó que su efecto fue independiente de la localidad y del origen del material (cormelos o vitroplantas) pero dependiente de la concentración y de la edad del material al momento de la aplicación. La dosis de 500 mg/L logró inducir la floración en la mayoría de las plantas, en las cuales se produjeron hasta 5 inflorescencias por planta; las plantas de mayor edad respondieron en menor grado que las de menor edad. Algunos cambios morfológicos fueron inducidos por la aplicación del AG<sub>3</sub> y variaron entre plantas: ejes florales con 1, 2 ó 3 inflorescencias, inflorescencias con 1 ó 2 espatas y plantas con brácteas pero sin inflorescencias. No se dio la formación de semillas en ninguno de los tratamientos. La inducción floral también permitió realizar un estudio sobre la microesporogénesis (desarrollo del polen) en inflorescencias con

### ABSTRACT

**Floral induction in cocoyam in five regions of Costa Rica.** The effect of gibberellic acid (AG<sub>3</sub>), was evaluated on flowering induction in *X. sagittifolium* and *X. violaceum* cultivated in five different regions in Costa Rica. AG<sub>3</sub> induced flowering in all treated plants. Its effect was independent of geographic location of the trial or type of planting material (*in vitro* plants and cormels), but dependent on AG<sub>3</sub> concentration and plant age. Flowering was induced in most plants with 500 mg/L and up to 5 inflorescences were produced on each plant. AG<sub>3</sub> induced various morphological changes: flower axis with 1, 2 or 3 inflorescences, inflorescences with 1 or 2 spates, and plants with bracts but without flowers. Seeds were not formed with any of the treatments. A parallel study was carried out on microsporogenesis using flowers in different developmental stages. It was found that each microsporocyte develops into a tetrad of cells but in most cases not all of these cells develop into a pollen grain. Pollen collected from mature flowers germinated on a 1% sucrose solution.

1/ Recibido para publicación el 14 diciembre de 1999.

2/ Autor para correspondencia.

\* Laboratorio de Biotecnología de Plantas, Centro de Investigaciones Agronómicas, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.

diferentes estadios de desarrollo. Se encontró que cada microesporocito genera una tétrada (4 células) pero que no todas estas células logran desarrollarse en un grano de polen. Estos granos de polen son capaces de germinar al momento de ser liberados por las anteras.

## INTRODUCCION

El tiquisque blanco (*X. sagittifolium*) y el tiquisque morado (*X. violaceum*) son plantas que producen tallos subterráneos comestibles (León 1987). Se cultivan en países de América, Asia y Africa en grandes extensiones; anualmente se siembran aproximadamente 100 000 ha en India y 200 000 ha en Ghana, donde este cultivo representa una fuente significativa y barata de carbohidratos en la dieta de sus habitantes.

En Costa Rica se cultivan aproximadamente 2000 ha/año. El principal mercado de este producto es el de exportación hacia los Estados Unidos de América, específicamente a las comunidades de origen tropical. El 80% de esta producción esta en manos de pequeños agricultores, que cultivan de 1 a 2 ha, por lo que el ingreso total que se genera tiene una amplia distribución en la población (Lorena Alvarado. Comunicación personal).

Ambas especies de tiquisque son propagadas únicamente de forma asexual, a través de las secciones de cormo o de cormelo (León 1987). La propagación por semilla sexual no se hace pues la floración es muy escasa (O'Hair y Asokan 1986). En el tiquisque morado, aunque la floración es más frecuente, la formación de semillas es muy errática.

La reproducción vegetativa favorece la acumulación de enfermedades como el Dasheen Mosaic Virus (DMV) y el "mal seco o root rot disease" (Nzietchueng 1984) y contribuye a reducir la capacidad de este cultivo para responder a cambios genéticos en los patógenos asociados, pues además de no ocurrir cruzamiento entre plantas, se selecciona un reducido número de variedades para su cultivo comercial y esto, en el

largo plazo, contribuye a reducir la diversidad genética del cultivo. Lo anterior se evidencia en un aumento de la incidencia y la severidad del "mal seco", en todos los países donde se cultiva el tiquisque.

Algunos intentos por aumentar la diversidad genética en este cultivo consisten en la producción de semilla sexual mediante la aplicación de ácido giberélico como inductor de la floración (Alamu y McDavid 1978, Onokpise et al. 1992). Aunque no se reporta la obtención de variedades resistentes o menos susceptibles al mal seco desarrolladas utilizando esta metodología, es indispensable incorporar esta técnica dentro de cualquier programa de mejoramiento genético pues permite acceder otras tecnologías como el cultivo *in vitro* de órganos florales para la obtención posterior de haploides dobles, las cuales facilitan los procesos de mejoramiento. Además, si se logra introducir, a través de ingeniería genética, algún gen de resistencia, este podría ser transferido a otras variedades mediante el cruzamiento convencional.

Finalmente, el objeto del presente trabajo es la inducción de inflorescencias en tiquisque, en el marco de un proyecto de mejoramiento genético de tiquisque contra la enfermedad del "mal seco".

## MATERIALES Y METODOS

### Localización del estudio

Con el objeto de reducir las posibilidades de contaminación de los experimentos con la enfermedad del "mal seco", se seleccionaron localidades que tuvieran características que desfavorecieran el desarrollo del "mal seco" tales como: suelo no

sembrado en el pasado con aráceas y buenas condiciones de drenaje. De esta forma se seleccionaron 5 localidades en la provincia de Alajuela, Costa Rica: San Antonio de Naranjo (SAN), Esquipulas de Palmares (ESQ), Berlín de San Ramón (BER), San Mateo (MAT) y Orotina (ORO).

En la localidad de San Antonio de Naranjo se aplicó el mismo día los tratamientos a 3 lotes, uno con plántulas de 25 cm de alto (SAN<sub>25</sub>), otro con plántulas de 50 cm de alto (SAN<sub>50</sub>) y otro con cormelos (SAN<sub>c</sub>). En la localidad de Berlín de San Ramón se sembraron 2 lotes, uno con tiquisque morado (BER<sub>tm</sub>) y otro con tiquisque blanco (BER<sub>tb</sub>) (Cuadro 1). La aplicación de los tratamientos se realizó cuando las plantas tenían 25 cm de altura.

## Material vegetal

Se utilizó 2 tipos de material vegetal: cormelos de tiquisque blanco y plántulas provenientes del cultivo *in vitro* de tiquisque blanco y morado.

## Tratamientos

En cada parcela se evaluó 3 tratamientos: agua, agua+250 mg/L ácido giberélico (AG<sub>3</sub>) y agua+500 mg/L de AG<sub>3</sub>. El AG<sub>3</sub> para cada tratamiento fue disuelto en 10 ml de alcohol de 95°, alcohol que también fue adicionado al tratamiento control. A cada concentración se le

adicionó (Tween® 20), en una proporción de 1 gota/100 ml.

Cada tratamiento se aplicó a un mínimo de 5 plantas, dirigido a las hojas y en una cantidad suficiente hasta que el producto empezara a gotear en el suelo. Las plantas tenían al momento de la aplicación 25 cm de alto y de 2 a 3 hojas desarrolladas, a excepción de las plantas del lote SAN<sub>50</sub> donde las plantas tenían una altura de 50 cm. En cada parcela se hicieron 3 aplicaciones espaciadas 15 días una de otra. En San Mateo y Orotina solo se hizo una aplicación, debido a que el acceso a estos lugares se imposibilitó por las fuertes lluvias. Los tratamientos se aplicaron durante los meses de setiembre y octubre de 1998.

## Evaluaciones

Las evaluaciones se hicieron mensualmente hasta el momento de la floración, luego se hicieron 3 evaluaciones más cada 15 días. En cada tratamiento se evaluó la presencia de inflorescencias, el número de tallos florales, el estado de desarrollo de la inflorescencia y la presencia de polen, además de cualquier otra característica morfológica relacionada con la floración.

## Análisis del polen

El polen fue extraído de anteras en diferentes estadios de desarrollo. Este se obtuvo utilizando un bisturí y una aguja. Luego se colocó

Cuadro 1. Características de cada parcela donde se evaluó el efecto del ácido giberélico en tiquisque.

Código	Localidad	Variiedad	No. de aplicaciones	Origen del material	Altura de plantas al aplicar el AG <sub>3</sub> (cm)
SAN <sub>25</sub>	San Antonio de Naranjo	Tiquisque blanco	3	plántulas <i>in vitro</i>	25
SAN <sub>50</sub>	San Antonio de Naranjo	Tiquisque blanco	3	plántulas <i>in vitro</i>	50
SAN <sub>c</sub>	San Antonio de Naranjo	Tiquisque blanco	3	cormelos	25
ESQ	Esquipulas de Naranjo	Tiquisque blanco	3	cormelos	25
BER <sub>tb</sub>	Berlín de San Ramón	Tiquisque blanco	3	plántulas <i>in vitro</i>	25
BER <sub>tm</sub>	Berlín de San Ramón	Tiquisque morado	3	plántulas <i>in vitro</i>	25
MAT	San Mateo	Tiquisque blanco	1	cormelos	25
ORO	Orotina	Tiquisque blanco	1	cormelos	25

en una gota de agua en un portaobjetos y se observó al microscopio de luz.

## RESULTADOS Y DISCUSION

El presente trabajo se enmarca dentro de un programa de mejoramiento genético del tiquisque blanco contra la enfermedad del "mal seco". Dos componentes de este programa son el mejoramiento convencional, a través del cruzamiento de especies resistentes y susceptibles y el cultivo *in vitro* de órganos florales como el polen o embriones inmaduros, lo cual permitiría obtener mayor diversidad genética, en el primer caso, o poder llevar a cabo cruces interespecíficos, en el segundo caso. Para lograr lo anterior, es necesario promover y conocer detalladamente el proceso de floración en tiquisque, pues este no ocurre bajo condiciones naturales de cultivo y cuando ocurre no se da la formación de frutos. Lo anterior ha sido reportado en otros países como Trinidad y Tobago y Camerún donde se utiliza el ácido giberélico como inductor artificial con resultados positivos (McDavid y Alamu 1976).

Debido a que la respuesta a la floración es, en general, dependiente de condiciones ambientales como longitud del día, temperatura y del genotipo de la planta (Zeebaart 1976), es necesario evaluar si bajo las condiciones de Costa Rica el  $AG_3$  logra promover la floración con las variedades cultivadas de este país.

## Respuesta al $AG_3$

En este experimento se observó que la aplicación de  $AG_3$  fue indispensable para que ocurra la floración en tiquisque blanco y morado. Esta respuesta concuerda con los resultados obtenidos por O'Hair y Asokan (1986) quienes han demostrado que la aplicación de ácido giberélico en dosis entre 100 y 1500 mg/L induce la floración de varias aráceas comestibles.

En ambas dosis utilizadas (250 y 500 mg/L) la floración ocurrió en la mayoría de las plantas tratadas (Figura 1). Sin embargo, la dosis de 500 mg/L tuvo un efecto inductor mayor en las plantas de tiquisque blanco que la dosis de 250 mg/L, mientras que la dosis de 250 mg/L fue la más efectiva en tiquisque morado (Figura 1). Lo anterior indica una respuesta dependiente de la concentración, lo que no había sido reportado anteriormente en este cultivo, aunque si en una arácea ornamental, *Syngonium podophyllum* (Henny et al. 1999).

El número de aplicaciones en la mayoría de los casos fue de 3, excepto en Orotina y San Mateo donde se aplicó una sola vez (Cuadro 1). En estas localidades; sin embargo, se dio floración en ambas dosis y no en el testigo, lo que indica que el efecto inductor se logra desde la primera aplicación. La dificultad de acceso a las parcelas imposibilitó evaluar el número de tallos florales en estas localidades, lo que impidió observar si un mayor número de aplicaciones incrementaría el número de inflorescencias producidas por planta.

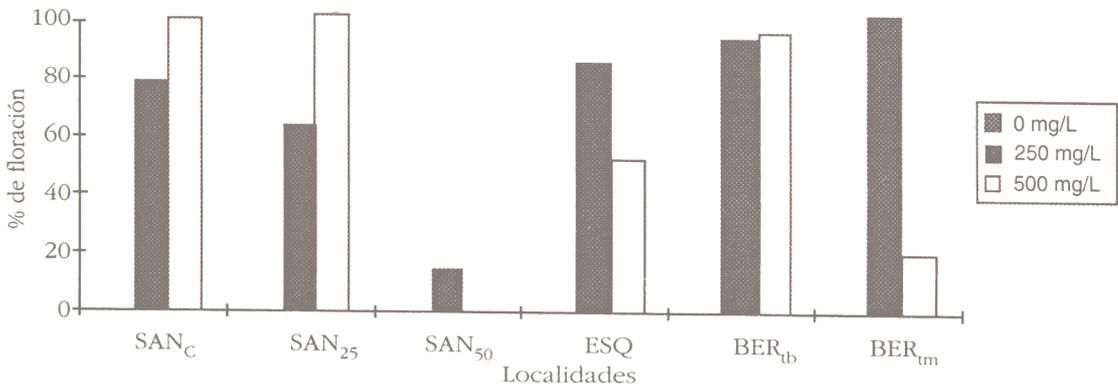


Fig. 1. Porcentaje de plantas de tiquisque que florecieron al ser tratadas con  $AG_3$ .

La aparición de las inflorescencias ocurrió en el mes de diciembre, 90 días después de la aplicación del  $AG_3$ . Estos resultados coinciden con el reporte de Alamu y McDavid (1978) pero difieren de los resultados de Onokpise et al. (1992) los cuales indican que la floración ocurrió 20 a 40 días antes que lo ocurrido en el presente experimento. El número promedio de inflorescencias por planta varió entre 0.12 y 2.75, en algunos casos se produjo hasta 5 inflorescencias por planta entre los meses de diciembre y enero (Cuadro 2), lo cual coincide con las observaciones de Alamu y McDavid (1978) quienes observaron de 1 a 5 inflorescencias por planta.

La producción de inflorescencias no condujo a un crecimiento terminal en la planta, pues las plantas que dejaron de producir inflorescencias continuaron su crecimiento vegetativo, por lo que se podría especular que el efecto inductor del  $AG_3$  fue recibido en un número dado de fitómeros, después de los cuales la planta continuó su crecimiento vegetativo. Aplicaciones regula-

res durante períodos más prologados podría comprobar o desechar esta hipótesis.

Se encontró que el estado de desarrollo de las plantas, al momento de aplicación del  $AG_3$ , influye en su respuesta. En  $SAN_{50}$  las plantas a las que se les aplicó el ácido giberélico tenían mayor desarrollo (50 cm de alto), la respuesta aquí fue mucho menor que en las plantas de menor desarrollo ( $SAN_{25}$ , 25 cm de alto) (Figura 1). McDavid y Alamu (1978) reportan que en aplicaciones a plantas de 210 días la respuesta se reduce, lo cual coincide con los resultados obtenidos. La inducción floral depende por tanto del estado de desarrollo de las plantas, posiblemente porque la percepción del estímulo está restringida a un período específico del mismo.

El modo de acción del ácido giberélico no es plenamente conocido pero se propone que este actúa como inhibidor de un represor hipotético del proceso de floración en la planta (Koorneef et al. 1999). La respuesta de la planta a la aplicación del  $AG_3$  bajo las condiciones evaluadas evidencia

Cuadro 2. Efecto de la aplicación de  $AG_3$  en plantas de tiquisque blanco y morado en varias localidades de la provincia de Alajuela, Costa Rica.

Lugar	Tipo semilla	Concentración	Altura	Promedio de flores/planta
$SAN_c$	Cormelos	500	41.71	1.43
		250	46.33	1.11
		0	32.20	0.00
$SAN_{25}$	Vitroplantas	500	42.63	1.50
		250	46.25	0.75
		0	49.75	0.00
$SAN_{50}$	Vitroplantas	500	89.75	0.00
		250	79.50	0.13
		0	67.00	0.00
ESQ	Cormelos	500	49.50	0.67
		250	57.17	0.67
		0	54.30	0.00
$BER_{tb}$	Vitroplantas	500	62.13	2.75
		250	60.75	1.88
		0	64.86	0.00
$BER_{tm}$	Vitroplantas	500	50.00	0.33
		250	49.57	2.14
		0	45.00	0.00

la participación de este compuesto en el proceso de floración en tiquisque, tal y como ha sido descrito en otras plantas (Bernier et al. 1993), pero no permite inferir sobre su modo de acción. Sin embargo, si se podría decir que la razón por la cual el tiquisque blanco no florece bajo las condiciones de cultivo de Costa Rica, es que la producción endógena del ácido giberélico no alcanza la concentración adecuada para suprimir el efecto del inhibidor. Posiblemente las condiciones de fotoperíodo no permiten una acumulación suficiente del  $AG_3$  (Kamiya y García-Martínez 1999).

### Localidad

Se encontró que las condiciones ambientales particulares de cada localidad no alteraron el efecto inductor del  $AG_3$  sobre la floración (Figura 1). Sin embargo, se observó que si se mantenía el suplemento de agua a las plantas tratadas, se podía prolongar el período de floración. Así, en Berlín de San Ramón (BER), la única plantación en que se tenía disponibilidad de riego, las plantas continuaron produciendo inflorescencias hasta el mes de febrero, a diferencia de las otras localidades, en las cuales a mediados del mes de enero las plantas habían cesado el proceso de floración.

En esta misma localidad (BER) la producción de polen fue más conspicua. Las causas de lo anterior no se pueden deducir del experimento establecido, pero las diferencias climáticas y geográficas en esta localidad,  $23^{\circ}C/16^{\circ}C$  (temperatura máxima/mínima) y 1450 msnm comparado con  $28/22^{\circ}C$  y 900 a 950 msnm pudieron haber influido en esta respuesta.

### Tipo de material de siembra

Se utilizó 2 tipos de material, plantas *in vitro* y cormelos. En ambos casos se obtuvo floración y en el caso de San Antonio (SAN), donde se compararon uno al lado del otro ambos materiales ( $SAN_{25}$  y  $SAN_c$ ), se halló una respuesta muy similar, lo que indica que el origen del material no afectó la respuesta al estímulo.

En Berlín de San Ramón (BER) se comparó la respuesta de las plantas de tiquisque morado y de tiquisque blanco. En ambos materiales la aparición de la floración dependió de la aplicación del  $AG_3$ , aunque como se mencionó anteriormente la dosis de 500 mg/L provocó una mejor respuesta en el tiquisque blanco y la de 250 mg/L en el tiquisque morado (Figura 1 y Cuadro 2). Cabe destacar que el tiquisque morado sí florece normalmente en algunas zonas del país como Upala pero en Berlín de San Ramón esto no ocurrió, lo que podría considerarse como un indicativo de la dependencia de este proceso de las condiciones edafoclimáticas.

### Cambios morfológicos inducidos por el $AG_3$

La aplicación de  $AG_3$  produjo cambios en la morfología de la planta de tiquisque, como el desarrollo de hojas con apariencia lanceolada al inicio y con deformidades conforme crecen (Figura 2L), la aparición de brácteas (Figura 2B), y la presencia de inflorescencias con diferente estructura. El primer signo del cambio de crecimiento vegetativo a reproductivo fue el desarrollo de las brácteas, que precedieron la aparición de las inflorescencias. Sin embargo, no siempre se desarrollaron inflorescencias después de la aparición de estas estructuras, lo que indica una respuesta incompleta a la aplicación del  $AG_3$ .

Esta respuesta variable al  $AG_3$  también se observó en la morfología floral: ejes florales con 1, 2 ó 3 inflorescencias, inflorescencias con espata simple (Figura 2S) y con espata doble (Figura 2D). Alamu y McDavid (1978) también han observado deformidades en *Colocasia*, otra arácea comestible, causadas por la aplicación de  $AG_3$ . Las características florales son tomadas a menudo para hacer distinciones entre variedades y especies; sin embargo, en este caso parece que la fuente de variación no es de origen genómico, sino una respuesta al  $AG_3$  aplicado, pues para este experimento las plantas fueron clonadas.

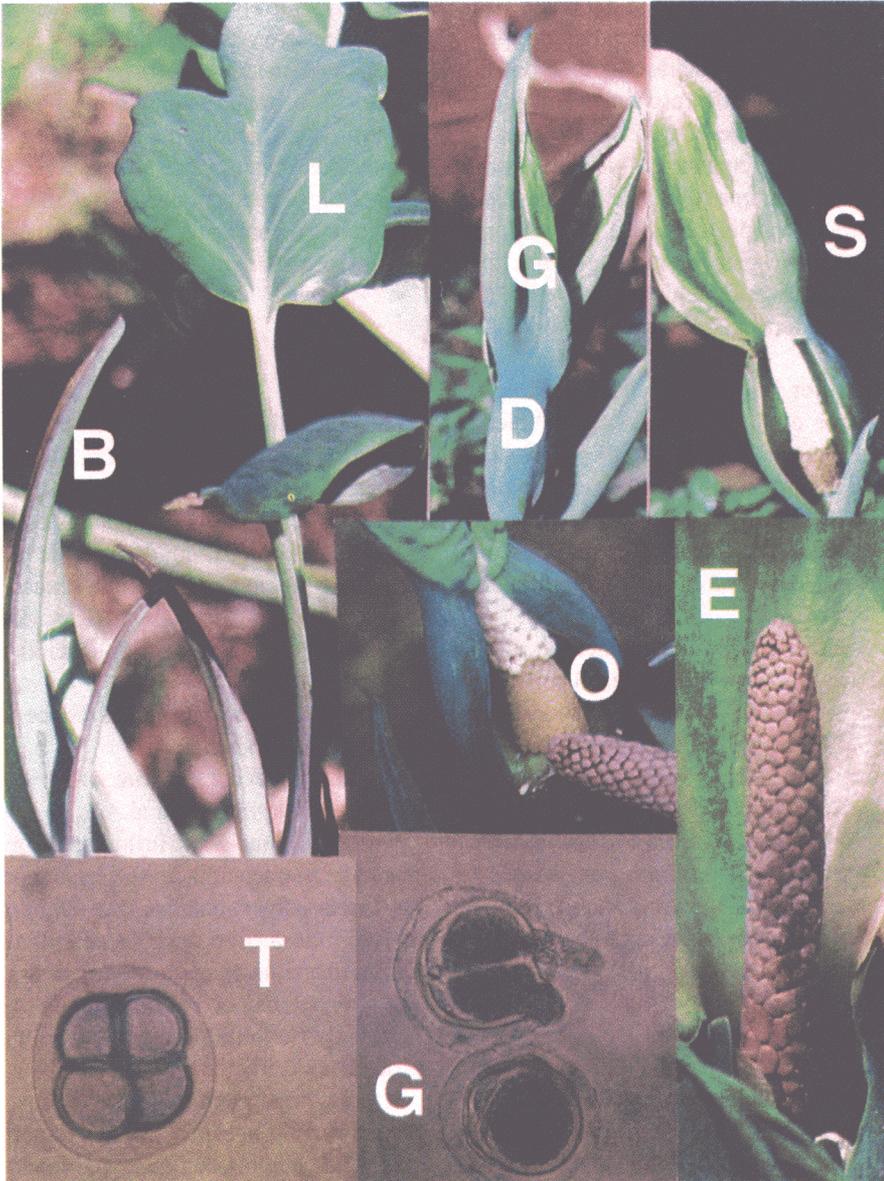


Fig. 2. Descripción de las características florales de tiquisque. B: bráctea; L: hoja lanceolada; D: flor con espata doble; S: flor con espata simple; O: ovario en estado receptivo, amarillo y de textura pegajosa; E: espádice maduro con granos de polen blanco; P: granos de polen; T: tétrada proveniente de flor joven; G: grano de polen germinando.

## Caracterización de la flor

El tiquisque es una planta monoica con flores perfectas, donde la maduración del polen y la receptividad del ovario difieren en el tiempo; primero madura el ovario y posteriormente el polen.

El estudio de las inflorescencias en los diferentes estadios de su desarrollo mostró que la madurez de las flores femeninas, que se reconoce cuando estas tienen una textura pegajosa y color amarillento (Onokpise et al. 1992, Figura 2O), se da cuando la espata inicia su apertura. Esto implica que las flores femeninas están aisladas y difícilmente son fertilizadas durante su periodo de receptividad.

El polen por su parte es visible a simple vista cuando éste es liberado del saco polínico. Tiene un color blancuzco (Figura 2P) y al observarlo al estereoscopio se observa como cristales de azúcar. En este experimento no se produjo en todas las inflorescencias pues en la mayoría de los casos el espádice se dañaba antes de producir el polen.

El espádice de tiquisque blanco se diferencia del de tiquisque morado, pues el segundo posee una coloración rojiza en la parte de las flores estériles, que separa las flores masculinas de las flores femeninas. León (1987), describe el espádice de *X. sagittifolium* con color morado, pero las observaciones del presente trabajo indican que el tiquisque blanco (*X. sagittifolium*) posee el espádice blanco y el tiquisque morado (*X. violaceum*) posee coloración morada en su base.

## Análisis microscópico del polen

Para estudiar el desarrollo del grano de polen (microesporogénesis) se extrajo de las inflorescencias polen en diferentes estadios de desarrollo, desde el momento en que se distinguía la presencia de la estructura floral en la planta hasta la liberación del polen de las anteras.

En inflorescencias recién emergidas, en las cuales la espata estaba totalmente cerrada, se observa un estado intermedio del desarrollo del polen, con grupos de 4 células (tétradas) que son

producto de un microesporocito (Flores 1989). Estas tétradas están rodeadas de una capa traslúcida (Figura 2T).

En inflorescencias más desarrolladas se observó que en la mayoría de los casos, algunas de las 4 células de la tétrada se degeneran (Figura 2G). Finalmente, cuando el polen es liberado se observa un citoplasma no traslúcido y la emergencia del tubo polínico en una o varias de las células de la tétrada (Figura 2G). Cuando se colocó los granos de polen en una solución del 1% de sacarosa, se observó su germinación.

## CONCLUSIONES

La aplicación de  $AG_3$  en plantas de tiquisque blanco y morado de 25 cm de alto y con 3 a 4 hojas desarrolladas induce floración.

La respuesta de las plantas es dependiente de la dosis de  $AG_3$ , donde la dosis de 500 mg/L es la más efectiva en tiquisque blanco.

Es posible inducir la floración en tiquisque blanco con una sola aplicación de  $AG_3$  de 500 mg/L.

La respuesta al  $AG_3$  se reduce al aumentar la edad de la planta.

El origen del material, *in vitro* o de cormelo, no altera la respuesta al  $AG_3$ .

La formación de inflorescencias como respuesta a la aplicación de  $AG_3$  es independiente de las localidades evaluadas. Sin embargo, ocurrió un mejor desarrollo del polen en plantas sembradas en una zona de menor temperatura promedio.

Mantener el abastecimiento de agua durante el período de floración permite extender el proceso de floración.

La maduración de las flores femeninas ocurre cuando la espata inicia su apertura.

Las plantas de tiquisque blanco poseen un espádice color crema en la porción de flores masculinas y flores indeterminadas mientras que el tiquisque morado posee una coloración morada en la porción de las flores indeterminadas.

El polen en tiquisque blanco y morado está compuesto por grupos de 1 a 4 granos y que son viables luego de su liberación.

## LITERATURA CITADA

- ALAMU, S.; McDAVID, C.R. 1978. Promotion of flowering in edible aroids by gibberellic acid. *Tropical Agriculture (Trinidad)* 55(1):81-86.
- BERNIER, G.; HAVELANGE, A.; HOUSSA, C.; PETIT-JEAN, A.; LEJEUNE, P. 1993. Physiological signals that induce flowering. *Plant Cell* 10:1147-1155.
- FLORES, E. 1989. La planta: estructura y función. 1era. Ed. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago.
- KAMIYA, Y.; GARCIA-MARTINEZ, J.L. 1999. Regulation of gibberellin biosynthesis by light. *Current Opinion in Plant Biology* 2:398-403.
- HENNY, R. J.; NORMAN, D.J.; KANE, M. E. 1999. Gibberellic acid induced flowering of *Syngonium podophyllum* Schott 'white butterfly'. *Hortscience* 34(4):676-677.
- KOORNEEF, M.; ALONSO-BLANCO, C.; PETERS, A.J.M.; SLOPPE, W. 1998. Genetic control of flowering time in *Arabidopsis*. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 49:345-370.
- LEON, J. 1987. Botánica de los cultivos tropicales. 2da. Ed. IICA. San José, Costa Rica. 445 p.
- McDAVID, C. R.; ALAMU, S. 1976. Promotion of flowering in tannia (*Xanthosoma sagittifolium*) by gibberellic acid. *Tropical Agriculture (Trinidad)* 53:373-374.
- ONOKPISE, O.U., BOYA-MEBOKA, M.; WUTOH, J. 1992. Hybridization and fruit formation in macabo cocoyam (*Xanthosoma sagittifolium* (L.) Schott). *Annals of Applied Biology* 120:527-535.
- NZIETCHUENG, S. 1984. Root rot of *Xanthosoma sagittifolium* caused by *Pythium myriotylum* in Cameroon. *In: Tropical root crops: production and uses in Africa. Proceedings of the triennial root crop symposium of the international society of root crops, Africa branch.* Ed. by E.R. Terry, E.V. Doku, O.B. Arene and N.N. Mahungu. p. 185-188.
- O'HAIR, S.; ASOKAN, M.P. 1986. Edible aroids: botany and horticulture. *Horticultural Reviews* 8:43-99.
- ZEEBAART, J.A.D. 1976. Physiology of flower formation. *Annual Review of Plant Physiology* 27:321-348.