

# Variación del color floral en una especie ginodioica (*Kallstroemia grandiflora*) a lo largo de un gradiente latitudinal en México

Hernán Alvarado Sizzo<sup>1</sup> y Eduardo Cuevas García<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Interacciones bióticas, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán.

## Resumen

Entre las angiospermas el color floral exhibe una gran diversidad, fenómeno que puede estar relacionado con la atracción de ciertos polinizadores (síndromes de polinización). Sin embargo, pocos son los trabajos que han explorado la variación del color de las flores en una especie en un gradiente latitudinal. *Kallstroemia grandiflora* es una planta herbácea polinizada por insectos, ginodioica (donde coexisten plantas hembra y hermafrodita). Su amplia distribución y la gran variación en el color floral previamente reportada, la hacen un buen modelo para explorar esta característica en un gradiente latitudinal. En este trabajo se exploró la variación del color en corolas y anteras en ocho poblaciones de *K. grandiflora* que van desde el estado de Sonora hasta Colima. Además, se evaluó la adecuación de plantas con distintos patrones de coloración por medio del número de granos de polen depositados en el estigma. Encontramos que la tonalidad de corolas y anteras de plantas hermafroditas, disminuye significativamente conforme aumenta la latitud, mientras que las plantas hembra no muestran alguna relación con la latitud. Asimismo, el coeficiente de variación en el color de corolas y pétalos aumenta conforme la latitud, lo que corrobora la gran variación de colores observada en las poblaciones del norte. Por último, encontramos que las hembras reciben menor cantidad de granos de polen en comparación con las hermafroditas que no mostraron diferencias en su adecuación entre las distintas coloraciones de sus flores. Estos resultados muestran que la gran variación floral no es aleatoria y presenta un patrón latitudinal. Sin embargo, no se encontró relación del color de flores con la precipitación y temperatura. Se requieren estudios de polinización a lo largo del gradiente latitudinal para conocer el papel de los polinizadores en el mantenimiento del polimorfismo floral.

**Palabras clave:** color de flores; ginodioicismo; gradiente latitudinal; *Kallstroemia*

## Abstract

Among angiosperms, flowers' color shows a great diversity, phenomenon that may be related to pollinator attraction (pollination syndromes). However, few studies have explored the variation of such feature within a species along a latitudinal gradient. *Kallstroemia grandiflora* is an herbaceous, insect-pollinated, gynodioecious (in which both females and hermaphrodites plants occur) plant. Its wide distribution and great color variation made of *K. grandiflora* an ideal model to study this feature throughout a latitudinal gradient. In this study, we explored the color variation of corolla and anthers in eight *K. grandiflora* populations ranging from the Sonora state to Colima. In addition, we estimated the fitness of plants with different color patterns by the number of pollen grains deposited on the stigma. We found that the hue of the corolla and anthers of hermaphrodite plants decreased significantly with increasing latitude but female plants did not show an association with latitude. Moreover, the coefficient of variation in the color of anthers and petals increases with latitude, confirming the great variation of colors observed in northern populations. Finally, we found that females receive fewer pollen grains compared with hermaphrodites, which showed no difference in fitness among different flower colors. These results show that the great flower color variation is not random but rather shows a latitudinal pattern. However, precipitation and temperature were not related to color variation. Pollination studies are needed along the latitudinal gradient to reveal the role of pollinators in maintaining floral polymorphism.

**Keywords:** Flower color, gynodioecy, latitudinal gradient, male sterility

## Introducción

La relevancia de la polinización cruzada en las angiospermas fue sugerida originalmente por Darwin (1878), quien reconoció que existen ciertas estructuras y colores florales que aumentan las probabilidades de interacción con los polinizadores y por lo tanto de ser fertilizadas. Los argumentos tempranos de Darwin consolidados en la teoría evolutiva moderna, constituyen uno de los ejes principales de nuestro entendimiento de este proceso macroevolutivo. Actualmente se reconoce que la diversificación de las angiospermas polinizadas de forma biótica está relacionada con la divergencia de las características florales resultantes de las adaptaciones a diferentes polinizadores (Herrera *et al.*, 2006),

los cuales son muchas veces considerados los responsables del mantenimiento de la variación del color floral (Faegri y van der Pijl, 1979; Schemske y Bradshaw, 1999; Jones y Reithel, 2001). Sin embargo, el papel de la selección mediada por polinizadores no necesariamente constituye la causa primaria del color floral. Actualmente el papel de las interacciones genéticas (pleiotropías) y el de los polinizadores es motivo de debate y se requieren más estudios para discernir la relevancia de estos en especies polimórficas (Rauscher, 2008). En uno de los pocos trabajos donde se exploró la variación del color floral (tépalos) latitudinalmente, se encontró una mayor proporción de "rojo" conforme aumentó la latitud (Silva y Eguiarte 2003).

\*Autor de correspondencia: Eduardo Cuevas García. eduardocuevas5@gmail.com.mx

En el caso de las especies ginodioicas, se ha encontrado una relación entre el aumento del estrés ambiental (estimado en función de la precipitación) y la frecuencia de hembras (Delph y Carroll. 2001, Vaughton y Ramsey 2004, Cuevas y López 2010). Sin embargo desconocemos si existe una relación entre las variables ambientales (temperatura y precipitación) y el color floral.

*Kallstroemia grandiflora* es una especie ginodioica, anual, polinizada por insectos, que presenta una gran variación en el color de sus corolas y anteras (Cuevas y López, 2010) y una amplia distribución en México que va desde el Desierto Sonorense hasta el centro de México (Porter 1969). Estas características, aunadas a la ausencia de estudios sobre la variación del color floral en especies ginodioicas la hacen un buen sujeto para estudiar la variación en el color de sus flores y su posible relación con los polinizadores. El dimorfismo sexual en esta especie es muy evidente, consistente con la mayor parte de los casos ginodioicos en donde las hembras poseen tamaños de corolas menores que los hermafroditas ( $\approx 98\%$ ), posiblemente debido a una correlación del desarrollo de los estambres y la corola (Delph *et al.*, 1996). La relación ontogénica entre estas dos estructuras está determinada por la síntesis de giberelinas, las cuales a su vez se sintetizan en las anteras durante las fases tempranas, desde donde son transportadas hasta la corola estimulando su crecimiento y la síntesis de pigmentos flavonoides, responsables de algunos colores de florales (Weiss *et al.*, 1990). Los individuos hembra o estériles para la función masculina de *K. grandiflora* presentan una degeneración temprana de las células tapetales en las anteras (Cuevas *et al.* 2005) fenómeno también asociado con la inhibición de la síntesis de giberelinas en anteras de *Petunia*, en la que se reconoce que afecta el crecimiento y coloración de las corolas (Izhaki *et al.*, 2002).

Con estos antecedentes en este artículo nos planteamos las siguientes preguntas: 1.-¿Cuál es la variación del color de las flores en individuos hermafroditas y hembras de *K. grandiflora* en un gradiente latitudinal? 2.- ¿Existe alguna relación entre la variación floral y la temperatura y la precipitación? Debido a que la esterilidad masculina se ha relacionado con la inhibición de la síntesis de pigmentos florales; entonces 3.- ¿Es menor la variación del color floral en las hembras que en los hermafroditas? 4.- ¿Existe discriminación de los polinizadores hacia algunos colores florales?

## Materiales y métodos

### Especie de estudio

*Kallstroemia grandiflora* es una planta anual, ginodioica, que florece de Julio a Noviembre. Cada planta produce varias flores al día, y cada flor abre por un solo día. Las flores son solitarias y pentámeras, portando 10 óvulos y 5 nectarios (Porter, 1969). Las flores hermafroditas son autocompatibles, además, la liberación del polen y la receptividad del estigma son simultáneas (Porter 1969, Cuevas *et al.* 2005). A lo largo de su rango de distribución *K. grandiflora* es visitada por unas 40 especies de insectos, himenópteros principalmente, de las cuales unas 10 especies se consideran polinizadores efectivos (Cazier y Linsley 1974, Cazier y Linsley 1975, Osorio-Beristain *et al.* 1997).

### Localización de las poblaciones

Se seleccionaron ocho poblaciones de *K. grandiflora* a lo largo del ámbito de su distribución, comprendiendo un intervalo de  $10^{\circ}8'$  de latitud (Fig. 1). Cada población fue visitada una vez entre agosto y septiembre de 2008 para registrar la frecuencia de los morfos sexuales (hembras y hermafroditas) y caracterizar la variación floral cromática. La frecuencia de hembras fue calculada por medio de un transecto lineal comprendiendo al menos 200 plantas por población. Las hembras son fáciles de distinguir pues sus estambres están reducidos y sus anteras son de color blanco (Cuevas *et al.* 2005).

### Caracterización de la variación cromática en las flores

En cada población se seleccionaron de 10 a 15 plantas por morfo y cuatro flores por planta (Con excepción de la población 3 de la figura 1, en la cual había un número muy limitado de hembras). Cada flor fue fotografiada cenitalmente con una cámara digital de 10 Megapíxeles de resolución (Canon EOS Rebel, Canon Inc., Tokyo, Japon). Las fotografías fueron tomadas usando la misma fuente de luz (flash incorporado,  $\approx 5500$  K). Posteriormente en el laboratorio, se tomaron 2 medidas por flor (tono de pétalos y tono de anteras) mediante el software Sigma Scan Pro 5 (SPSS, Inc.). Para obtener el tono (hue) de los pétalos se midieron 10 puntos distribuidos dentro de un cuadrado de  $50 \times 50$  píxeles ubicado en la porción más externa de un pétalo de cada flor. El tono de las anteras se estimó en una antera por flor y se tomaron 5 puntos dentro de un cuadrado de  $10 \times 10$  píxeles. La elección tanto de las piezas florales como de los puntos medidos fue aleatoria.

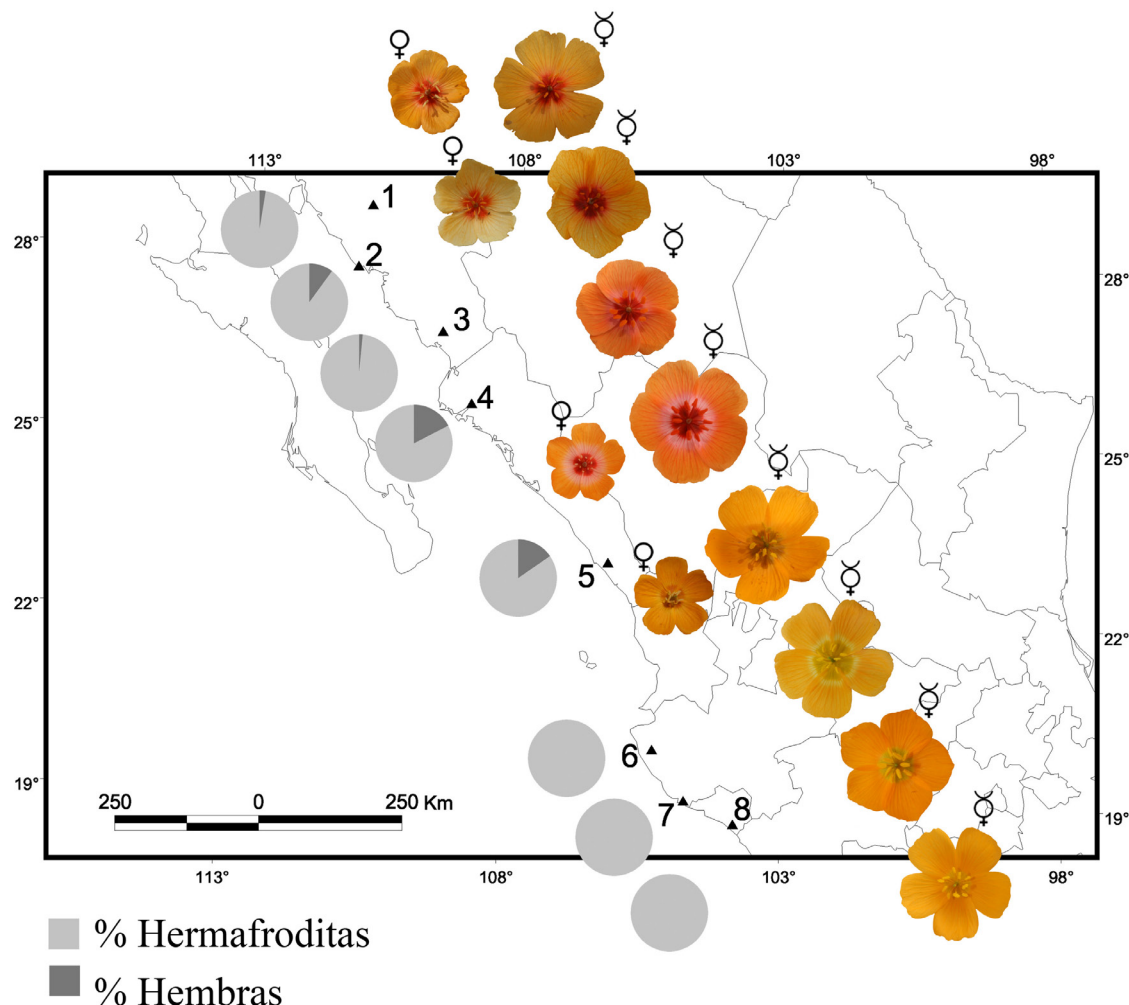
### Variables climáticas

Con la finalidad de explorar la relación del color de las flores con factores climáticos, se obtuvieron registros de precipitación y temperatura (usando los valores promedio de ambas, para los meses que comprenden la temporada de lluvias, es decir, de Agosto a Noviembre) de cada una de las poblaciones muestreadas para el periodo de 1950-2000 por medio de la base de datos "WorldClim" (<http://www.worldclim.org>; Hijmans *et al.* 2005).

### Discriminación por polinizadores

En dos poblaciones que presentaban distintas coloraciones de flores fácilmente distinguibles (Culiacán y Los Mochis), se realizaron colectas de pistilos con la finalidad de contar y comparar el número de granos de polen depositados en el estigma de cada flor. En promedio se colectaron 20 estilos por morfo floral. En la población de Culiacán únicamente se colectaron flores hermafroditas y en Los Mochis se colectaron flores de plantas hembra y hermafroditas. Los pistilos fueron removidos desde la base y depositados en etanol al 70%. Posteriormente en el laboratorio con ayuda de un microscopio óptico se contabilizaron los granos de polen adheridos a cada estigma. El número de granos de polen adheridos a cada estigma se usó como una estimación de la adecuación de cada color floral (Alonso, 2005) y de esta forma explorar si existe una discriminación por parte de los polinizadores hacia los distintos colores de flores.

### Análisis estadísticos



**Figura 1.** Mapa con la localización de las ocho poblaciones muestreadas. Las graficas de pastel muestran la proporción de hermafroditas y hembras en cada población. Las fotos muestran parte de la variación floral en las poblaciones. En las tres poblaciones más sureñas la frecuencia de hembras fue de cero y la variación del color disminuye.

La variación latitudinal del color de las corolas y las anteras se analizó por medio de regresiones lineares usando los valores promedio por población y morfo. Los valores de la tonalidad se transformaron previamente por medio del arcoseno de la raíz cuadrada para ajustarlos a una distribución normal.

En las cuatro poblaciones donde se encontraron individuos hembras y hermafroditas se compararon los valores promedio de tonalidad entre ambos. Para esto se realizó un ANOVA donde el morfo se anidó dentro de cada población usando como variable respuesta la raíz cuadrada de los valores promedio de la tonalidad. Para analizar la variación en el color de las flores entre poblaciones se usó el coeficiente de variación ( $C.V = \text{Desv. estándar} / \text{media} * 100$ ). Las comparaciones del número de granos de polen depositados en el estigma se analizaron por medio de ANOVAs de una vía.

Todos los análisis se realizaron con el programa JMP ver 5.1 SAS 2001).

## Resultados

De manera general encontramos que la variación en el color de

pétalos y anteras aumenta en las poblaciones del norte (Figs. 1 y 3). De tal forma que el polimorfismo en el color de anteras y pétalos desaparece en las poblaciones más sureñas (Fig. 1). Además, en tres de las poblaciones más sureñas la frecuencia de hembras fue de cero (Fig. 1).

Encontramos que la tonalidad de corolas y anteras de flores hermafroditas disminuye significativamente conforme aumenta la latitud ( $F = 14.19, R^2 = 0.13, P < 0.001$ ;  $F = 79.58, R^2 = 0.49$ ; Fig. 2) mientras que el color de los pétalos de las plantas hembra no mostró una relación con la latitud. En relación a la variación de la tonalidad entre morfos sexuales el ANOVA mostró que la tonalidad promedio de los hermafroditas fue significativamente mayor (menos roja) en solo una de las cuatro poblaciones analizadas ( $P=0.027$ , San Carlos, Son., ver Fig. 1, punto 2). Con respecto a la variación del color de pétalos y anteras de hermafroditas ésta aumenta de manera significativa con la latitud ( $F=7.77, R^2 = 0.56, P=0.03$ ;  $F=20.82, R^2 = 0.77, P<0.01$ , respectivamente, Fig. 3). En el caso de las hembras la variación en el color de los pétalos también aumenta con la latitud pero la regresión no fue significativa (Fig. 3). Finalmente,

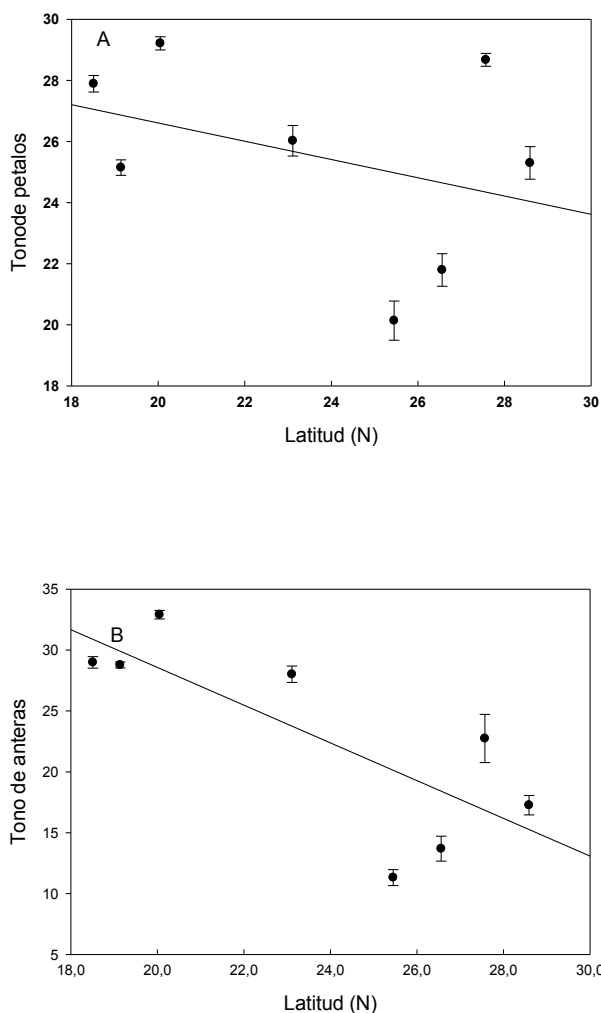


Figura 2. Relación entre la tonalidad de pétalos (A) y anteras (B) en flores hermafroditas y la latitud. Se observa que la tonalidad en ambos casos disminuye significativamente conforme aumenta la latitud.

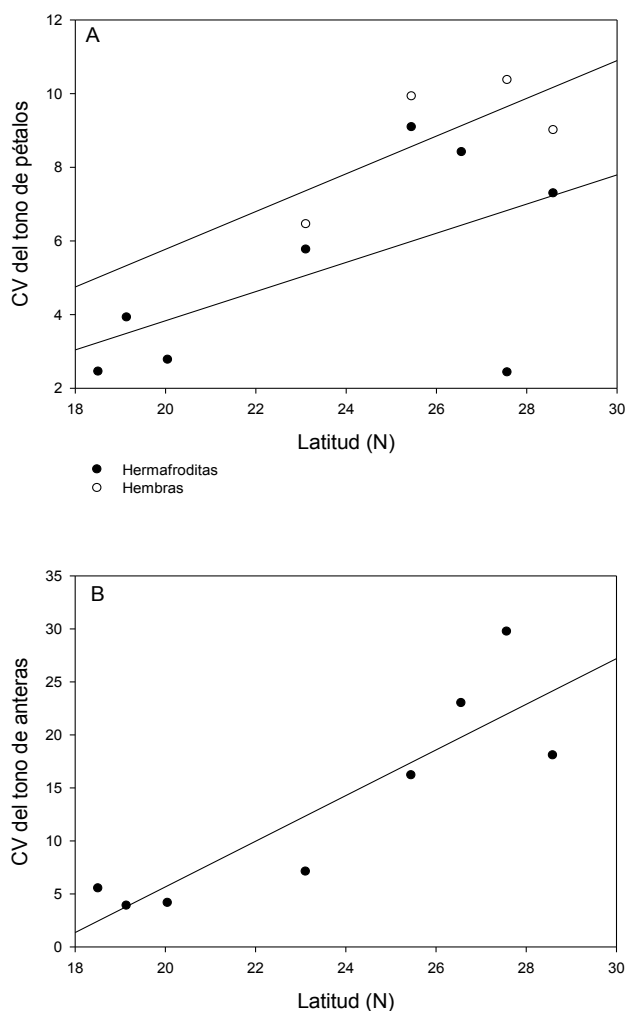


Figura 3. (A) Relación positiva entre el coeficiente de variación (C.V) en la tonalidad de pétalos en hembras y hermafroditas y en anteras de hermafroditas (B) contra la latitud.

no encontramos alguna relación entre los valores promedio de precipitación y temperatura con la tonalidad de corolas en hermafroditas ( $P=0.75$ ,  $P=0.84$ , respectivamente) y hembras ( $P=0.25$ ,  $P=0.20$  respectivamente) ni con el color de anteras de hermafroditas ( $P=0.09$ ,  $P=0.18$ ). Con respecto al número de granos de polen depositados en el estigma, en la población de Culiacán, se detectaron tres patrones de coloración en los hermafroditas (Fig. 4A), de los cuales dos los consideramos comunes, pues representaban cada uno aproximadamente el 40% de los hermafroditas y uno como poco común que representaba alrededor del 10% del total de las plantas registradas. En esta población, se observa que el número promedio de granos de polen en los dos primeros morfos es mayor que el del morfo 3 (el menos abundante) (Fig. 4A). Sin embargo, el ANOVA de una vía mostró que no existen diferencias significativas en el número promedio de granos de polen depositados en el estigma en los tres morfos ( $F=0.09$ ,  $P=0.907$ ). Por otra parte, en la población de Los Mochis, identificamos tres patrones de coloración en hermafroditas y uno en hembras (Fig. 4B). En esta población, el número de granos de polen depositados en el estigma sí difirió

entre los morfos ( $F=3.56$ ,  $P=0.01$ ). Como se puede observar, las hembras recibieron el menor número de granos de polen (Fig. 4B).

## Discusión

Es probable que la gran variación en el color de las flores *K. grandiflora* sea una de las más impresionantes dentro de las especies de angiospermas. Sin embargo esta variación no se mantiene a lo largo del gradiente latitudinal y prácticamente desaparece en las poblaciones más sureñas. Es relevante que la pérdida en la variación del color de las flores está acompañada de la ausencia de hembras en las mismas poblaciones. Hasta ahora no sabemos si existe una relación entre estos eventos. Una limitación de nuestro trabajo es que nuestros resultados solo incluyen parte de la gran variación del color de las flores, ya que al estandarizar las mediciones del color decidimos usar únicamente la parte más externa de las corolas, como lo mencionamos en los métodos.

Respecto a la falta de relación de la temperatura y precipitación con la variación en la tonalidad floral encontrada, existen al menos dos posibilidades. La primera es que éstas variables no influyan

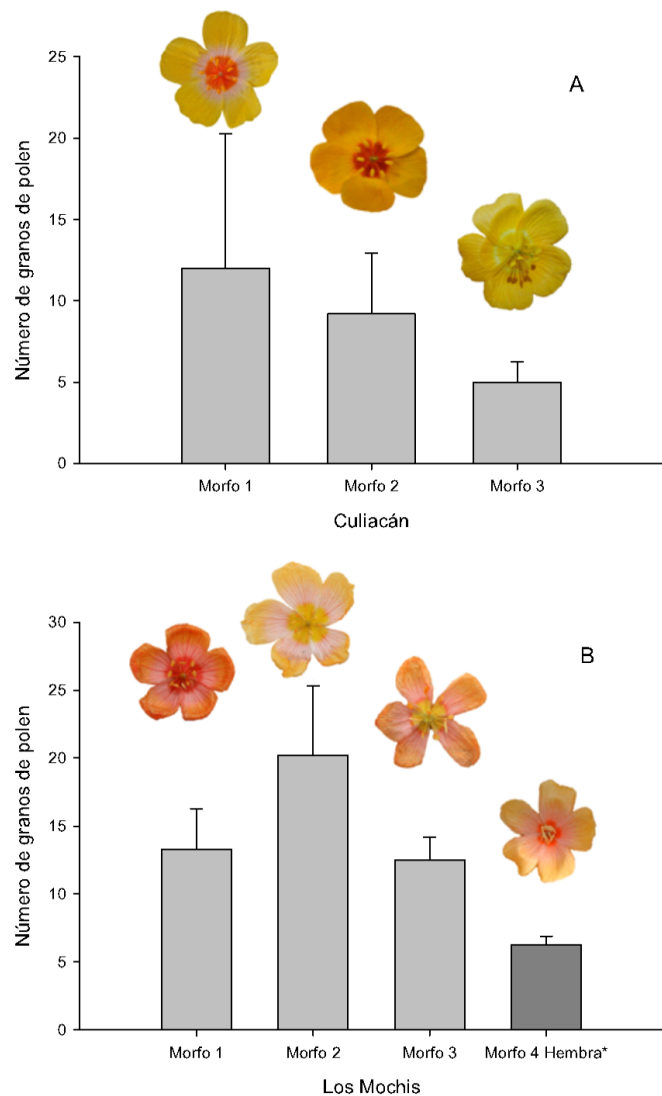


Figura 4. Promedio ( $\pm$  error estándar) de granos de polen depositados en el estigma de flores con distintos patrones de coloración en La población de Culiacán (A) y Los Mochis, Sinaloa (B).

directamente en la variación floral de *K. grandiflora*. La segunda es que probablemente los valores promedio (de temperatura y precipitación) usados en los análisis no hayan sido los más apropiados. Estudios posteriores podrían explorar la relación entre variables que presumiblemente explican la dinámica de la floración en ambientes desérticos (por ejemplo, valores mínimos y máximos de temperatura y precipitación y/o el número de días consecutivos sin lluvia) y la variación en el color floral.

Tradicionalmente el color de las flores se ha interpretado como una característica moldeada por los polinizadores (Fenster *et al.* 2004). En el género *Mimulus* se ha encontrado que la diferencia en el color de las flores de dos especies hermanas es en gran medida la responsable de que los polinizadores visiten una u otra especie en poblaciones simpátricas (Shemske y Bradshw 1999). Sin embargo, existe evidencia de que factores abióticos pueden ejercer presiones de selección en esta característica (Strauss y Whitall 2006, Rausher 2008). Por ejemplo, en algunas especies se ha encontrado que hay una correlación entre la

producción de antocianina (el pigmento más frecuente de las flores en angiospermas) y la pigmentación de hojas. De tal forma que los individuos con mayor producción de antocianina son más resistentes a la aridez (Strauss y Whitall, 2006). En estudios previos hemos encontrado que la precipitación y temperatura están relacionados con el tamaño de las flores de *K. grandiflora* en el mismo gradiente analizado en este estudio (Cuevas y López, 2010). Sin embargo, esas mismas variables no se relacionaron con el color de las flores.

En el caso particular de *Kallstroemia* la presencia de flores expuestas con un sistema de polinización poco especializado (Fig. 1), y la falta de selectividad de los polinizadores en relación a las distintas tonalidades de los hermafroditas encontrada, podrían contribuir de esta forma al mantenimiento de la variación del color floral. Estudios posteriores podrían explorar si existen preferencias de polinizadores específicos por ciertas tonalidades florales o bien si el ensamblaje de especies de polinizadores difiere latitudinalmente.

Con respecto a nuestra predicción de encontrar una menor variación en el color de los pétalos en las flores de hembras no encontramos evidencia que la apoye. De hecho, se puede observar que la variación de las hembras es mayor que la de las hermafroditas en las cuatro poblaciones donde coexisten hembras y hermafroditas (Fig. 3A). Una posibilidad es que los pigmentos de las flores de *K. grandiflora* no sean antocianinas y que por lo tanto la esterilidad masculina no afecte la síntesis de los pigmentos como en otras especies (Weiss *et al.* 1990).

En relación a la posible discriminación de polinizadores hacia algunos colores florales, no encontramos evidencia en el caso de las flores de hermafroditas, sin embargo, encontramos que las hembras reciben significativamente menos granos que los hermafroditas. Es probable que esta diferencia no se deba a la coloración que presentaban las flores hembra sino al hecho de que sus flores son más pequeñas que las hermafroditas. Además, debido a que las hembras no producen polen, es probable que esto influya en que sean menos visitadas (Delph y Lively 1992, Ashman *et al.* 2000).

## Agradecimientos

Los autores agradecen la ayuda en el trabajo de campo de las siguientes personas: C. Abarca, J. Rodríguez, D. Ramírez y J. Alcántar. G. Cuevas ayudó en la obtención de la información climática.

## Referencias

- Ashman, T.L., Swetz, J. and Shivitz, S. (2000). Understanding the basis of pollinator selectivity in sexually dimorphic *Fragaria virginiana*. *Oikos* 90: 347-356.
- Cazier, M. y Linsley, E. (1974). *Foraging behavior of some bees and wasps at Kallstroemia grandiflora flowers in southern Arizona and New Mexico. American Museum Novitates* 2546: 1-20.
- Cazier, M. y Linsley, E. (1975). *Bee and wasp visitors to Kallstroemia grandiflora after two years of drought. The Pan-Pacific Entomologist* 51: 248-253.
- Clegg, M. T. y Durbin, M. L. (2003). *Tracing floral adaptations from ecology to molecules. Nature Reviews Genetics* 4: 206-215.
- Cuevas, E., Márquez-Guzmán, J., Domínguez, C. A. y Molina-Freaner,

- F. (2005). Evidence of gynodioecy in *Kallstroemia grandiflora* (Zygophyllaceae): microsporogenesis in hermaphrodite and female plants and lack of reproductive compensation. *International Journal of Plant Sciences* 166: 481-491.
- Cuevas, E.** y López, S. (2010). *Sex Ratio and Sex-Specific Latitudinal Variation in Floral Characteristics of Gynodioecious Kallstroemia grandiflora (Zygophyllaceae) in Mexico. Biotropica. Published online : 15 OCT 2010 1744-7429.*
- Darwin, C. R.** (1878). *The effects of cross and self fertilization in the vegetable kingdom. John Murray. London. Pp. 312-438.*
- Delph, L. F.** y Lively, C. M. (1992). *Pollinator Visitation, Floral Display, and Nectar Production of the Sexual Morphs of a Gynodioecious Shrub. Oikos* 63: 161-170.
- Delph, L. F.,** Galloway, L. F., y Stanton, M. (1996). Sexual dimorphism in flower size. *The American Naturalist* 148: 299-320.
- Faegri, K.,** y L. v. d. Pijl. (1979). *The principles of pollination ecology*, third revised edition. Oxford Pergamon Press, New York. pp. 1- 244.
- Fenster, C. B.,** Armbruster, Wilson, P., Dudash, M. R., y Thompson, J. D. (2004). Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 375-403.
- Herrera, C. M.,** Castellanos, M. C. y Medrano, M. (2006). Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. In: Harder L.D and Barrett, S.C.H. *Ecology and Evolution of Flowers.* Oxford University Press, New York. pp. 278-294.
- Hijmans, J. R.,** Cameron, S. E., Parra, J. L. Jones, P., y Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Izhaki, A.,** Borochoy, A., Zamski, E. y Weiss, D. (2002). Gibberellin regulates post-microsporogenesis processes in petunia anthers. *Physiologia Plantarum* 115: 442-447.
- Jones, K. N.** y Reithel, J. S. (2001) *Pollinator-mediated selection on a flower color polymorphism in experimental populations of Antirrhinum (Scrophulariaceae). American Journal of Botany* 88:447-454.
- Osorio-Beristain, M.,** Domínguez, C. A., Eguiarte, L.E. and Benrey, B. (1997). Pollination efficiency of native and invading africanized bees in the tropical dry forest annual plant, *Kallstroemia grandiflora* Torr ex Gray. *Apidologie* 28: 11-16.
- Porter, D.** (1969). The genus *Kallstroemia* (Zygophyllaceae). *Contributions of the Gray Herbarium, Harvard University* 198: 41-153.
- Rausher, M.** (2008). Evolutionary transitions in floral color. *International Journal of Plants Sciences* 169: 7-21.
- Schemske, D.** y Bradshaw, H. (1999). *Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkey flowers (Mimulus). Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 11910-11915.
- Schoen, D. J.** y Clegg, M. T. (1985). *The influence of flower color in outcrossing rate and male reproductive success in Ipomea purpurea. Evolution* 39: 1242-1249.
- Silva-Montellano, A.** y Eguiarte, L. (2003). *Geographic patterns in the reproductive ecology of Agave lechuguilla (Agavaceae) in the Chihuahuan desert. American Journal of Botany* 90: 700-706
- Strauss, S. Y.** y Whittall J. B. (2006). *Non-pollinator agents of selection on floral traits. In: Harder, L. D. and Barrett, S.C (eds). Ecology and evolution of flowers.* Oxford University Press, New York. pp. 120-138.
- Vaughton, G.** y Ramsey, M. (2004). Dry environments promote the establishment of females in monomorphic populations of *Wurmbea biglandulosa* (Colchicaceae). *Evolutionary Ecology* 18:323-341.
- Weiss, D.,** van Tunen, A. J., Halevy, A.H., Mol, J. N. M., y Gerats, A. G. M. (1990). Stamens and Gibberellin Acid in the Regulation of Flavonoid Gene Expression in the Corolla of *Petunia hybrida*. *Plant Physiology* 94: 511-515.