

Polimorfismos de color floral: causas e implicaciones evolutivas

Eduardo Narbona^{1,*}, M^a Luisa Buide¹, Inés Casimiro-Soriguer^{1,2}, José C. del Valle¹

(1) Área de Botánica, Dpto. de Biología Molecular e Ingeniería Bioquímica, Universidad Pablo de Olavide, ctra. de Utrera, Km 1, CP 41013, Sevilla, España.
(2) Área de Botánica, Dpto. de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Apdo. 1095. 4180, Sevilla, España.

* Autor de correspondencia: E. Narbona [enarfer@upo.es]

> Recibido el 29 de enero de 2014 - Aceptado el 09 de mayo de 2014

Narbona, E., Buide, M.L., Casimiro-Soriguer, I., del Valle, J.C. 2014. Polimorfismos de color floral: causas e implicaciones evolutivas. *Ecosistemas* 23(3): 36-47. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.06

En este artículo se revisa el estado actual de conocimiento sobre la capacidad de algunas especies de presentar individuos con diferente coloración de los pétalos, tanto dentro como entre poblaciones. Tras un repaso histórico de los estudios más influyentes sobre polimorfismo en el color floral, se analizan los diferentes tipos de pigmentos involucrados y otros factores que pueden afectar al color final de las flores. Aunque existe una gran diversidad de tipos de polimorfismo floral, los relacionados con la pérdida de pigmentos antocianicos son los más frecuentes en especies silvestres. Se analiza cómo se generan las antocianinas a nivel celular y los mecanismos genéticos que controlan su producción. Además, se revisan los factores selectivos que podrían ayudar a mantener el polimorfismo del color floral: los polinizadores podrían actuar de forma directa, mientras que de forma indirecta o pleiotrópica lo harían otros agentes tanto bióticos (herbívoros) como abióticos (temperatura, sequía, radiación solar, etc.). Por último, se hacen propuestas para estudios futuros.

Palabras clave: especiación; pleiotropía; pigmentos florales; ruta biosintética de las antocianinas; variación intraindividual

Narbona, E., Buide, M.L., Casimiro-Soriguer, I., del Valle, J.C. 2014. Flower color polymorphisms: causes and evolutionary implications. *Ecosistemas* 23(3): 36-47. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.06

In this review, current knowledge about the ability of some species to produce individuals with different petal color, both within and among populations, is evaluated. We first make a historical survey of the most influential studies on flower color polymorphism. Pigments and other factors affecting final flower color are also analysed. Although a great diversity of floral polymorphisms may exist, those caused by the loss of anthocyanins are most frequent in wild species. We study how the anthocyanins are originated in cells, and the genetic factors that control their production. Furthermore, we review the selective factors that may help to maintain flower color polymorphisms: pollinators may act directly, whereas other agents, both biotic (herbivores) and abiotic (temperature, drought, solar radiation, etc.), may act indirectly or pleiotropically. Lastly, suggestions for future studies are made.

Key words: anthocyanin biosynthetic pathway; floral pigments; intra-individual variation; pleiotropy; speciation

Polimorfismo de color floral y su historia

No hay duda que el color de las flores ha sido un tema de estudio que ha apasionado a los científicos desde antaño (ej. [Aristóteles aprox. 350 a.C.](#); [Sprengel 1793](#); [Mendel 1866](#); [Grant 1949](#)). Este interés ha perdurado en el tiempo, y en la actualidad continúa generando una enorme cantidad de bibliografía, ya que es un sistema modelo que ha permitido profundizar en procesos ecológicos y evolutivos claves para el desarrollo de la ciencia ([Ortiz-Barrientos 2013](#); [Schiestl y Johnson 2013](#); [Sobel y Streisfeld 2013](#); [Yuan et al. 2013](#)). Por ejemplo, el color floral constituye un modelo simple para el estudio de la adaptación de las plantas a nuevos polinizadores ([Hoballah et al. 2007](#)) y el conocimiento de las bases genéticas que determinan el color floral ha permitido integrar la genética molecular con la ecología evolutiva ([Clegg y Durbin 2000](#)). Un campo especialmente interesante es el de la variación del color floral, el cual puede abordarse a nivel inter- o intraespecífico. En lo referente a variaciones de color entre especies hermanas, existen diversos estudios que han investigado, con la ayuda de técnicas moleculares, si las transiciones de color floral están correlaciona-

das filogenéticamente con cambios en los polinizadores, lo que podría interpretarse como un proceso de adaptación a esos polinizadores. Así por ejemplo, un cambio de color floral muy documentado es el de flores azules o blancas (preferentemente polinizadas por insectos) a rojas (polinizadas por aves) ([Whittall et al. 2006](#); [Des Marais y Rausher 2010](#); [Ojeda et al. 2013](#)). En la presente revisión nos centraremos únicamente en polimorfismo intraespecífico, es decir, cuando dentro de una misma especie aparecen varios morfotipos de color floral. Utilizaremos el término "polimorfismo de color floral", como variaciones discretas o cualitativas de color floral entre individuos de una misma especie tanto a nivel de población como entre poblaciones (adaptado de [Wright 1978](#)). La delimitación taxonómica es importante pues en muchos casos la identificación de morfotipos con diferentes colores florales ha llevado a su reconocimiento como especies distintas o bien subespecies o variedades, sobre todo cuando presentan un patrón geográfico concreto (p. ej. [Streptanthus glandulosus](#) o [Primula vulgaris](#); [Mayer et al. 1994](#); [Shipunov et al. 2011](#)). Nos centraremos en el polimorfismo de color floral en especies silvestres, obviando aquellos estudios realizados en especies manipuladas para la industria de la floricultura. En la

Tabla 1 se resumen algunas características de las especies que citamos en esta revisión; sin embargo, no pretendemos que ésta sea una lista con todos los casos documentados hasta ahora. Por otra parte, un término que puede confundirse con el polimorfismo de color y que tampoco consideraremos es el de cambio de color floral, que se produce cuando las flores de un mismo individuo cambian de color durante su desarrollo (p. ej. *Erysimum scoparium* o varias especies de los géneros *Lotus* y *Lupinus*, Weiss 1995; Ollerton et al. 2007; Ojeda et al. 2013).

Thomas A. Knight (1799) fue probablemente el primer naturalista a quien habría que atribuirle un estudio sobre la variación del color de las flores a nivel intraespecífico. Knight analizó plantas de guisante (*Pisum sativum*) con flores con pétalos púrpuras o blancos. Sin embargo, su trabajo no fue meramente descriptivo, ya que realizó cruces entre las plantas con flores de distinto color y analizó la segregación de la descendencia. Casi setenta años más tarde, Gregor Mendel (1866), utilizó éste y otros caracteres polimórficos en la misma especie para estudiar la herencia de los caracteres, dando lugar a las famosas leyes de Mendel. Una observación de Mendel probablemente menos conocida fue que la ausencia de pigmentos en los pétalos blancos estaba asociada con la falta de pigmentación en la testa de la semilla y en la axila de hoja (Ellis et al. 2011; Reid y Ross 2011). Esto sugiere efectos pleiotrópicos de un gen simple en varios caracteres fenotípicos, que como se verá posteriormente podría explicar por qué algunos tipos de polimorfismo de color floral son poco frecuentes. En 1916, Muriel Wheldale publicó un libro donde se documentan numerosos casos de polimorfismo basados en compuestos antociánicos y analiza con gran detalle los patrones de variación y su herencia. Posteriormente, uno de los casos de polimorfismo más estudiado ha sido el de *Linanthus parryae*, una especie anual que crece en el desierto de Mojave (EEUU). Esta especie posee un interesante patrón de distribución de los morfotipos de color floral, ya que existen poblaciones monomórficas blancas y poblaciones dimórficas, con individuos blancos y azules (Epling y Dobzhansky 1942). Sewall Wright (1943), propuso que este patrón espacial podría atribuirse a procesos de deriva génica. Sin embargo, este sistema de estudio ha suscitado un importante debate al proponerse que la selección natural podría haber mantenido tal polimorfismo (Epling et al. 1960; Wright 1978; Schemske y Bierzychudek 2001, 2007). Finalmente, en la última década, varios estudios en especies polimórficas han ayudado a comprender las bases genéticas y moleculares implicadas en el proceso de especiación (revisados en Hopkins 2013 y Sobel y Streisfeld 2013). Los trabajos más influyentes han sido los llevados a cabo en *Mimulus aurantiacus* (Streisfeld y Kohn 2005; Streisfeld y Rauscher 2009) y *Phlox drummondii* (Hopkins y Rauscher 2011, 2012).

El color en las flores

Los pigmentos son compuestos químicos que cuando la luz incide sobre ellos, absorben unas determinadas longitudes de onda y reflejan el resto (que es lo que percibimos como color). Los humanos detectamos colores con longitudes de onda comprendidas entre 380 y 730 nm; sin embargo, los polinizadores, principalmente insectos y aves, además perciben longitudes de onda más corta (ultravioleta) (Kevan et al. 1996; Kelber et al. 2003). Los pigmentos en las plantas se clasifican en cuatro grandes grupos: clorofilas, carotenoides, flavonoides y betalainas (Tabla 2). Las clorofilas, que proporcionando un color verde, forman parte constitutiva de los tejidos vegetativos y sépalos. Se acumulan raramente en los pétalos o tépalos, aunque existen excepciones como por ejemplo en la familia Orchidaceae (Lee 2007; Vignolini et al. 2012). Los carotenoides son isoprenoides y generan los colores amarillo, naranja y rojo en algunas flores; son frecuentes en especies del género *Narcissus* o en la familia Asteraceae (Grotewold 2006; Lee 2007; Fig. 1A). Los flavonoides son los pigmentos que más diversidad de color proporcionan a las flores (Lee 2007; Miller et al. 2011; Tabla 2). Entre ellos, las antocianinas son los flavonoides más importantes y proporcionan una coloración naranja, roja, azul, rosa, púrpura, y en al-

gunos casos casi negra (Fig. 1B,C). Las auronas, chalconas, flavonas y flavonoles son flavonoides y generan un color blanquecino, amarillo pálido o amarillo; además absorben la radiación ultravioleta (Tanaka et al. 2008). Flavonas y flavonoles también pueden actuar como copigmentos (Davies 2009), es decir, sustancias de coloración débil que se unen de forma estable a las antocianinas para reforzar su color, haciéndolo más intenso o brillante. Las betalainas producen una coloración similar a la de los flavonoides y se producen únicamente en algunas familias del orden Caryophyllales (Shimada et al. 2007; Brockington et al. 2011; Fig. 1D). Mientras que antocianinas y carotenoides pueden producirse en la misma especie, la acumulación de betalainas y antocianinas es mutuamente excluyente (Brockington et al. 2011). El color blanco en los pétalos responde generalmente a la falta de pigmentos; al no haber pigmentos que absorban una parte del espectro de luz, ésta es reflejada completamente.

En los pétalos rara vez se acumula un sólo tipo de pigmento (Glover 2007; Lee 2007). Incluso en las flores que poseen un color uniforme suelen encontrarse varios tipos de compuestos, por ejemplo distintos tipos de antocianinas (ej. Schmitzer et al. 2009; Zhu et al. 2012; Chen et al. 2013). Un cambio del tipo de pigmento o en la proporción de mezcla de varios pigmentos afectaría al color resultante (es decir el matiz o longitud de onda predominante), mientras que cambios en la concentración de los compuestos afectaría a la intensidad del color (es decir, saturación o pureza del color). En el caso de las antocianinas, otros factores, como el tipo de copigmento unido a la antocianina o el pH vacuolar, podrían afectar en gran medida al color del pétalo (Andersen y Jordheim 2006; Glover 2007).

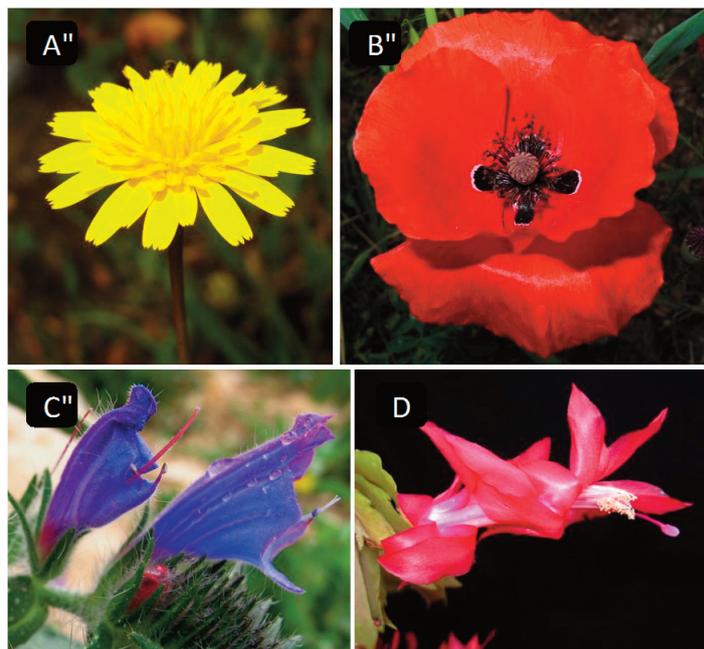


Figura 1. Ejemplos de pigmentos que causan la coloración de las flores de las angiospermas. A, las flores liguladas de *Taraxacum officinale* (Asteraceae) son amarillas debido a la acumulación de carotenoides; B, El color rojo intenso de los pétalos de *Papaver rhoeas* (Papaveraceae) se debe a la acumulación de antocianinas, principalmente pelargonidinas y cianidinas; C, Los pétalos de *Echium vulgare* (Boraginaceae) acumulan antocianinas del grupo de las delphinidinas generando un color azul-púrpura; D, *Schlumbergera truncata* (Cactaceae) acumula betalainas en los tépalos y estigma causando una coloración desde fucsia a rojo según la variedad de cultivo.

Figure 1. Examples of pigments producing colouration in angiosperm flowers. A, Ray flowers of *Taraxacum officinale* (Asteraceae) are yellow due to carotenoids accumulation; B, The intense red colour of the petals of *Papaver rhoeas* (Papaveraceae) is due to the accumulation of anthocyanins, mainly pelargonidins and cyanidins; C, The petals of *Echium vulgare* (Boraginaceae) accumulate anthocyanins, particularly delphinidin derivatives, which produce a blue-purple colour; D, *Schlumbergera truncata* (Cactaceae) accumulates betalains in the tepals and stigma resulting in a fuchsia to red colour depending on the cultivar.

Tabla 1. Listado de especies con polimorfismo de color floral, generalmente en los pétalos, citadas en la presente revisión. Sólo se consideran polimorfismos de especies silvestres.**Table 1.** List of flower-colour polymorphic species cited in this review. Only natural polymorphisms are considered.

Familia	Especie	Color	Referencia
Amaryllidaceae	<i>Lycoris longituba</i>	Púrpura-rojo-naranja-amarillo	He et al. 2011
Asteraceae	<i>Gorteria diffusa</i>	Amarillo-naranja (M)	Ellis y Johnson 2009
Asteraceae	<i>Ursinia calenduliflora</i>	Naranja-rojo-negro (M)	De Jager y Ellis 2014
Boraginaceae	<i>Echium plantagineum</i>	Azul-blanco	Burdon et al. 1983
Boraginaceae	<i>Nemophila menziesii</i>	Azul-blanco	McCall y Barr 2012
Brassicaceae	<i>Hesperis matronalis</i>	Púrpura-blanco	Majetic et al. 2007
Brassicaceae	<i>Lobularia maritima</i>	Violeta-blanco	Gómez 2000
Brassicaceae	<i>Parrya nudicaulis</i>	Púrpura-blanco	Dick et al. 2011
Brassicaceae	<i>Raphanus raphanistrum</i>	Amarillo-blanco	Stanton et al. 1989
Brassicaceae	<i>Raphanus sativus</i>	Marrón-rosa-amarillo-blanco	Stanton 1987
Brassicaceae	<i>Streptanthus glandulosus</i>	Púrpura-violeta-blanco	Mayer et al. 1994
Campanulaceae	<i>Wahlenbergia albomarginata</i>	Azul-blanco	Campbell et al. 2012
Caryophyllaceae	<i>Silene littorea subsp. littorea</i>	Rosa-blanco	Presente estudio
Cistaceae	<i>Cistus ladanider</i>	Púrpura intenso-blanco (M)	Guzmán et al. 2011
Convolvulaceae	<i>Ipomoea purpurea</i>	Rojo-blanco	Coberly y Rausher 2003
Fabaceae	<i>Pisum sativum</i>	Violeta-blanco	Knight 1799
Iridaceae	<i>Iris lutescens</i>	Púrpura-amarillo	Wang et al. 2013
Myrsinaceae	<i>Lysimachia arvensis</i>	Azul-naranja	Arista et al. 2013
Onagraceae	<i>Clarkia xantiana subsp. xantiana</i>	Rosa-rojo (M)	Eckhart et al. 2006
Papaveraceae	<i>Papaver radicum</i>	Amarillo-blanco	Mølgaard 1989
Phrymaceae	<i>Mimulus aurantiacus</i>	Rojo-amarillo	Streisfeld y Kohn 2005
Phrymaceae	<i>Mimulus lewisii</i>	Rosa-blanco	Wu et al. 2013
Plantaginaceae	<i>Antirrhinum majus</i>	Violeta-amarillo	Whibley et al. 2006
Plantaginaceae	<i>Digitalis purpurea</i>	Púrpura-blanco	Levin y Brack 1995
Polemoniaceae	<i>Linanthus parryae</i>	Azul-blanco	Epling y Dobzhansky 1942
Polemoniaceae	<i>Phlox drummondii</i>	Azul-rojo	Hopkins y Rausher 2011
Polemoniaceae	<i>Phlox pilosa</i>	Rosa-blanco	Levin y Brack 1995
Portulacaceae	<i>Claytonia virginica</i>	Rosa-blanco	Frey 2004
Primulaceae	<i>Primula vulgaris</i>	Amarillo-rosa-púrpura-blanco	Shipunov et al. 2011
Proteaceae	<i>Protea aurea</i>	Rosa-blanco	Carlson y Holsinger 2013
Ranunculaceae	<i>Delphinium nelsonii</i>	Azul-blanco	Waser y Price 1981

(M) indica que el polimorfismo se produce por la presencia o ausencia de máculas en los pétalos.

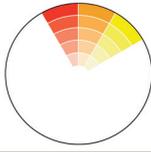
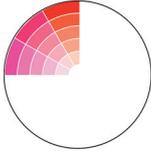
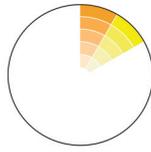
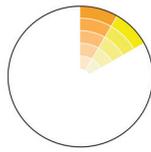
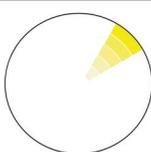
Todas las partes de la flor pueden acumular pigmentos, desde el cáliz hasta el pistilo (Miller et al. 2011). Hay casos especialmente llamativos como el del néctar o el polen coloreados (Pacini y Hesse 2005; Hansen et al. 2007). No obstante, es en los pétalos donde la pigmentación cobra mayor importancia debido a su función de atracción de los polinizadores, con la excepción de las especies que presentan tépalos (ej. Fig. 1D) u otras en que los sépalos están también pigmentados (ej. Fig. 2B). Así, cuando en los estudios se usa el término polimorfismo de color floral, se refieren generalmente a polimorfismo en el color de los pétalos. En los pétalos, las antocianinas y betalainas se acumulan generalmente en células de la epidermis mientras que los carotenoides se acumulan en células inferiores a la epidermis (Lee 2007; Hughes 2011). A nivel celular, los primeros se acumulan en las vacuolas ya que son hidrosolubles, mientras que los segundos se acumulan en plástidos al ser liposolubles (Tanaka et al. 2008). La forma de las células de la epidermis de los pétalos puede afectar al color resultante ya que modifica sensiblemente la cantidad de luz que llega a los pigmentos acumulados en su interior o en capas inferiores (Whitney et al. 2011). Un caso bien estudiado es el de las células con forma de cono en *Antirrhinum majus*, las cua-

les actúan a modo de lupa, concentrando la luz que llega a las vacuolas y que es absorbida por los pigmentos (Gorton y Vogelmann 1996; Glover y Martin 1998).

Tipos de polimorfismo de color floral

Algunos autores sugieren que no todos los polimorfismos de color son igual de frecuentes. Warren y Mackenzie (2001), en una revisión del color floral realizada a partir de la Flora de las Islas Británicas, encontraron que los polimorfismos malva-blanco y rosa-blanco (causados por ausencia de antocianinas) eran más frecuentes que los polimorfismos verde-blanco (ausencia de clorofilas) y amarillo-blanco (ausencia de carotenoides o algunos flavonoides). Como ejemplo de los primeros estaría el caso de *Claytonia virginica*, con tonalidades que van entre el blanco, rosa claro, malva y carmesí (Frey 2004) y de *Parrya nudicaulis*, con flores sin antocianinas de color blanco frente al morfotipo con antocianinas de color púrpura (Dick et al. 2011; Fig. 2A). Como ejemplo de polimorfismos poco frecuentes, estaría *Papaver radicum*, cuyo morfotipo más frecuente es el amarillo, aunque el blanco se hace más frecuente en altitudes bajas (Mølgaard 1989).

Tabla 2. Principales clases de pigmentos florales y los colores que les proporcionan a las flores según son percibidos por los humanos.
Table 2. Main flower pigments and their colour in the flowers as perceived by humans.

Grandes grupos	Subgrupos	Ejemplos	Color
Clorofilas	Clorofila <i>a</i>	-	
	Clorofila <i>b</i>	-	
Carotenoides	Carotenos	β -caroteno, licopeno	
	Xantofilas	Zeaxantina, luteína	
Betalaínas	Betacianinas	Betanina, amarantina	
	Betaxantinas	Vulgaxantina, miraxantina	
Flavonoides	Auronas	Aureusidina	
	Chalconas	Buteína	
	Flavonas	Apigenina, luteolina	
	Flavonoles	Quercetina, rutina	
	Antocianinas (antocianidinas)	Cianidina, delfinidina, malvidina, pelargonidina, peonidina, petunidina	
			

Las pérdidas de antocianinas en las flores ocurren con mayor frecuencia que las ganancias (Rausher 2008; Sobel y Streisfeld 2013). Así, uno de los tipos más comunes de polimorfismo en el color de las flores es el que conlleva la presencia de una baja frecuencia de plantas con flores blancas en poblaciones de plantas con flores pigmentadas (Levin y Brack 1995). Este tipo de polimorfismo ha sido descrito en diferentes especies, como *Digitalis purpurea*, *Echium plantagineum*, *Phlox drummondii* o *Phlox pilosa* (revisión en Levin y Brack 1995). Otros estudios más recientes incluyen el polimorfismo azul claro-blanco de *Wahlenbergia albomarginata* (Campbell et al. 2012), el púrpura-blanco de *Hesperis matronalis* (Majetic et al. 2007) y el rosa-blanco de *Mimulus lewisii* (Wu et al. 2013). Por otra parte, en especies como *Lobularia maritima*, el blanco es el morfotipo más frecuente mientras que el menos frecuente sería el violeta (Gómez 2000).

En los casos anteriores, la ausencia de producción de pigmentos florales supone la aparición de un morfotipo blanco. Sin embargo, cuando la especie tiene la capacidad de producir varios tipos de pigmentos, la pérdida de uno de ellos causa un morfotipo pigmentado pero de color diferente al original. Así, uno de los polimorfismos mejor documentados es cuando algunos individuos acumulan an-

tocianinas y carotenoides en sus pétalos (flores de color púrpura a rojo intenso), frente a individuos que han perdido la capacidad de sintetizar antocianinas (flores de color amarillo debido a los carotenoides) (ej. *Mimulus aurantiacus* en Streisfeld y Kohn 2005; *Iris lutescens* en Wang et al. 2013). Un patrón más complejo es el que presenta *Raphanus sativus*, donde el color de los pétalos está causado por antocianinas y carotenoides y cada uno de ellos puede sintetizarse o no. Así, se producen cuatro tipos de coloración en las flores: marrón (antocianinas y carotenoides), rosa (sólo antocianinas), amarillo (sólo carotenoides) y blanco (ausencia de pigmentos) (Stanton 1987). En otras especies, el polimorfismo se produce por un cambio en el pigmento predominante en las flores, generalmente entre distintos tipos de antocianinas (pelargonidinas, cianidinas o delfinidinas), lo que genera cambios de naranja a azul, de rosa a azul o de rojo a azul (ej. Quintana et al. 2007; Hopkins y Rausher 2012). Por último, hay ejemplos de extrema diversidad de colores florales en las especies silvestres. Así, *Lycoris longituba* presenta colores púrpura, rojo, naranja y amarillo en poblaciones naturales debido tanto a la acumulación de distintos pigmentos como a la distinta concentración de los mismos (He et al. 2011).

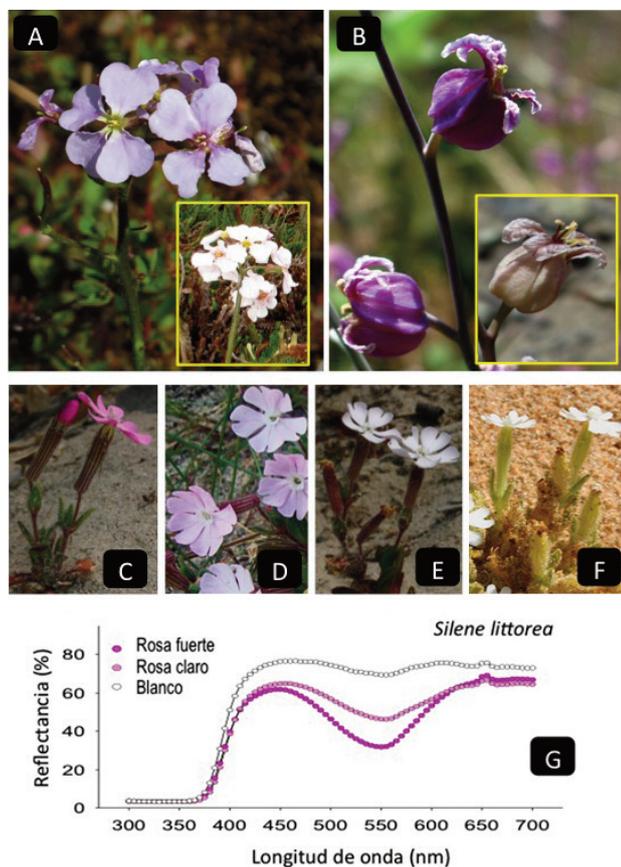


Figura 2. Ejemplos de especies con polimorfismo de color causado por la ausencia de producción de antocianinas en los pétalos. A, *Parrya nudicaulis* (Brassicaceae) en la población "White Mountains", Alaska, EEUU; B, *Streptanthus glandulosus* (Brassicaceae) en la población de "Stiles Ranch", California, EEUU; C-E, *Silene littorea* (Caryophyllaceae) en la población "Playa de Barra", Pontevedra, España; F, *Silene littorea*, en la población "Cabo de Trafalgar", Cádiz, España (nótese la ausencia de antocianinas tanto en los pétalos como en otros tejidos de la planta); G, curvas de reflectancia media de individuos con pétalos rosa fuerte, rosa claro y blancos de *Silene littorea* (población de "Playa de Barra").

Figure 2. Examples of species with color polymorphism caused by the absence of anthocyanin production in petals. A, *Parrya nudicaulis* (Brassicaceae) in "White Mountains" population, Alaska, EEUU; B, *Streptanthus glandulosus* (Brassicaceae) in "Stiles Ranch" population, California, EEUU; C-E, *Silene littorea* (Caryophyllaceae) in "Playa de Barra" population, Pontevedra, Spain; F, *Silene littorea*, in "Cabo de Trafalgar" population, Cádiz, Spain (note the absence of anthocyanins in both petals and other plant tissues); G, mean reflectance curves of dark pink, light pink and white petals of *Silene littorea* ("Playa de Barra" population).

Otros tipos de polimorfismo afectan a la uniformidad del color de los pétalos. Así, puede haber una variación en la presencia o ausencia de máculas o venación en los pétalos (ver bibliografía en Shang et al. 2011; Davies et al. 2012; Glover et al. 2013). Por ejemplo, *Gorteria diffusa* presenta una enorme variedad de tipos de máculas sobre pétalos amarillo-naranja (Ellis y Johnson 2009), *Clarkia xantiana* subsp. *xantiana* es polimórfica para la presencia de máculas rojas sobre pétalos rosas (Eckhart et al. 2006) y *Cistus ladanifer* lo es para máculas púrpura intenso sobre pétalos blancos (Guzmán et al. 2011). La asterácea *Ursinia calenduliflora* presenta un morfotipo con flores de color naranja sin mácula y otro en el que además presentan un anillo rojo con máculas negras en la base de las lígulas (de Jager y Ellis 2014).

Otro aspecto ampliamente estudiado ha sido el de la distribución de los morfotipos dentro y entre las poblaciones, que a menudo muestra interesantes patrones geográficos o ambientales. Así por ejemplo, en *Lysimachia arvensis* existe un patrón geográfico claro en el que las frecuencias del morfo azul, frente al morfo naranja, disminuyen al aumentar la latitud (Arista et al. 2013). Otro

claro ejemplo de variación geográfica asociada a condiciones ambientales es el de *Parrya nudicaulis* en Alaska, donde se encontró que la frecuencia de las plantas de flores blancas se incrementa al aumentar la temperatura de la estación de crecimiento (Dick et al. 2011). En *Antirrhinum majus* la mayor parte de las poblaciones son magenta (*A. majus* subsp. *pseudomajus*) o amarillo (*A. majus* subsp. *striatum*), con zonas híbridas cuando ambos morfotipos entran en contacto, como sucede en los Pirineos (Whibley et al. 2006). La separación de las plantas con flores amarillas (situadas hacia el interior) y con flores rojas (poblaciones costeras) de *Mimulus aurantiacus* en California, consideradas en el estudio de Streisfeld y Kohn (2007) como razas diferentes, son otro ejemplo de distribución parapátrica de los morfotipos florales. Las diferencias en el color floral han llevado también a la diferenciación taxonómica en subespecies diferentes en *Primula vulgaris*. La mayor parte de las poblaciones de esta especie tienen las flores amarillas, mientras que en las regiones orientales de su área de distribución las poblaciones son polimórficas con flores blancas, amarillas, rosas o púrpura (Shipunov et al. 2011). De forma similar, existen varios taxones de la flora canaria con polimorfismo blanco que poseen un aparente patrón geográfico, por lo que también han sido descritas como variedades o formas (Rodríguez Navarro et al. 2010).

Biosíntesis de antocianinas y las bases genéticas del polimorfismo

Como hemos descrito anteriormente, las antocianinas son los pigmentos florales más comunes encontrados en las angiospermas, así como en las especies con polimorfismo de color. Por tanto, nos centraremos en las bases genéticas de polimorfismos de color causados por antocianinas. No obstante, en las especies que acumulan carotenoides o betalainas, los mecanismos de síntesis y control genético de la pigmentación son relativamente similares, a excepción de las enzimas y las proteínas reguladoras específicas de cada ruta biosintética (ver revisiones de Grotwold 2006 y Davies et al. 2012).

Las antocianinas son el producto final de la bien estudiada ruta de las antocianinas, conocida como ABP (en inglés *Anthocyanin Biosynthetic Pathway*; Fig. 3). La ruta, muy conservada durante la evolución de las angiospermas (Quattrocchio et al. 1993; Hichri et al. 2011), está compuesta por tres ramas principales según el tipo de antocianina producida. De esta forma, las tonalidades rojizas o naranjas se deben a la pelargonidina, los colores azulados a la delphinidina, y los tonos rosados y violáceos a la cianidina (Grotwold 2006; Tanaka et al. 2008; Fig. 3). El núcleo de la ruta son 6 enzimas principales. Algunas de estas enzimas sirven además de punto de partida a ramificaciones para la producción de otros compuestos no antocianínicos como flavonas, flavonoles, catequinas, etc., cuya función parece estar relacionada con la resistencia a distintos tipos de estrés (Winkel-Shirley 2002; Davies 2009; Pollastri y Tattini 2011; Falcone Ferreyra et al. 2012; Tabla 3). La regulación de esta ruta también es relativamente conocida; estudios en *Arabidopsis*, *Petunia* y *Zea* sugieren que la regulación está mediada por un complejo de tres proteínas miembros de las familias R2R3-MYB (MYB), *basic helix-loop-helix* (bHLH) y WD40 (Hichri et al. 2011). Este complejo no sólo regula la ABP, sino que también está implicado en el control de otras funciones, como por ejemplo en la producción de tricomas y pelos radicales, o la alteración del pH vacuolar (Ramsay y Glover 2005; Dubos et al. 2010).

Los cambios de color de los pétalos están asociados a cambios en el funcionamiento o bloqueo de la ABP, bien por la mutación funcional de una o varias de las enzimas implicadas o bien por regulación de la transcripción de estas enzimas. Estos cambios pueden ocurrir de cuatro formas diferentes: (a) que exista una mutación en la región codificante de alguna enzima principal de la ruta, de forma que esta enzima pierda su funcionalidad (denominada también mutación funcional); (b) mutaciones en la región *cis*-reguladora de alguna enzima principal, es decir cambios en el promotor de alguno de los genes principales de la ruta que altere la expresión de dicha proteína; (c) mutaciones en la región codificante de algún regulador

Tabla 3. Funciones biológicas más importantes de las antocianinas y de algunos compuestos derivados de los productos intermedios de la ruta biosintética de las antocianinas. Los compuestos están ordenados en orden ascendente de complejidad según la ruta biosintética de las antocianinas (ver Fig. 3).

Table 3. Most important biological functions of anthocyanins and some compounds derived from intermediates of the anthocyanins biosynthetic pathway. The compounds are ordered in ascending degree of complexity according to anthocyanin biosynthetic pathway (see Fig. 3).

Compuesto	Función atribuida	Referencias
Estilbenos	Defensa frente a patógenos y herbívoros	Chong et al. 2009 ^V
Lignina	Soporte estructural, defensa frente a patógenos	Boerjan et al. 2003 ^V ; Bhuiyan et al. 2009 ^V ; Schenke et al. 2011 ^V
Auronas	Atracción de polinizadores, guías de néctar	Ono et al. 2006 ^R ; Schwinn et al. 2006 ^R
Isoflavonoides y flavonas	Copigmentos, guías de néctar Defensa frente a patógenos Nodulación	Forkmann 1991 ^R ; Tanaka et al. 2008 ^R Skipp y Bailey 1977 ^V ; Higgins 1978 ^V ; Foster-Hartnett et al. 2007 ^V Wasson et al. 2006 ^V ; Zhang et al. 2009 ^V
Flavonoles	Copigmentos, guías de néctar Protección frente a radiación UV Viabilidad de polen	Forkmann 1991 ^R ; Sasaki y Takahashi 2002 ^R Agati et al. 2011 ^V ; Kusano et al. 2011 ^V Pollak et al. 1993 ^R ; Mahajan et al. 2011 ^R
Proantocianidinas	Defensa frente a patógenos y herbívoros	Coley 1986 ^V ; Ogiangbe y Onigbinde 1996 ^V
Antocianinas	Atracción de polinizadores Defensa frente a herbívoros y patógenos Dispersión de semillas Fotoprotección Protección frente a bajas temperaturas por calentamiento Protección frente a estrés oxidativo Protección frente a radiación UV Reabsorción de nutrientes en hojas deciduas	Fenster et al. 2004 ^R ; Schaefer y Ruxton 2011 ^R Coley y Aide 1989 ^V ; Johnson et al. 2008 ^R ; Queenborough et al. 2013 ^V Steyn 2009 ^R ; Schaefer y Ruxton 2011 ^R Méndez et al. 1999 ^V ; Steyn et al. 2002 ^V ; Hughes y Smith 2007 ^V Lacey y Herr 2005 ^R ; Hughes 2011 ^V ; Whitney et al. 2011 ^R Merzlyak y Chivkunova 2000 ^V ; Havaux y Klopstech 2001 ^V ; Kytridis y Manetas 2006 ^V Stapleton y Walbot 1994 ^V ; Takahashi et al. 1991 ^V Lee et al. 2003 ^V ; Zhang et al. 2013 ^V .

^V indica que la función del compuesto han sido comprobada en partes vegetativas de la planta, generalmente en las hojas; ^R indica que han sido comprobada en las partes reproductivas. No se han considerado algunas funciones celulares de estos compuestos (ej. regulación del desarrollo y señalización celular de los flavonoles; Pollastri y Tattini 2011)

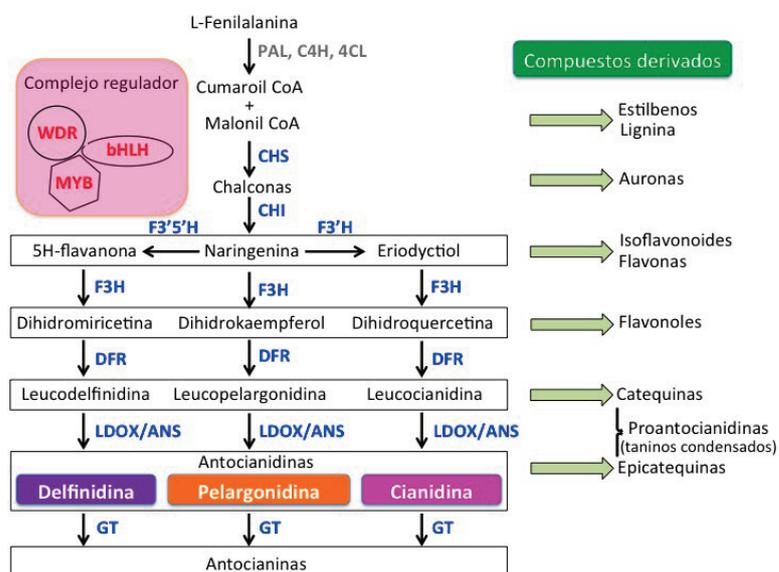


Figura 3. Esquema de la ruta biosintética de las antocianinas en el que se muestran las enzimas principales (azul), las enzimas pertenecientes a la ruta superior de los fenilpropanoides (gris), los compuestos producidos por éstas (negro) y las proteínas reguladoras de los genes que codifican a las enzimas (rojo). La flechas verdes indican ramas que mediante otras reacciones enzimáticas darán lugar a distintos compuestos secundarios. Las proteínas reguladoras (factores de transcripción) se encuentran formando el complejo MBW, el cual puede controlar la síntesis de una o varias enzimas de la ruta. Para las enzimas y proteínas reguladoras se utiliza la abreviatura de sus siglas en inglés. WDR, WD40 repeats; bHLH, beta helix-loop-helix; MYB, R2R3-MYB o R3-MYB; PAL, phenylalanine ammonia lyase; C4H, cinnamic acid 4-hydroxylase; 4CL, coumarate CoA ligase; CHS, chalcone synthase; CHI, chalcone isomerase; F3'H, flavonoid 3'-hydroxylase; F3'5'H, flavonoid 3' 5'-hydroxylase; F3H, flavonoid 3-hydroxylase; DFR, dihydroflavonol 4-reductase; ANS, anthocyanidin synthase; GT, glycosyl transferase.

Figure 3. Scheme of the anthocyanin biosynthetic pathway in which core enzymes (blue), enzymes belonging to the upper phenylpropanoid pathway (gray), produced compounds (black) and the regulatory proteins of genes encoding the enzymes (red) are represented. The green arrows indicate branch pathways that generate different secondary compounds. Regulatory proteins (transcription factors) are forming the MBW complex, which can control the synthesis of one or more pathway's enzymes. Abbreviations: WDR, WD40 repeats; bHLH, beta helix-loop-helix; MYB, R2R3-MYB or R3-MYB; PAL, phenylalanine ammonia lyase; C4H, cinnamic acid 4-hydroxylase; 4CL, coumarate CoA ligase; CHS, chalcone synthase; CHI, chalcone isomerase; F3'H, flavonoid 3'-hydroxylase; F3'5'H, flavonoid 3' 5'-hydroxylase; F3H, flavonoid 3-hydroxylase; DFR, dihydroflavonol 4-reductase; ANS, anthocyanidin synthase; GT, glycosyl transferase.

de la ruta que produzca pérdida de función del regulador y (d) mutaciones en la región *cis* de alguno de los reguladores de la ruta (Streisfeld y Rausher 2011). A día de hoy se conocen casos de cambios de color debidos a cualquiera de los tipos de mutación descritos anteriormente, sin embargo como reflejan Sobel y Streisfeld (2013) en su revisión, la probabilidad de fijación evolutiva de las mutaciones funcionales es menor que la de las mutaciones de tipo *cis* y aquellas que ocurren en los reguladores. Así, en plantas silvestres, parece que existe un sesgo hacia aquellas mutaciones que afectan a los factores de transcripción tipo MYB (Wessinger y Rausher 2012). Las mutaciones en los MYBs son específicas de cada tejido, por tanto la ruta puede estar activada en tejidos vegetativos e inactivada en tejidos florales (Petroni y Tonelli 2011); esto disminuiría los efectos pleiotrópicos negativos derivados de la pérdida de producción de los flavonoides intermediarios en tejidos vegetativos (Wessinger y Rausher 2012).

Son escasos los estudios en los que se han analizado en profundidad las causas genéticas del polimorfismo de color floral en especies silvestres (Sobel y Streisfeld 2013). El cambio de color puede deberse a la pérdida de pigmentación debido al bloqueo de la ruta biosintética, o a la ganancia de un nuevo pigmento mediante la activación de una ruta o parte ella. Entre los estudios debidos a pérdidas de pigmentos, dos de ellos son de mutantes espontáneos que aparecen en muy baja frecuencia y la causa son mutaciones en la región codificante de alguna de las enzimas principales de la ABP (Habu et al. 1998; Wu et al. 2013). Existen otros dos estudios en los que el morfotipo blanco aparece frecuentemente y la mutación está fuera de la región codificante de la enzima. Así, en *Parrya nudicaulis*, una mutación en la región *cis* de la secuencia de la enzima chalcona sintetasa (CHS), produce una expresión 24 veces menor en el morfotipo blanco (Dick et al. 2011). En *Ipomoea purpurea* la causa reside en una mutación en la región codificante de uno de los reguladores MYB (Chang et al. 2005). Por otra parte, sólo se conocen dos estudios en los que se hayan determinado las causas genéticas del polimorfismo debido a la ganancia de un nuevo pigmento. En *Mimulus aurantiacus* el cambio de amarillo a rojo se debe a mutaciones en la región *cis* de un regulador MYB (Streisfeld et al. 2013), mientras que en *Phlox drummondii* el cambio de azul a rojo se debe a mutaciones en la región *cis* de la enzima F3'5'H (Hopkins y Rausher 2011). Independientemente de si se trata de polimorfismos debidos a ganancias o a pérdidas de pigmentos, Sobel y Streisfeld (2013) concluyen que de todas aquellas posibles mutaciones que pueden aparecer en las poblaciones, sólo se fijarán aquellas que tengan menores efectos pleiotrópicos asociados, es decir, las que se produzcan en las regiones reguladoras de los genes de la ABP (regiones *cis*), o en sus genes reguladores.

***Silene littorea* como caso de estudio: polimorfismo causado por expresión diferencial de los genes reguladores de la ruta de las antocianinas**

Silene littorea subsp. *littorea* (Caryophyllaceae) es una planta endémica de la Península Ibérica que crece en arenas litorales desde Galicia hasta el este de Andalucía. Esta especie anual florece en primavera y presenta una producción de semillas muy variable (entre 3 y más de 300; Casimiro-Soriguer et al. 2013). *Silene littorea* posee flores de color rosa por la acumulación de antocianinas (tres compuestos derivados de la cianidina-3-glucosido, Casimiro-Soriguer et al. datos sin publicar), que también acumula de forma variable en el cáliz, tallo y hojas (Del Valle et al. datos sin publicar; Fig. 2C). De un total de 17 poblaciones estudiadas a lo largo de su área de distribución, se encontraron dos poblaciones en Galicia donde los individuos con pétalos blancos aparecen frecuentemente (~20 %). Dichos individuos acumulan antocianinas tanto en el cáliz como en los tejidos vegetativos (Fig. 2E). En estas poblaciones también aparecen plantas con los pétalos de color rosa claro (Fig. 2D, G). Curiosamente, en algunas poblaciones de Andalucía se observaron individuos carentes de antocianinas tanto a nivel de pétalo como a nivel de planta, pero con una frecuencia menor del 0.01 % (Fig. 2F).

Se han analizado las causas genéticas de la ausencia de antocianinas en el morfotipo blanco de las poblaciones gallegas. Para ello se realizó la secuenciación del transcriptoma y análisis de los genes que codifican a las proteínas funcionales y reguladoras de la ABP en los pétalos tanto de individuos blancos como de pigmentados (Casimiro-Soriguer et al. datos sin publicar). Nuestros resultados sugieren que la ausencia de antocianinas en los pétalos blancos estaría causada por un control de la expresión de los genes reguladores, que a su vez están regulando a enzimas funcionales de la ABP. Así, no se encontraron mutaciones en las regiones codificantes de las enzimas. Sin embargo, las enzimas C4H (precursor de la ruta) y F3H presentaron niveles de expresión génica 10 veces menor en las flores blancas que en las pigmentadas (rosa claro y rosa fuerte). También presentaron diferencias de expresión varios genes de tipo MYB. Lo encontrado en *S. littorea* apoyaría la hipótesis de que las mutaciones que se fijan en la naturaleza son aquellas de tipo regulador específicas de cada tejido, y que traen consigo los menores efectos pleiotrópicos negativos posibles, de ahí que las plantas con pétalos blancos produzcan antocianinas en tejidos vegetativos (Fig. 2E).

Los polinizadores como agentes de selección en especies con polimorfismo de color

La selección mediada por polinizadores en los rasgos florales ha sido considerada como un mecanismo frecuente de adaptación y especiación en las angiospermas (Fenster et al. 2004; Harder y Johnson 2009). El color es un rasgo que, sólo o asociado a otros, puede jugar un papel fundamental (Rausher 2008). La base de dicha selección mediada por polinizadores reside en que el color floral es un rasgo directamente implicado en la atracción de los polinizadores (Hodges et al. 2002; Schaefer y Ruxton 2011; Schiestl y Johnson 2013) y que los polinizadores pueden diferenciar colores relativamente similares (Chittka y Raine 2006; Dyer et al. 2008; Renoult et al. 2014). Así, los cambios de color en especies próximas han sido tradicionalmente considerados como una adaptación a distintos tipos de polinizadores (Fenster et al. 2004). Existen estudios muy bien abordados desde el punto de vista molecular, en los que se han identificado los genes (estructurales o reguladores) que causan la ausencia o presencia de un pigmento en los pétalos y la respuesta de los polinizadores a tal variación (ej. Bradshaw y Schemske 2003; Whittall et al. 2006; Smith y Rausher 2011).

Sin embargo, son pocos los casos estudiados en condiciones naturales en los que se confirma de forma inequívoca una selección mediada por polinizadores dentro de especies con polimorfismo de color floral (ver revisión de Rausher 2008). En las especies polimórficas *Delphinium nelsonii*, *Raphanus sativus* y *Lysimachia arvensis* se ha demostrado que los polinizadores discriminan entre morfotipos y esto se traduce en diferencias en la eficacia biológica, femenina o masculina, entre morfotipos (Waser y Price 1981; Stanton 1987; Irwin y Strauss 2005; Ortiz y Arista, datos sin publicar). Probablemente *Phlox drummondii* es el caso mejor estudiado en el que se sugiere selección mediada por polinizadores en una especie polimórfica (Levin 1985; Hopkins y Rausher 2011, 2012). Esta especie presenta flores azul claro a lo largo de su rango de distribución pero produce flores de color rojo intenso en las poblaciones donde crece simpátricamente con *P. cuspidata*, también de flores azul claro. El cambio de color se debe a mutaciones en la región reguladora de dos genes de la ABP, un gen controla la intensidad (claro o intenso) y otro el color (rojo o azul). Pueden producirse híbridos entre ambas especies en áreas de solapamiento y presentan flores de color claro o intenso, ya sean rojas o azules. Los polinizadores, principalmente mariposas diurnas, cuando visitan una flor roja o azul de color intenso, tienden sucesivamente a visitar flores de color intenso, pero cuando visitan primero una flor clara después pueden visitar una flor clara u oscura. Así, los polinizadores estarían favoreciendo los cruces intraespecíficos en las poblaciones simpátricas de *P. drummondii*. Esto ayudaría a evitar la hibridación interespe-

cífica y disminuiría la eficacia biológica de los híbridos. La evolución de este mecanismo de aislamiento reproductivo prezigótico apoyaría la hipótesis de reforzamiento (Hopkins 2013). De forma similar, aunque utilizando líneas transgénicas de *Petunia axillaris*, Hoballah et al. (2007) demostraron que cambios genéticos muy simples generan flores con distinto color de pétalos por pérdida de antocianinas y los polinizadores responden a tal cambio. Sin embargo, en la mayoría de los casos estudiados en especies polimórficas, o bien los polinizadores no tienen preferencias entre los morfotipos (ej. Schemske y Bierzychudek 2001; Fulkerson et al. 2012) o bien no se producen diferencias en el éxito reproductivo entre morfotipos (ej. Stanton et al. 1989; Campbell et al. 2012; Carlson y Holsinger 2013). Por tanto, un número creciente de autores está sugiriendo que el color sería el resultado de una selección indirecta sobre otros rasgos (ej. Gómez 2000; Frey 2004; Dick et al. 2011; Arista et al. 2013; Carlson y Holsinger 2013).

Efectos pleiotrópicos asociados al polimorfismo

Strauss y Whittall (2006) proponen que la variación en el color floral podría estar influenciada por otras fuerzas selectivas distintas a los polinizadores, ejerciendo su presión selectiva en la misma o en dirección opuesta a estos últimos (ej. Irwin et al. 2003; McCall y Barr 2012; Carlson y Holsinger 2013). Además, es lógico pensar que otros factores distintos a los polinizadores podrían modelar la evolución del color ya que se conocen especies anemófilas con un claro polimorfismo de color, como sucede en *Triticum aestivum* (Wu et al. 1999). En especies polimórficas, los individuos con flores blancas por pérdida de antocianinas, podrían mostrar menor eficacia biológica en situaciones de estrés biótico o abiótico si además tampoco albergaran antocianinas en los tejidos vegetativos (Whittall y Carlson 2009). Como se ha comentado anteriormente, dicha desventaja está asociada a los efectos pleiotrópicos negativos que se producen en los tejidos vegetativos por la ausencia de antocianinas o compuestos intermedios de la ABP (Strauss y Whittall 2006; Streisfeld y Rausher 2011; Tabla 3). Así, Levin y Brack (1995) encontraron que los individuos blancos de *Phlox drummondii* presentan menor éxito reproductivo que los pigmentados ya que poseen una menor producción de flores y una menor supervivencia de plántulas. Warren y Mackenzie (2001) observaron que en situaciones de estrés hídrico los individuos pigmentados de cinco especies polimórficas eran capaces de producir más semillas que los individuos con flores blancas.

En un estudio reciente con *Raphanus sativus*, McCall et al. (2013) estudiaron durante cuatro años un total de ocho poblaciones y encontraron que el morfotipo blanco era más dañado por florivoría que el rosa, reduciendo así su éxito reproductivo. Por otra parte, Burdon et al. (1983) comprobaron que las plantas con flores blancas de *Echium plantagineum* eran menos competitivas que las de flores azules, produciendo una menor biomasa tanto en condiciones naturales como cuando eran forzadas a desarrollarse en cantidades limitadas de suelo. Estudios con individuos de *Ipomoea purpurea* que no producen flavonoides tanto en las flores como en los tejidos vegetativos, sugieren que el estrés debido a altas temperaturas afecta a la fecundidad y a la maduración temprana de sus semillas (Coberly y Rausher 2003). En estos individuos, la inactivación de las primeras enzimas de la ruta reduce drásticamente la producción de los flavonoides en tejidos vegetativos (Coberly y Rausher 2008). Por otra parte, en otras especies polimórficas existe un desacoplamiento en la producción de antocianinas entre tejidos vegetativos y reproductivos, de modo que los individuos con flores no pigmentadas no se encuentran en una situación de desventaja. Así, en *Parrya nudicaulis* se encontró una regulación diferencial de la CHS, que se bloquea en los pétalos, mientras que en hojas y sépalos permanece activa (Dick et al. 2011). Por último, los efectos pleiotrópicos del color floral pueden aparecer también en especies polimórficas en las que los morfotipos presentan distintos tipos de pigmentos, aunque esta situación ha sido más raramente documentada (Arista et al. 2013).

Cuestiones futuras

Cuando se compara el color floral frente a otros rasgos florales, como tamaño y forma de los pétalos o número del primordios seminiales, se observa que el color floral es un rasgo considerado generalmente como discreto, dimórfico o polimórfico, mientras los otros rasgos son cuantitativos (Conner 2006; Ashman y Majetic 2006). Son muchos los ejemplos en los que la herencia del color de los pétalos está controlada por un gen simple, por tanto se originan rasgos discretos, generalmente dimórficos (ej. Streisfeld y Rausher 2009; Wu et al. 2013). Sin embargo, en otras especies parece que existen coloraciones intermedias (ver ejemplos en Carlson y Holsinger 2013). En las crucíferas *Parrya nudicaulis*, *Raphanus sativus* y *Streptanthus glandulosus*, consideradas tradicionalmente como dimórficas en el color de los pétalos, se ha encontrado que la acumulación de antocianinas responde a un rasgo continuo (Narbona et al. datos sin publicar). La consideración del color floral como un rasgo continuo o discreto es compleja pero a la vez importante ya que la heredabilidad y las implicaciones evolutivas de ambos tipos de rasgos son muy distintas (Wright 1978; Kingsolver et al. 2001). Posiblemente, la variabilidad de color floral de una especie podría estar controlada por procesos que rigen tanto rasgos continuos como discretos. Esto ocurre en la acumulación de antocianinas en la uva (*Vitis vinifera*); la presencia o ausencia de antocianinas está controlada por un único gen pero la variación cuantitativa del pigmento se produce por varios genes que actúan de forma aditiva (Fournier-Level et al. 2009). Sería interesante, por tanto, conocer si esto está ocurriendo en especies con polimorfismo de color floral.

Otra línea de investigación poco explorada es la evaluación de los efectos beneficiosos de las antocianinas o sus compuestos intermedios frente a estrés biótico o abiótico. La producción de antocianinas es costosa para la planta (Gould 2004), pero tal coste podría ser ventajoso en situaciones de estrés, como por ejemplo bajas temperaturas o sequía (ver también Tabla 3). Sin embargo, son pocos los estudios que han abordado este problema en términos adaptativos, es decir cuantificando la eficacia biológica de los distintos morfotipos frente a un determinado estrés (Rausher 2008). Además, curiosamente, en los casos en los que la eficacia biológica ha sido cuantificada, los resultados obtenidos no verifican en su totalidad las hipótesis de partida (von Wettberg et al. 2010; Misyura et al. 2013).

Agradecimientos

Tanto las ideas generales sobre el polimorfismo de color como los estudios específicos llevados a cabo en *Silene littorea* se han generado gracias a fondos FEDER y a ayudas concedidas por el MINECO (CGL2009-08257) y el MINECO (CGL2012-37646). Estamos enormemente agradecidos a Adolfo Cordero por su valiosa información sobre el polimorfismo del color en *S. littorea* en las poblaciones gallegas; a Montse Arista, Virginia Valcárcel, Alfredo Valido y a un revisor anónimo por hacer valiosas sugerencias al manuscrito; a Justen Whittall y Matt Carlson por tantas horas de reflexión acerca del porqué del polimorfismo de color, y a Rubén Torices por sus sugerencias y por invitarnos a participar en este monográfico.

Referencias

- Agati, G., Biricolti, S., Guidi, L., Ferrini, F., Fini, A., Tattini, M. 2011. The biosynthesis of flavonoids is enhanced similarly by UV radiation and root zone salinity in *L. vulgare* leaves. *Journal of Plant Physiology* 168:204-212.
- Andersen, Ø.M., Jordheim, M. 2006. The anthocyanins. En: Andersen, Ø.M., Markham, K.R. (eds.), *Flavonoids: Chemistry, Biochemistry and Applications*, pp. 471-551. CRC Press, Boca Raton, EEUU.
- Arista, M., Talavera, M., Berjano, R., Ortiz, P.L. 2013. Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of colour polymorphism in the scarlet pimpernel. *Journal of Ecology* 101:1613-1622.

- Aristóteles (aprox. 350 a. C.). *Historia animalium*. Traducción de obra original al inglés publicada en 1910 por D'Arcy Wentworth Thompson "The works of Aristotle translated into English". Volume IV. Oxford University Press, Londres, UK.
- Ashman, T.-L., Majetic C.J. 2006. Genetic constraints on floral evolution: a review and evaluation of patterns. *Heredity* 96:343-352.
- Bhuiyan, N.H., Selvaraj, G., Wei, Y., King, J. 2009. Role of lignification in plant defense. *Plant Signaling and Behavior* 4:158-159.
- Boerjan, W., Ralph, J., Baucher, M. 2003. Lignin biosynthesis. *Annual Review of Plant Biology* 54:519-546.
- Bradshaw, H.D., Schemske, D.W. 2003. Allele substitution at a flower colour locus produces a pollinator shift in monkeyflowers. *Nature* 426:176-178.
- Brockington, S.F., Walker, R.H., Glover, B.J., Soltis, P.S., Soltis, D.E. 2011. Complex pigment evolution in the Caryophyllales. *New Phytologist* 190:854-864.
- Burdon, J.J., Marshall, D.R., Brown, A.H.D. 1983. Demographic and genetic changes in populations of *Echium plantagineum*. *Journal of Ecology* 71:667-679.
- Campbell, D.R., Bischoff, M., Lord, J.M., Robertson, A.W. 2012. Where have all the blue flowers gone: pollinator responses and selection on flower colour in New Zealand *Wahlenbergia albomarginata*. *Journal of Evolutionary Biology* 25:352-364.
- Carlson, J.E., Holsinger, K.E. 2013. Direct and indirect selection on floral pigmentation by pollinators and seed predators in a color polymorphic South African shrub. *Oecologia* 171:905-919.
- Casimiro-Soriguer, I., Buide, M.L., Narbona, E. 2013. The roles of female and hermaphroditic flowers in the gynodioecious-gynomonoecious *Silene littorea*: insights into the phenology of sex expression. *Plant Biology* 15:941-947.
- Chang, S.M., Lu, Y.Q., Rausher, M.D. 2005. Neutral evolution of the non-binding region of the anthocyanin regulatory gene *Ipmyb1* in *Ipomoea*. *Genetics* 170:1967-1978.
- Chen, S., Xiang, Y., Deng, J., Liu, Y., Li, S. 2013. Simultaneous analysis of anthocyanin and non-anthocyanin flavonoid in various tissues of different Lotus (*Nelumbo*) cultivars by HPLC-DAD-ESI-MSn. *PLoS ONE* 8:e62291.
- Chittka, L., Raine, N.E. 2006. Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* 9:428-435.
- Chong, J., Poutaraud, A., Hugueney, P. 2009. Metabolism and roles of stilbenes in plants. *Plant Science* 177:143-155.
- Clegg, M.T., Durbin, M.L. 2000. Flower color variation: A model for the experimental study of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:7016-7023.
- Coberly, L.C., Rausher, M.D. 2003. Analysis of a chalcone synthase mutant in *Ipomoea purpurea* reveals a novel function for flavonoids: amelioration of heat stress. *Molecular Ecology* 12:1113-1124.
- Coberly, L.C., Rausher, M.D. 2008. Pleiotropic effects of an allele producing white flowers in *Ipomoea purpurea*. *Evolution* 62:1076-1085.
- Coley, P.D. 1986. Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. *Oecologia* 70:238-241.
- Coley, P.D., Aide, T.M. 1989. Red coloration of tropical young leaves: a possible antifungal defence? *Journal of Tropical Ecology* 5:293-300.
- Conner, J.K. 2006. Ecological genetics of floral evolution. En: Harder, L.D., Barrett S.C.H. (eds.), *Ecology and evolution of flowers*, pp. 260-277. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Davies, K.M. 2009. Modifying anthocyanin production in flowers. En: Gould, K., Davies, K., Winefield, C. (eds.), *Anthocyanins: Biosynthesis, Functions and Applications*, pp. 49-84. Springer Science and Business, New York, EEUU.
- Davies, K.M., Albert, N.W., Schwinn, K.E. 2012. From landing lights to mimicry: the molecular regulation of flower colouration and mechanisms for pigmentation patterning. *Functional Plant Biology* 39:619-638.
- De Jager, M.L., Ellis, A.G. 2014. Floral polymorphism and the fitness implications of attracting pollinating and florivorous insects. *Annals of Botany* 113:213-222.
- Des Marais, D.L., Rausher, M.D. 2010. Parallel evolution at multiple levels in the origin of hummingbird pollinated flowers in *Ipomoea*. *Evolution* 64:2044-2054.
- Dick, C.A., Buenrostro, J., Butler, T., Carlson, M.L., Kliebenstein, D.J., Whittall, J.B. 2011. Arctic mustard flower color polymorphism controlled by petal-specific downregulation at the threshold of the anthocyanin biosynthetic pathway. *PLoS ONE* 6:e18230.
- Dubos, C., Stracke, R., Grotewold, E., Weisshaar, B., Martin, C., Lepiniec, L. 2010. MYB transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends in Plant Science* 15:573-581.
- Dyer, A.G., Spaethe, J., Prack, S. 2008. Comparative psychophysics of bumblebee and honeybee colour discrimination and object detection. *Journal of Comparative Physiology A: Chemistry* 194:617-627.
- Eckhart, V.M., Rushing, N.S., Hart, G.M., Hansen, J. 2006. Frequency-dependent pollinator foraging in polymorphic *Clarkia xantiana* ssp. *xantiana* populations: implications for flower colour evolution and pollinator interactions. *Oikos* 112:412-421.
- Ellis, A.G., Johnson, S.D. 2009. The evolution of floral variation without pollinator shifts in *Gorteria diffusa* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 96:793-801.
- Ellis, T.H., Hofer, J.M., Timmerman-Vaughan, G.M., Coyne, C.J., Hellens, R.P. 2011. Mendel, 150 years on. *Trends in Plant Science* 16:590-596.
- Epling, C., Dobzhansky, T. 1942. Genetics of natural populations. VI. Microgeographic races in *Linanthus parryae*. *Genetics* 27:317-332.
- Epling, C., Lewis, H., Ball, F.M. 1960. The breeding group and seed storage: a study in population dynamics. *Evolution* 14:238-255.
- Falcone Ferreyra, M.L., Rius, S.P., Casati, P. 2012. Flavonoids: biosynthesis, biological functions, and biotechnological applications. *Frontiers in Plant Science* 3:222.
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R., Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:375-403.
- Forkmann, G. 1991. Flavonoids as flower pigments: the formation of the natural spectrum and its extension by genetic engineering. *Plant Breeding* 106:1-26.
- Foster-Hartnett, D., Danesh, D., Peñuela, S., Sharapova, N., Endre, G., Vandenberg, K.A., Young, N.D., Samac, D.A. 2007. Molecular and cytological responses of *Medicago truncatula* to *Erysiphe pisi*. *Molecular Plant Pathology* 8:307-319.
- Fournier-Level, A., Le Cunff, L., Gomez, C., Doligez, A., Ageorges, A., Roux, C., Bertrand, Y., Souquet, J.M., Cheynier, V., This, P. 2009. Quantitative genetic bases of anthocyanin variation in grape (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) berry: a quantitative trait locus to quantitative trait nucleotide integrated study. *Genetics* 183:1127-1139.
- Frey, F.M. 2004. Opposing natural selection from herbivores and pathogens may maintain floral color variation in *Claytonia virginica* (Portulacaceae). *Evolution* 58:2426-2437.
- Fulkerson, J.R., Whittall, J.B., Carlson, M.L. 2012. Reproductive ecology and severe pollen limitation in the polychromatic tundra plant, *Parrya nudicaulis* (Brassicaceae). *PLoS ONE* 7:e32790.
- Glover, B.J. 2007. *Understanding flowers and flowering: an integrated approach*. Oxford University Press, New York, EEUU.
- Glover, B.J., Martin, C. 1998. The role of petal cell shape and pigmentation in pollination success in *Antirrhinum majus*. *Heredity* 80:77-8-784.
- Glover, B.J., Walker, R.H., Moyroud, E., Brockington, S.F. 2013. How to spot a flower. *New Phytologist* 197:687-689.
- Gómez, J.M. 2000. Phenotypic selection and response to selection in *Lobularia maritima*: importance of direct and correlational components of natural selection. *Journal of Evolutionary Biology* 13:689-699.
- Gorton, H.L., Vogelmann, T.C. 1996. Effects of epidermal cell shape and pigmentation on optical properties of *Antirrhinum* petals at visible and ultraviolet wavelengths. *Plant Physiology* 112:879-888.
- Gould, K.S. 2004. Nature's Swiss army knife: the diverse protective roles of anthocyanins in leaves. *Journal of Biomedicine and Biotechnology* 5:314-320.
- Grant, V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in Angiosperms. *Evolution* 3:82-97.
- Grotewold, E. 2006. The genetics and biochemistry of floral pigments. *Annual Review of Plant Biology* 57:761-80.
- Guzmán, B., Narbona, E., Vargas, P. 2011. Similar reproductive success of the two petal colour polymorphisms of *Cistus ladanifer* (Cistaceae). *Plant Biosystems* 145:931-937.

- Habu, Y., Hisatomi, Y., Lida, S. 1998. Molecular characterization of the mutable flaked allele for flower variegation in the common morning glory. *The Plant Journal* 16:371-376.
- Hansen, D.M., Oleson, J.M., Mione, T., Johnson, S.D., Muller, C.B. 2007. Coloured nectar: distribution, ecology, and evolution of an enigmatic floral trait. *Biological Reviews* 82:83-111.
- Harder L.D., Johnson, S.D. 2009. Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist* 183:530-545.
- Havaux, M., Klopstech, K. 2001. The protective functions of carotenoid and flavonoids pigments against excess visible radiation at chilling temperature investigated in *Arabidopsis npq* and *tt* mutants. *Planta* 213:953-966.
- He, Q., Shen, Y., Wang, M., Huang, M., Yang, R., Zhu, S., Wang, L., Xu, Y., Wu, R. 2011. Natural variation in petal color in *Lycoris longituba* revealed by anthocyanin components. *PLoS ONE* 6:e22098.
- Hichri, I., Barriue, F., Bogs, J., Kappel, C., Delrot, S., Lauergeat, V. 2011. Recent advances in the transcriptional regulation of the flavonoid biosynthetic pathway. *Journal of Experimental Botany* 62:2465-2483.
- Higgins, V.J. 1978. The effect of some pterocarpanoid phytoalexins on germ tube elongation of *Stemphylium botryosum*. *Phytopathology* 68:339-345.
- Hoballah, M.E., Gübitz, T., Stuurman, J., Broger, L., Barone, M., Mandel, T., Dell'Olivo, A., Arnold, M., Kuhlemeier, C. 2007. Single gene-mediated shift in pollinator attraction in *Petunia*. *The Plant Cell* 19:779-790.
- Hodges, S.A., Whittall, J.B., Fulton, M., Yang, J.Y. 2002. Genetics of floral traits influencing reproductive isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. *The American Naturalist* 159: S51-S60.
- Hopkins, R. 2013. Reinforcement in plants. *New Phytologist* 197:1095-1103.
- Hopkins, R., Rausher, M.D. 2011. Identification of two genes causing reinforcement in the Texas wildflower *Phlox drummondii*. *Nature* 469:411-414.
- Hopkins, R., Rausher, M.D. 2012. Pollinator-mediated selection on flower color allele drives reinforcement. *Science* 335:1090-1092.
- Hughes, N.M. 2011. Winter leaf reddening in 'evergreen' species. *New Phytologist* 190:573-581.
- Hughes, N.M., Smith, W.K. 2007. Attenuation of incident light in *Galax urceolata* (Diapensiaceae): Concerted influence of adaxial and abaxial anthocyanic layers on photoprotection. *American Journal of Botany* 94:784-790.
- Irwin, R.E., Strauss, S.Y. 2005. Flower color microevolution in wild radish: evolutionary response to pollinator-mediated selection. *American Naturalist* 165:225-237.
- Irwin, R.E., Strauss, S.Y., Storz, S., Emerson, A., Guibert, G. 2003. The role of herbivores in the maintenance of a flower color polymorphism in wild radish. *Ecology* 84:1733-1743.
- Johnson, E.T., Berhow, M.A., Dowd, P.F. 2008. Colored and white sectors from star-patterned petunia flowers display differential resistance to corn earworm and cabbage looper larvae. *Journal of Chemical Ecology* 34:757-765.
- Kelber, A., Vorobyev, M., Osorio, D. 2003. Animal colour vision—behavioural tests and physiological concepts. *Biological Reviews* 78:81-118.
- Kevan, P., Giurfa, M., Chittka, L. 1996. Why are there so many and so few white flowers?. *Trends in Plant Science* 1:280-284.
- Kingsolver, J.G., Hoekstra, H.E., Hoekstra, J.M., Berrigan, D., Vignieri, S.N., Hill, C.E., Hoang, A., Gibert, P., Beerli, P. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Naturalist* 157:245-261.
- Knight, T.A. 1799. An account of some experiments on the fecundation of vegetables. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 89:195-204.
- Kusano, M., Tohge, T., Fukushima, A., Kobayashi, M., Hayashi, N., Otsuki, H., Kondou, Y., Goto, H., Kawashima, M., Matsuda, F., Niida, R., Matsui, M., Saito, K., Fernie, A.R. 2011. Metabolomics reveals comprehensive reprogramming involving two independent metabolic responses of *Arabidopsis* to UV-B light. *The Plant Journal* 67:354-369.
- Kytridis, V-P., Manetas, Y. 2006. Mesophyll versus epidermal anthocyanins as potential in vivo antioxidants: evidence linking the putative antioxidant role to the proximity of oxyradical source. *Journal of Experimental Botany* 57:2203-2210.
- Lacey, E., Herr, D. 2005. Phenotypic plasticity, parental effects, and parental care in plants? I. An examination of spike reflectance in *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae). *American Journal of Botany* 92:920-930.
- Lee, D.W. 2007. *Nature's palette*. University of Chicago Press, London, UK.
- Lee, D.W., O'Keefe, J., Holbrook, N.M., Field, T.S. 2003. Pigment dynamics and autumn leaf senescence in a New England deciduous forest, eastern USA. *Ecological Research* 18:677-694.
- Levin, D.A. 1985. Reproductive character displacement in *Phlox*. *Evolution* 39:1275-1281.
- Levin, D.A., Brack, E.T. 1995. Natural selection against white petals in *Phlox*. *Evolution* 49:1017-1022.
- Mahajan, M., Ahuja, P.S., Yadav, S.K. 2011. Post-transcriptional silencing of flavonol synthase mRNA in tobacco leads to fruits with arrested seed set. *PLoS ONE* 6:e28315.
- Majetic, C.J., Raguso, R.A., Tonsor, S.J., Ashman, T-L. 2007. Flower color-flower scent associations in polymorphic *Hesperis matronalis* (Brassicaceae). *Phytochemistry* 68:865-874.
- Mayer, M.S., Soltis, P.S., Soltis, D.E. 1994. The evolution of the *Streptanthus glandulosus* complex (Cruciferae): genetic divergence and gene flow in serpentine endemics. *American Journal of Botany* 81:1288-1299.
- McCall, A.C., Barr, C.M. 2012. Why do florivores prefer hermaphrodites over females in *Nemophila menziesii* (Boraginaceae)?. *Oecologia* 170:147-157.
- McCall, A.C., Murphy, S.J., Venner, C., Brown, M. 2013. Florivores prefer white versus pink petal color morphs in wild radish, *Raphanus sativus*. *Oecologia* 172:189-195.
- Mendel, G. 1866. Versuche über Pflanzhybriden. Lectura del 8 de febrero y 8 de marzo en la Sociedad de Historia Natural de Brünn. Traducción al inglés en <http://www.mendelweb.org/MWarchive.html>.
- Méndez, M., Jones, D.G., Manetas, Y. 1999. Enhanced UV-B radiation under field conditions increases anthocyanin and reduces the risk of photoinhibition but does not affect growth in the carnivorous plant *Pinguicula vulgaris*. *New Phytologist* 144:275-282.
- Merzlyak, M.N., Chivkunova, O.B. 2000. Light-stress-induced pigment change and evidence for anthocyanin photoprotection in apples. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 55:155-163.
- Miller, R., Owens, S. J., Rørslett, B. 2011. Plants and colour: Flowers and pollination. *Optics and Laser Technology* 43:282-294.
- Misyura, M., Colasanti, J., Rothstein, S.J. 2013. Physiological and genetic analysis of *Arabidopsis thaliana* anthocyanin biosynthesis mutants under chronic adverse environmental conditions. *Journal of Experimental Botany* 64:229-240.
- Mølgaard, P. 1989. Temperature relations of yellow and white flowered *Papaver radicum* in North Greenland. *Arctic and Alpine Research* 21: 83-90.
- Oigiangbe, N.O., Onigbinde, A.O. 1996. The association between some physico-chemical characteristics and susceptibility of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp) to *Callosobruchus maculatus* (F.). *Journal of Stored Products Research* 32:7-11.
- Ojeda, D.I., Santos-Guerra, A., Oliva-Tejera, F., Valido, A., Xue, X., Marrero, A., Caujapé-Castells, J., Cronk, Q. 2013. Bird-pollinated Macaronesian *Lotus* (Leguminosae) evolved within a group of entomophilous ancestors with post-anthesis flower color change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:193-204.
- Ollerton, J., Grace, J., Smith, K. 2007. Adaptive floral colour change in *Erysimum scoparium* (Brassicaceae) and pollinator behaviour of *Anthophora alluadii* on Tenerife (Hymenoptera: Apidae). *Entomologia Generalis* 29:252-268.
- Ono, E., Fukuchi-Mizutani, M., Nakamura, N., Fukui, Y., Yonekura-Sakakibara, K., Yamaguchi, M., Nakayama, T., Tanaka, T., Kusumi, T., Tanaka, Y. 2006. Yellow flowers generated by expression of the aurone biosynthetic pathway. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 103:11075-11080.
- Ortiz-Barrientos, D. 2013. The color genes of speciation in plants. *Genetics* 194:39-42.
- Pacini, E., Hesse, M. 2005. Pollenkitt - Its composition, forms and functions. *Flora* 200:399-415.
- Petroni, K., Tonelli, C. 2011. Recent advances on the regulation of anthocyanin synthesis in reproductive organs. *Plant Science* 181:219-229.

- Pollak, P.E., Vogt, T., Mo, Y., Taylor, L.P. 1993. Chalcone synthase and flavonol accumulation in stigmas and anthers of *Petunia hybrida*. *Plant Physiology* 102:925-932.
- Pollastri, S., Tattini, M. 2011. Flavonols: old compounds for old roles. *Annals of Botany* 108:1225-1233.
- Quattrocchio, F., Wing, J.F., Leppen, H.T., Mol, J.N., Koes, R.E. 1993. Regulatory genes controlling anthocyanin pigmentation are functionally conserved among plant species and have distinct sets of target genes. *The Plant Cell* 5:1497-1512.
- Queenborough, S.A., Metz, M.R., Valencia, R., Wright, S.J. 2013. Demographic consequences of chromatic leaf defence in tropical tree communities: do red young leaves increase growth and survival? *Annals of Botany* 112:677-684.
- Quintana, A., Albrechtová, J., Griesbach, R.J., Freyre, R. 2007. Anatomical and biochemical studies of anthocyanidins in flowers of *Anagallis monelli* L. (Primulaceae) hybrids. *Scientia Horticulturae* 112:413-421.
- Ramsay, N.A., Glover, B.J. 2005. MYB-bHLH-WD40 protein complex and the evolution of cellular diversity. *Trends in Plant Science* 10:63-70.
- Rauscher, M.D. 2008. Evolutionary transitions in floral color. *International Journal of Plant Sciences* 169:7-21.
- Reid, J.B., Ross, J.J. 2011. Mendel's genes: Toward a full molecular characterization. *Genetics* 189:3-10.
- Renoult, J.P., Valido, A., Jordano, P., Schaefer, H.M. 2014. Adaptation of flower and fruit colours to multiple, distinct mutualists. *New Phytologist* 201:678-686.
- Rodríguez Navarro, M.L., Barone Tosco, R., Hernández Romero, F., Fariña B., Rodríguez López, M. 2010. Algunas plantas de Tenerife con flores albinas o parcialmente albinas. *Quercus* 288:42-43.
- Sasaki, K., Takahashi, T. 2002. A flavonoid from *Brassica rapa* flower as the UV-absorbing nectar guide. *Phytochemistry* 61:339-343.
- Schaefer, H.M., Ruxton, G.D. 2011. *Plant-animal communication*. Oxford University Press, New York, EEUU.
- Schemske, D.W., Bierzychudek, P. 2001. Evolution of flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: Wright revisited. *Evolution* 55:1269-1282.
- Schemske, D.W., Bierzychudek, P. 2007. Spatial differentiation for flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: was Wright right? *Evolution* 61:2528-2543.
- Schenke, D., Boettcher, C., Scheel, D. 2011. Crosstalk between abiotic ultraviolet-B stress and biotic (flg22) stress signalling in *Arabidopsis* prevents flavonol accumulation in favor of pathogen defence compound production. *Plant, Cell and Environment* 34:1849-1864.
- Schiestl, F.P., Johnson, S.D. 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology and Evolution* 28:307-315.
- Schmitzer, V., Veberic, R., Osterc, G., Stampar, F. 2009. Changes in the phenolic concentration during flower development of rose 'KORcrisett'. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 134:491-496.
- Schwinn, K., Venail, J., Shang, Y., Mackay, S., Alm, V., Butelli, E., Oyama, R., Bailey, P., Davies, K., Martin, C. 2006. A small family of MYB-regulatory genes controls floral pigmentation intensity and patterning in the genus *Antirrhinum*. *The Plant Cell* 18:831-851.
- Shang, Y., Venail, J., Mackay, S., Bailey, P.C., Schwinn, K.E., Jameson, P.E., Martin, C.R., Davies, K.M. 2011. The molecular basis for venation patterning of pigmentation and its effect on pollinator attraction in flowers of *Antirrhinum*. *New Phytologist* 189:602-615.
- Shimada, S., Otsuki, H., Sakuta, M. 2007. Transcriptional control of anthocyanin biosynthetic genes in the Caryophyllales. *Journal of Experimental Botany* 58:957-967.
- Shipunov, A., Kosenko, Y., Volkova, P. 2011. Floral polymorphism in common primrose (*Primula vulgaris* Huds., Primulaceae) of the Northeastern Black Sea coast. *Plant Systematics and Evolution* 296:167-178.
- Skipp, R.A., Bailey, J.A. 1977. The fungitoxicity of isoflavonoid phytoalexins measured using different types of bioassay. *Physiological Plant Pathology* 11:101-112.
- Smith, S.D., Rauscher, M.D. 2011. Gene loss and parallel evolution contribute to species difference in flower color. *Molecular Biology and Evolution* 28:2799-2810.
- Sobel, J.M., Streisfeld, M.A. 2013. Flower color as a model system for studies of plant evo-devo. *Frontiers in Plant Science* 4:e321.
- Sprengel, C.K. 1793. Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Traducción al inglés por Haase, P. 1996. En: Harder, L.D., Barrett S.C.H. (eds.), *Ecology and evolution of flowers*, pp. 3-43. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stanton, M.L. 1987. Reproductive biology of petal color variants in wild populations of *Raphanus sativus*: I. Pollinator response to color morphs. *American Journal of Botany* 74:178-187.
- Stanton, M.L., Snow, A.A., Handel, S.N., Bereczky, J. 1989. The impact of a flower-color polymorphism on mating patterns in experimental populations of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.). *Evolution* 43:335-346.
- Stapleton, A.E., Walbot, V. 1994. Flavonoids can protect maize DNA from the induction of ultraviolet radiation damage. *Plant Physiology* 105:881-889.
- Steyn, W.J. 2009. Prevalence and functions of anthocyanins in fruits. En: Gould, K., Davies, K., Winefield, C. (eds.), *Anthocyanins: Biosynthesis, Functions and Applications*, pp. 86-105. Springer Science and Business, New York, EEUU.
- Steyn, W.J., Wand, S.J.E., Holcroft, D.M., Jacobs, G. 2002. Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection. *New Phytologist* 155:349-361.
- Strauss, S., Whittall, J.B. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. En: Harder, L.D., Barrett S.C.H. (eds.), *Ecology and evolution of flowers*, pp. 120-138. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Streisfeld, M.A., Kohn, J.R. 2005. Contrasting patterns of floral and molecular variation across a cline in *Mimulus aurantiacus*. *Evolution* 59:2548-2559.
- Streisfeld, M.A., Kohn, J.R. 2007. Environment and pollinator-mediated selection on parapatric floral races of *Mimulus aurantiacus*. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 122-132.
- Streisfeld, M.A., Rauscher, M.D. 2009. Altered trans-regulatory control of gene expression in multiple anthocyanin genes contributes to adaptive flower color evolution in *Mimulus aurantiacus*. *Molecular Biology and Evolution* 26:433-444.
- Streisfeld, M.A., Rauscher, M.D. 2011. Population genetics, pleiotropy and the preferential fixation of mutations during adaptive evolution. *Evolution* 65:629-642.
- Streisfeld, M.A., Young, W.N., Sobel, J.M. 2013. Divergent selection drives genetic differentiation in an R2R3-MYB transcription factor that contributes to incipient speciation in *Mimulus aurantiacus*. *PLoS Genetics* 9:e1003385.
- Takahashi, A., Takeda, K., Ohnishi, T. 1991. Light-induced anthocyanin reduces the extent of damage to DNA in UV-irradiated *Centaurea cyanus* cells in culture. *Plant Cell Physiology* 32:541-547.
- Tanaka, Y., Sasaki, N., Ohmiya, A. 2008. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *The Plant Journal* 54:733-749.
- Vignolini, S., Davey, M.P., Bateman, R.M., Rudall, P.J., Moyroud, E., Tratt, J., Malmgren, S., Steiner U., Glover, B.J. 2012. The mirror crack'd: both pigment and structure contribute to the glossy blue appearance of the mirror orchid, *Ophrys speculum*. *New Phytologist* 196:1038-1047.
- von Wettberg, E.J., Stanton, M.L., Whittall, J.B. 2010. How anthocyanin mutants respond to stress: the need to distinguish between stress tolerance and maximal vigour. *Evolutionary Ecology Research* 12:457-476.
- Wang, H., Conchou, L., Bessière, J.M., Cazals, G., Schatz, B., Imbert, E. 2013. Flower color polymorphism in *Iris lutescens* (Iridaceae): Biochemical analyses in light of plant-insect interactions. *Phytochemistry* 94:123-134.
- Warren, J., Mackenzie, S. 2001. Why are all colour combinations not equally represented as flower-colour polymorphisms? *New Phytologist* 151: 237-241.
- Waser, N.M., Price, M.V. 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution* 35:376-390.
- Wasson, A.P., Pellerone, F.I., Mathesius, U. 2006. Silencing the flavonoid pathway in *Medicago truncatula* inhibits root nodule formation and prevents auxin transport regulation by Rhizobia. *The Plant Cell* 18:1617-1629.
- Weiss, M.R. 1995. Floral color change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany* 82:167-185.
- Wessinger, C.A., Rauscher, M.D. 2012. Lessons from flower colour evolution on targets of selection. *Journal of Experimental Botany* 63:5741-5749.
- Wheldale, M. 1916. The anthocyanin pigments of plants. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Whibley, A., Langlade, N.B., Andalo, C., Hanna, A.I., Bangham, A., Thébaud, C., Coen, E. 2006. Evolutionary paths underlying flower color variation in *Antirrhinum*. *Science* 313:963-966.
- Whitney, H.M., Bennett, K.V., Dorling, M., Sandbach, L., Prince, D., Chittka, L., Glover, B.J. 2011. Why do so many petals have conical epidermal cells?. *Annals of Botany* 108:609-616.
- Whittall, J.B., Carlson, M. 2009. Plant defense: A pre-adaptation for pollinator shifts. *New Phytologist* 182:5-8.
- Whittall, J.B., Voelckel, C., Kliebenstein, D.J., Hodges, S.A. 2006. Convergence, constraint and the role of gene expression during adaptive radiation: floral anthocyanins in *Aquilegia*. *Molecular Ecology* 15:4645-4657.
- Winkel-Shirley, B. 2002. Biosynthesis of flavonoids and effects of stress. *Current Opinion in Plant Biology* 5:218-223.
- Wright, S. 1943. An analysis of local variability of flower color in *Linanthus parryae*. *Genetics* 28:139-156.
- Wright, S. 1978. *Evolution and the genetics of populations. Volumen 4. Variability between and among natural populations*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU.
- Wu, C.A., Streisfeld, M.A., Nutter, L.I., Cross, K.A. 2013. The genetic basis of a rare flower color polymorphism in *Mimulus lewisii* provides insight into the repeatability of evolution. *PLoS ONE* 8:e81173.
- Wu, J., Carver, B.F., Goad, C.L. 1999. Kernel color variability of hard white and hard red winter wheat. *Crop Science* 39:634-638.
- Yuan, Y.W., Byers, K.J., Bradshaw, H.D. 2013. The genetic control of flower-pollinator specificity. *Current Opinion in Plant Biology* 16:422-428.
- Zhang, J., Subramanian, S., Stacey, G., Yu, O. 2009. Flavones and flavonols play distinct critical roles during nodulation of *Medicago truncatula* by *Sinorhizobium meliloti*. *The Plant Journal* 57:171-183.
- Zhang, Y.J., Yang, Q.Y., Lee, D.W., Goldstein, G., Cao, K.F. 2013. Extended leaf senescence promotes carbon gain and nutrient resorption: importance of maintaining winter photosynthesis in subtropical forests. *Oecologia* 173:721-730.
- Zhu, M., Zheng, X., Shu, Q., Li, H., Zhong, P., Zhang, H., Xu, Y., Wang, L., Wang, L. 2012. Relationship between the composition of flavonoids and flower colors variation in tropical water lily (*Nymphaea*) cultivars. *PLoS ONE* 7:e34335.