

Artículo original

Una nueva especie de *Aulonemia* (Poaceae: Bambusoideae) del Parque Nacional Natural Las Orquídeas, Antioquia, Colombia

A new species of *Aulonemia* (Poaceae: Bambusoideae) from Las Orquídeas National Natural Park (Antioquia, Colombia)

Diego Giraldo-Cañas*, Gaspar Morcote-Ríos

Herbario Nacional Colombiano (COL), Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C., Colombia

Resumen

Como resultado de recientes estudios en especies sudamericanas de Poaceae, se describe una especie nueva de bambú leñoso, *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas. Esta especie es endémica de una pequeña área del Parque Nacional Natural Las Orquídeas (cordillera Occidental andina, Antioquia, Colombia). De acuerdo con los lineamientos de la UICN sobre especies amenazadas, la nueva especie se ubica en la categoría “En peligro” (EN). Así, el género *Aulonemia* queda representado en la flora de Colombia por nueve especies, cuatro de las cuales son endémicas (*A. antioquiensis* Giraldo-Cañas, *A. bogotensis* L. G. Clark, *A. pumila* L. G. Clark & Londoño y *A. verrucosa* Londoño, Judz. & L. G. Clark). La nueva especie es fenotípicamente afín a *A. ximena* L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell y a *A. pumila* L. G. Clark & Londoño, cuyas características diferenciadoras explicamos aquí. Se presentan las características micromorfológicas y anatómicas de estructuras vegetativas y reproductivas, así como el análisis de los fitolitos, con base en microscopía óptica (MO) y electrónica de barrido (MEB).

Palabras clave: Arthrostylidiinae; Bambúes leñosos; Flora de Colombia; Gramíneas andinas; Parque Nacional Natural Las Orquídeas.

Abstract

As a result of recent studies of South American species of Poaceae, we describe here a new species of woody bamboo, *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas. This species is endemic to a small area from Las Orquídeas National Natural Park (Andean Western Cordillera, Antioquia, Colombia). Based on IUCN criteria, the new species is categorized as “Endangered” (EN). Thus, a total of nine species of *Aulonemia* are currently known in Colombia, with four endemic species (*A. antioquiensis* Giraldo-Cañas, *A. bogotensis* L. G. Clark, *A. pumila* L. G. Clark & Londoño, and *A. verrucosa* Londoño, Judz. & L. G. Clark). The new species mostly resembles *A. ximena* L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell and *A. pumila* L. G. Clark & Londoño, whose features are given for comparison. The micromorphological and anatomical characteristics of vegetative and reproductive structures are presented, and phytoliths are analyzed using optical (OM) and scanning electron microscopy (SEM).

Keywords: Arthrostylidiinae; Woody bamboos; Flora of Colombia; Andean grasses; Las Orquídeas National Natural Park.

Introducción

Aulonemia Goudot es un género de bambú leñoso neotropical disyunto, cuya distribución comprende desde el sur de México hasta el sur de Brasil (incluido el escudo guayanés). Su mayor diversidad se encuentra en la región andina, desde Venezuela hasta Bolivia

Citación: Giraldo-Cañas D & Morcote-Ríos G. Una nueva especie de *Aulonemia* (Poaceae: Bambusoideae) del Parque Nacional Natural Las Orquídeas, Antioquia, Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 49(191):378-393, abril-junio de 2025. doi: <https://doi.org/10.18257/raccefyn.3189>

Editor: Elizabeth Castañeda

***Correspondencia:**

Diego Giraldo Cañas;
dagiraldoc@unal.edu.co

Recibido: 27 de marzo de 2025

Aceptado: 19 de junio de 2025

Publicado en línea: 25 de junio de 2025



Este artículo está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-Compartir Igual 4.0 Internacional

(Judziewicz *et al.*, 1999), y de él se conocen entre 43 y 50 especies (Viana & Filgueiras, 2014; Ruiz-Sánchez *et al.*, 2021; de Jesus-Costa *et al.*, 2024; Jiménez-Pérez *et al.*, 2025). El género pertenece a la subtribu Arthostylidiinae de las Bambuseae (Judziewicz *et al.*, 1999). *Aulonemia* se caracteriza por sus rizomas paquimorfos, hojas pseudopecioldas, láminas generalmente reflexas, una región ligular conspicuamente fimbriada, inflorescencias en panojas terminales, espiguillas lateralmente comprimidas, antecios que se desarticulan por encima de las glumas, las cuales son persistentes y desiguales, así como por sus lemas plurinervadas y la presencia de tres estambres por antecio fértil (Judziewicz *et al.*, 1999; Viana & Filgueiras, 2014; Ruiz-Sánchez *et al.*, 2021; de Jesus-Costa *et al.*, 2024; Jiménez-Pérez *et al.*, 2025).

Varias especies de *Aulonemia* son un componente clave en algunos ambientes húmedos de montaña (bosques y páramos), generalmente por encima de los 2000 m de elevación (Judziewicz *et al.*, 1999; Giraldo-Cañas, 2010a, 2013, 2014). Cabe destacar que algunas de ellas se usan en la elaboración de instrumentos musicales tradicionales (flautas, rondadores, zamponas), en arreglos florales y artesanías (cestería, cortinas, lámparas, móviles, utensilios de cocina y de casa), en la elaboración de instrumentos para cazar y pescar (cerbatanas, flechas), y en la construcción (cercas, chambranas, revestimientos y decoración de interiores) (Giraldo-Cañas, 2010b, 2013). Como parte de los estudios recientes de varios grupos de gramíneas neotropicales (Giraldo-Cañas, 2016, 2022, 2023; Giraldo-Cañas *et al.*, 2025; Peterson *et al.*, 2018; Peterson & Giraldo-Cañas, 2022; Snow *et al.*, 2022), se da a conocer una nueva especie andina de *Aulonemia*, con el fin de contribuir a la taxonomía y la sistemática de las Poaceae, principalmente de las especies sudamericanas.

Materiales y métodos

Estudios exomorfológicos y concepto de especie

El análisis morfológico y la descripción de la especie que se describe se hicieron mediante los métodos convencionales de la taxonomía y la sistemática biológicas (Lawrence, 1962; Cerón-Martínez, 2015; Sosef *et al.*, 2021). Se siguió el concepto morfológico de especie basado en los postulados expuestos en McDade (1995), Wiens & Servedio (2000) y Sosef *et al.* (2021). La denominación de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales se basó en la terminología clásica agrostológica, excepto en lo que tiene que ver con los términos **caña** (= culmo), **entrenudo** (= internodio), **estolonífero** (= cundidor), **nervios** (= venas), **aparatos estomáticos** (al describir los estomas se utilizó el término *aparatos estomáticos*, el cual incluye las células oclusivas, las células subsidiarias, el ostiolo o estoma, así como la cámara subestomática), **espodograma** (= ensamble de células), **tricomas** (= pelos), **asperezas** (término empleado para referirse en forma conjunta a agujones y ganchos), **fitolitos** (= biolitos, microfitolitos o silicofitolitos), **panoja** (= panícula o paniculodio), **espiguilla** (= espícula o florescencia), **lema** (= lemma), **antecio** (= flósculo) y **cariopsis** (= cariopse o cariósida) (Giraldo-Cañas *et al.*, 2025). Los términos escritos en negrilla corresponden a las formas en español adoptadas en la agrostología moderna (Giraldo-Cañas *et al.*, 2025). Se revisó la literatura concerniente al género *Aulonemia*, haciendo énfasis en las descripciones, las ilustraciones y los protólogos de todos los binomios relacionados con este género, así como el análisis de numerosos materiales tipo. La categoría de riesgo de extinción para la nueva especie se estimó con base en los lineamientos de la UICN (2022), aunque los atributos de extensión de presencia (EOO) y área de ocupación (AOO) no se pudieron calcular, ya que se necesitan como mínimo tres puntos de muestreo y solo se conoce uno de esta nueva especie. Los acrónimos de los herbarios se abreviaron de acuerdo con Thiers (2025).

Estudios micromorfológicos y anatómicos de cañas, hojas, espiguillas, antecios y fitolitos

Las muestras de cañas, hojas, espiguillas, brácteas y antecios se obtuvieron de material seco de herbario y las observaciones se hicieron con los microscopios óptico “MO”

del Instituto de Ciencias Naturales y el electrónico de barrido “MEB” (Fei, referencia Quanta 200) del sistema de laboratorios de la Universidad Nacional de Colombia (sede Bogotá). Las muestras observadas con el MEB se montaron en microdiscos metálicos recubiertos con una cinta de doble faz, lo que permitió la adherencia de las muestras tanto vegetativas (cañas y hojas) como reproductivas (espiguillas, pedicelos, brácteas, antecios, estambres). Dichos discos se sometían a una metalización con una lluvia de oro-paladio en un metalizador Quorum Q150 R, modelo SC-500. Cabe destacar que las hojas (vainas y láminas) obtenidas para las observaciones con el MO y el MEB correspondían a la antepenúltima hoja de una innovación fértil, en tanto que las estructuras reproductivas correspondían a panojas maduras. Las hojas y las cañas se limpiaron con agua destilada y detergente comercial, con el fin de eliminar materiales ajenos a las muestras vegetativas. Los fitolitos se obtuvieron a partir de la calcinación de hojas y cañas, la cual consiste en la carbonización del material vegetal en una mufla a 500 °C durante tres horas. Las cenizas se dejaban enfriar en el interior de la mufla por espacio de 12 horas para evitar que los cristales obtenidos se rompieran, pues se corre el riesgo de que se sequen si se sacan inmediatamente después de la calcinación. Las cenizas así obtenidas se lavaron con ácido clorídrico (HCl) al 10 % y se sometieron a baño maría a 70 °C por espacio de 20 minutos; posteriormente, las muestras se centrifugaron a 3.500 rpm durante cinco minutos. Los decantados obtenidos se lavaron con agua destilada y luego se centrifugaron nuevamente en las mismas condiciones ya descritas. A los nuevos decantados se les agregó 10 ml de peróxido de hidrógeno (H₂O₂) al 25 %, se les sometió nuevamente a baño maría y a centrifugación en las mismas condiciones mencionadas y luego se les adicionaron 10 ml de alcohol al 90 % con el fin de eliminar rastros del peróxido, y se centrifugaron nuevamente en las mismas condiciones. Los decantados así obtenidos se montaron en laminillas permanentes en medio de montaje Entellan™ nuevo, el cual permite que las muestras se observen nítidamente y se conserven por muchos años. Estas laminillas se emplearon para las observaciones con el MO y se registraron y catalogaron en la colección de fitolitos del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia con los códigos ICN-MHN-FIT 1487 e ICN-MHN-FIT 1488. En algunos casos, además de las muestras separadas de fitolitos, se obtuvieron también fragmentos de diversos tejidos (de hojas y cañas) con las estructuras hísticas conservadas, los cuales corresponden a espodogramas, toda vez que son residuos estructurales que resultan de incinerar tejidos vegetales (Font-Quer, 1993). La terminología para los fitolitos y las demás estructuras morfológicas y anatómicas está basada en Morcote-Ríos *et al.* (2015, 2025) y Giraldo-Cañas *et al.* (2025).

Resultados y discusión

***Aulonemia antioquensis* Giraldo-Cañas, sp. nov. TIPO:** COLOMBIA. Antioquia. Municipio de Abriaquí, Parque Nacional Natural Las Orquídeas, cumbres de la cuchilla de Morro Pelao, accediendo por La Mina, en páramo, 3480 m, 6°36'55,1"N-76°9'45,8"O, 6 de febrero de 2012 (fl), *J. Betancur et al.* 16213 (holotipo: COL-634252!; isotipos COL-634249!, COL-634250!, COL-634251!, MO-2996289!, NY-01393363!). **Figuras 1–9.**

Diagnosis. *Herbae bambusifformes, profuse ramosae, erectae, ad apicem versus arcuatae. Culmi erectae, lignosae, cylindricae, fistulae, ramosae, glabrae (sine papillis vel verrucis), divergentes, culmi terminales graciles. Folia laxa, nonauriculatae; vaginis persistentibus, nonfimbriatis, subtus pubescentibus, adaxialiter glabris, papillois, margine villosis; ligulae fimbriatae ad summum apicem, fimbriae applanatae, recurvae, numerosae, dense dispositae; lamina plana, reflexiva, lanceolata, acuminata, margine armata, glabra et papillosa in parte adaxiali (papillae simplices), in parte abaxiali breviter et dense pubescentes; laminae deciduae in partes proximales et mediae crurum, in supernis partibus persistentes; laminae pseudopetiolatae, pseudopetiolae breviter utrinque pubescentes. Inflorescentiis terminalibus exsertis, paniculis laxa, erectis, spiculae superne erectis et spiculis proximalibus plerumque reflexis; ramis capillaribus; pedunculis*

ramisque pedicellis conspicue pubescentibus. Spiculae lateraliter compressae, robustae, dense dispositae et densissimae, breves pubescentes, cupreo-brunneae, pedicellatae, aristatae (arista leviter sinuosis et brevibus pubescentibus, papillosis, papillis simplicibus et numerosis); glumae, lemmata et paleas a parte abaxiali pluribus trichomatibus unicellulares conspicue ornatis; glumae 2, inaequales, scariosae, fragiles; 3–4 flosculos per spiculum; gluma inferior lanceolata, margine villosa, 3–5-nervia; gluma superiora lanceolata, 5-nervia; lemmata lanceolata, scariosa, subtus pubescentia et opaca, adaxialiter glabro-glabrescente, fere tota longitudine quamvis ad apicem breviter pubescens, nitida, 7–9-nervia; palea lanceolata, integra, acuta, mutica, scariosa, nitida, subtus glabra-glabrescentia, in tota fere extensione quamvis apicem versus breviter pubescentia, adaxialiter glabro-glabrescens, 1-nervia; lodiculis 3, scariosis, translucetibus, glabris, asymmetricis et ad apicem leviter lobatis; stigmatibus 2, sparse ramosis, ramis stigmaticis brevissimis et sinuosis; stamina 3, antherae conspicue reticulatae.



Figura 1. *Aulonemia antioquensis* Giraldo-Cañas (holotipo)

Descripción. Hierbas terrestres, bambusiformes, gregarias, profusamente ramificadas, de 1,0–1,6 m de alto, erectas, arqueadas en sus extremos distales; **rizomas** cortos, paquimorfos. **Cañas** erectas, leñosas, cilíndricas, fistulosas, ramificadas (una rama por nudo), glabras (sin papilas ni verrugas), divergentes, longitudinalmente estriadas, las estriás apenas perceptibles a simple vista, perceptibles a gran aumento (80–100X), las cañas terminales delgadas (1,9–3,6 mm de diámetro); **nudos** ligeramente surcados, de 0,5–1,0 mm de longitud, castaños, glabros a más comúnmente cortos y escasos o densamente pubescentes, los tricomas simples; **entrenudos** pajizos (los distales opacos,



Figura 2. Detalles morfológicos de *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas. **A.** Región ligular. **B.** y **C.** Ramificaciones de la panoja con espiguillas. **D.** Espiguillas y antecios. **E.** Glumas, lemas y páleas (todo del holotipo)

los proximales ligeramente brillantes), glabros, de 5,0–14,2 (–17) cm de longitud; **follaje** laxo. **Hojas** conspicuamente distanciadas entre sí, con numerosos haces vasculares, muy próximos entre sí, aurículas ausentes; **vainas** persistentes, de 5,1–9,7 cm de longitud, los nervios conspicuos en ambas caras, no fimbriadas, abaxialmente pubescentes (los tricomas unicelulares, pajizos, ligeramente brillantes, antrorsos, plegados proximalmente y divergentes en sus porciones distales, los de la cara abaxial también con numerosas asperezas antrorsas y numerosas papilas simples), adaxialmente glabras, papilosas (las papilas simples), marginalmente pilosas con numerosos tricomas unicelulares, antrorsos y sinuosos, de hasta 0,9 mm de longitud; **lígulas** fimbriadas en su extremo distal, las fimbrias aplanadas, recurvadas, numerosas, conspicuas, densamente dispuestas, de hasta 1,8 cm de longitud; **láminas** planas, reflexas, lanceoladas, acuminadas, armadas marginalmente con diminutas asperezas antrorsas (dichas asperezas pueden estar acompañadas de tricomas marginales unicelulares, antrorsos, pajizos, ligeramente brillantes, de hasta 0,6 mm de longitud), con numerosos nervios (los nervios muy próximos entre sí y conspicuos en ambas caras), glabras y papilosas en la cara adaxial (las papilas simples), corta y densamente pubescentes en la cara abaxial (los tricomas en forma y color como los de las vainas aunque conspicuamente más cortos y menos numerosos por área foliar, tricomas acompañados de papilas simples, las cuales son más numerosas en la cara abaxial que en la adaxial), de 5,5–8,0 × 0,7–1,0 cm, láminas caducas en las porciones proximales y medias de las cañas, persistentes en las porciones distales; láminas pseudopeciouladas, el pseudopeciolo de 1,1–2,0 mm de longitud y cortamente pubescente en ambas caras (sus tricomas en forma y color como los de las vainas aunque conspicuamente más cortos y menos numerosos). **Inflorescencias** terminales, exertas, constituidas por panojas laxas (cada panoja con 19–41 espiguillas), erectas, de 10–17 cm de longitud, con las espiguillas distales erectas y las proximales generalmente reflexas; cada panoja con 3–5 ramificaciones primarias de hasta 3,2 cm de longitud, las ramificaciones capilares; pedúnculos,

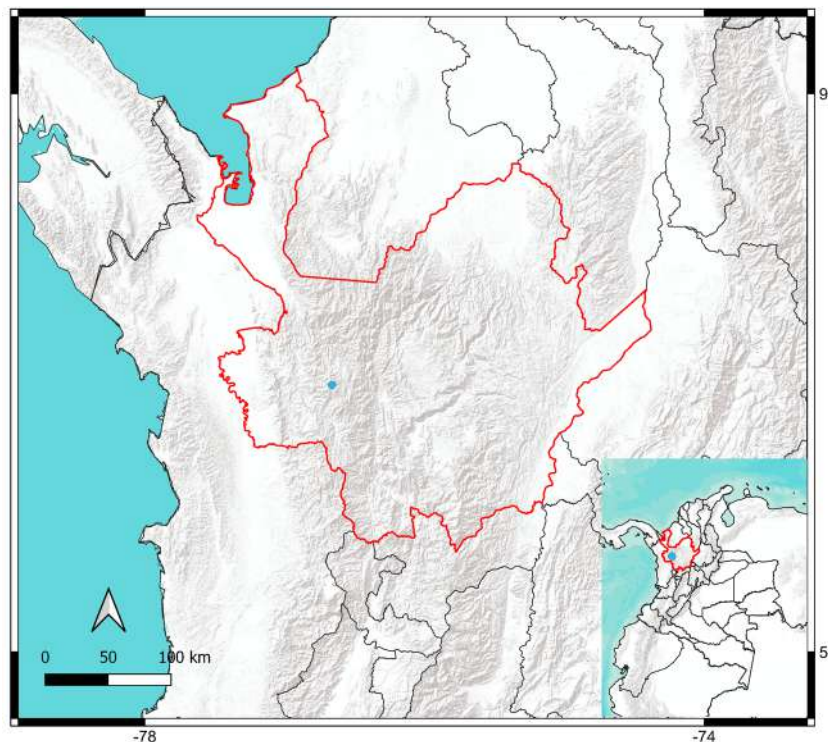


Figura 3. Distribución de *Aulonemia antioquensis* Giraldo-Cañas (Parque Nacional Natural Las Orquídeas, cordillera Occidental, Antioquia, Colombia).

ramificaciones y pedicelos conspicuamente pubescentes (los tricomas unicelulares, muy similares en forma, color y disposición a los de las vainas, aunque un poco más largos). **Espiguillas** lateralmente comprimidas, robustas, densamente dispuestas y muy próximas entre sí, cortamente pubescentes, café-cobrizas, corta o conspicuamente pediceladas (los pedicelos de 0,5–5,0 mm de longitud), aristadas (las aristas ligeramente sinuosas y cortamente pubescentes, papilosas, las papilas simples y numerosas), de 1,8–2,1 × 0,25–0,45 cm (en la longitud de las espiguillas están incluidas las aristas); las glumas, las lemas y las páleas conspicuamente ornamentadas en la cara abaxial con numerosos tricomas unicelulares, asperezas, papilas simples y fitolitos (los tricomas y las asperezas antrorsos); **glumas** 2, desiguales en longitud, escariosas, fácilmente quebradizas; **antecios** 3–4 por espiguilla (los proximales muy cercanos entre sí, los distales separados), desarticulándose por encima de las glumas persistentes; en una misma espiguilla puede haber antecios funcionales y atrofiados, estos últimos son más cortos que los funcionales y dispuestos únicamente en el extremo distal de las espiguillas, antecios funcionales perfectos; **gluma inferior** lanceolada, abaxialmente pubescente y opaca, adaxialmente glabra y brillante, marginalmente pilosa (los tricomas unicelulares y antrorsos), 3–5-nervia, de 4,5–5,5 ×

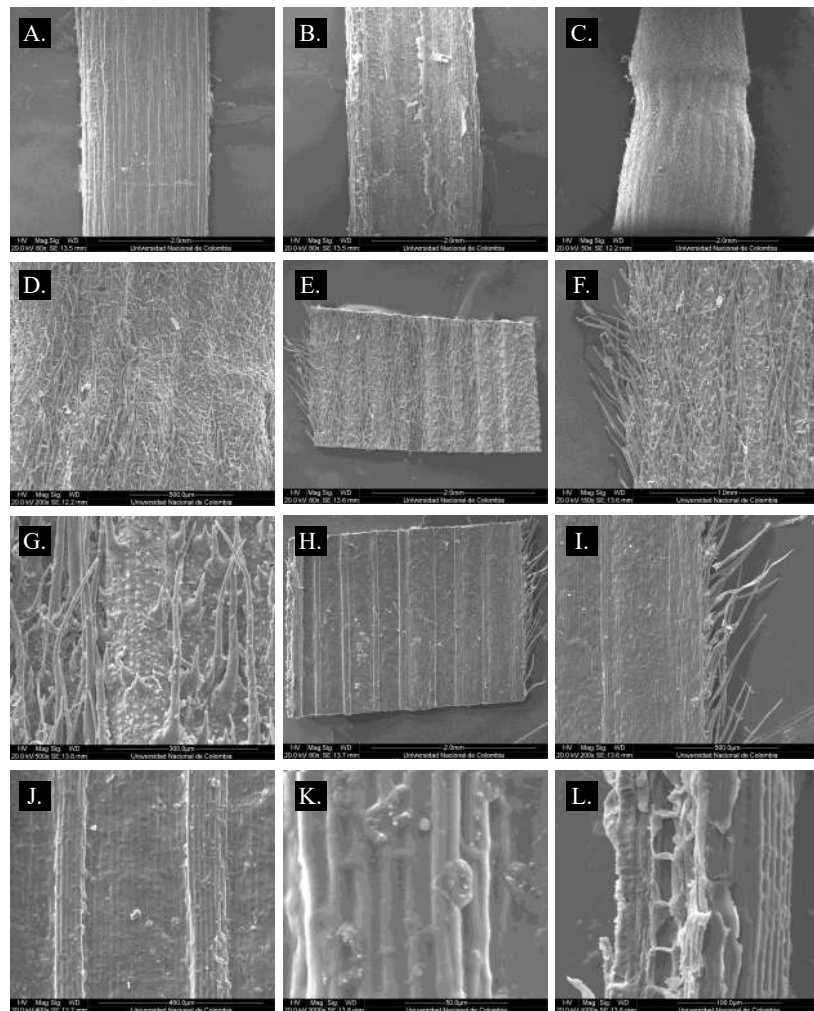


Figura 4. Características micromorfológicas y anatómicas de *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas (imágenes obtenidas en el microscopio electrónico de barrido). **A.** Caña (vista externa). **B.** Caña (vista interna en corte longitudinal). **C.** Nudo. **D.** Detalle del indumento de un nudo. **E., F. y G.** Vaina foliar (cara abaxial). **H., I., J., K. y L.** Vaina foliar (cara adaxial) (todo del holotipo)

1,7–1,9 mm, aristada, la arista de 8,0–9,0 mm de longitud; **gluma superior** lanceolada, abaxialmente pubescente y opaca, adaxialmente glabra y brillante, 5-nervia, de 7,0–7,2 × 2,3–2,6 mm, aristada, la arista de 6,0–6,5 mm de longitud; **lemas** lanceoladas, escariosas, abaxialmente pubescentes y opacas, adaxialmente glabras-glabrescentes en casi toda su longitud aunque en su extremo distal cortamente pubescentes, brillantes, 7–9-nervias, de 7,0–8,0 × 3,0–3,2 mm, aristada, la arista de 4,9–6,0 mm de longitud; **pálea** lanceolada, entera, aguda, mútica, escariosa, brillante, abaxialmente glabra-glabrescente en casi toda su extensión, aunque en su extremo distal cortamente pubescente, adaxialmente glabra-glabrescente, 1-nervia, de 7,0–7,5 × 1,4–1,6 mm; **lodículas** 3, escariosas, translúcidas, glabras, de 1,0–1,2 mm de longitud, asimétricas y ligeramente lobuladas en su extremo distal; **estigmas** 2, de 4,0–5,0 mm de longitud, escasamente ramificados, las ramas estigmáticas muy cortas y sinuosas; **estambres** 3, anteras de 3,0–3,5 × 0,42–0,54 mm, tecas adnatas, paralelas y conspicuamente reticuladas. **Cariopsis** no vista.

Etimología. Esta especie solo se conoce de Antioquia, uno de los departamentos más biodiversos de Colombia, de ahí deriva su epíteto específico.

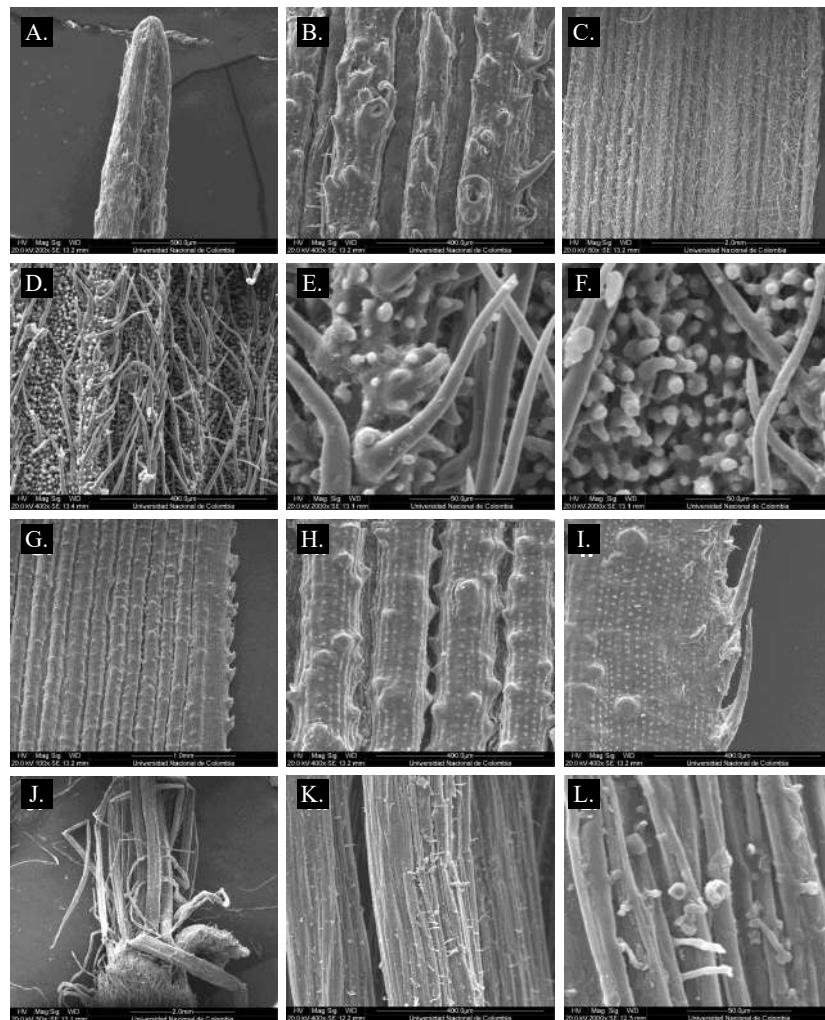


Figura 5. Características micromorfológicas y anatómicas de *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas (imágenes obtenidas en el microscopio electrónico de barrido). **A.** y **B.** Porción distal de una lámina foliar. **C., D., E.** y **F.** Lámina foliar (cara abaxial). **G., H.** y **I.** Lámina foliar (cara adaxial). **J.** Fimbrias de la región ligular. **K.** y **L.** Detalles de una fimbria de la región ligular (todo del holotipo)

Distribución geográfica y ecológica. *Aulonemia antioquiensis* es una especie endémica del Parque Nacional Natural Las Orquídeas, el cual está ubicado en la cordillera Occidental andina (vertiente occidental) de Antioquia (Colombia) (**Figura 3**); solo se conoce de esta localidad y es propia de páramo (3400–3480 m de altitud), donde se entremezcla con *Espeletia occidentalis* A. C. Sm. (Asteraceae), *Guzmania mosquerae* (Wittm.) Mez, *Puya antioquiensis* L. B. Sm. & Read (Bromeliaceae), *Lophosoria quadripinnata* (J. F. Gmel.) C. Chr. (Dicksoniaceae), *Vaccinium floribundum* Kunth (Ericaceae), *Paepalanthus alpinus* Körn (Eriocaulaceae), *Paramochloa effusa* (Kunth) P. M. Peterson, Soreng, Romasch. & Barberá (Poaceae) y *Arcytophyllum* sp. (Rubiaceae). En los alrededores de la franja altoandina se establecen bosques dominados por varias especies arbóreas de los géneros *Brunellia* (Brunelliaceae), *Clusia* (Clusiaceae), *Weinmannia* (Cunoniaceae), *Persea* (Lauraceae) y *Ternstroemia* (Pentaphylacaceae) [descripción ecológica basada en J. Betancur et al. 16123, 16125, 16143, 16152, 16177, 16182, 16184, 16197, 16200, 16213 (COL, NY)].

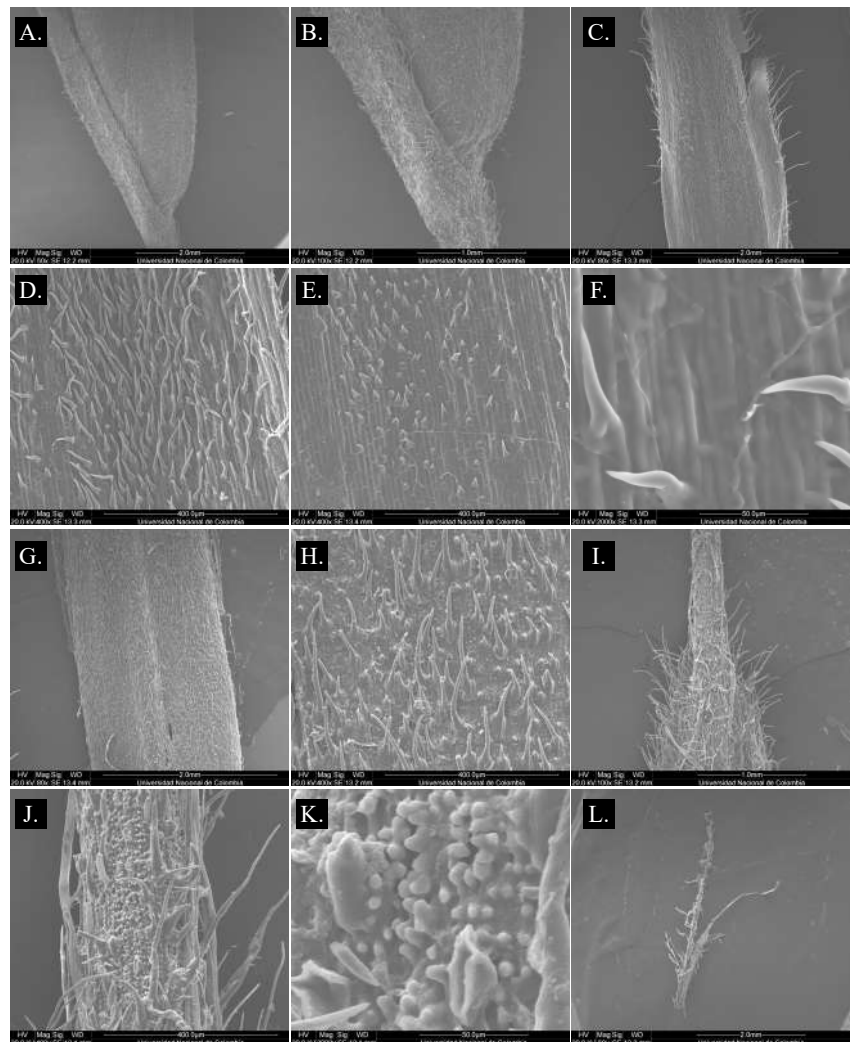


Figura 6. Características micromorfológicas y anatómicas de *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas (imágenes obtenidas en el microscopio electrónico de barrido). **A.** y **B.** Porción proximal de una espiguilla. **C., D., E.** y **F.** Detalles de una gluma inferior (cara abaxial). **G.** y **H.** Detalle de una gluma superior (cara abaxial). **I., J.** y **K.** Detalle de una arista de una gluma superior (cara abaxial). **L.** Estigma (todo del holotipo)

Conservación y amenazas. Dado que esta especie solo se conoce del holotipo y sus isotipos, no se pudieron calcular las áreas AOO y EOO. No obstante, *A. antioquensis* podría categorizarse “En peligro” (EN) [C2a (ii), b], dadas su rareza demográfica y su pequeña área de distribución geográfica; además, esta especie crece en un área sujeta a variadas presiones antrópicas (deforestación por ampliación de la frontera agropecuaria, extracción de leña y madera y presencia de especies invasoras, principalmente varios representantes de Poaceae), lo cual coincide con observaciones previas para otros grupos de plantas de la misma localidad (**Baca-Gamboa et al., 2021**). Es curioso que en el libro *Lista roja de plantas vasculares endémicas de la alta montaña de Colombia*, recientemente publicado, no se mencione a ninguna especie de Poaceae colombiana en las diferentes categorías de la lista roja (**Baca-Gamboa et al., 2021**). Por otra parte, es necesario destacar que en el Parque Nacional Natural Las Orquídeas recientemente se han descubierto numerosas nuevas especies de varias familias, entre ellas, Araceae, Araliaceae, Athyriaceae, Campanulaceae, Cleomaceae, Cunoniaceae, Ericaceae, Gesneriaceae, Lauraceae, Magnoliaceae,

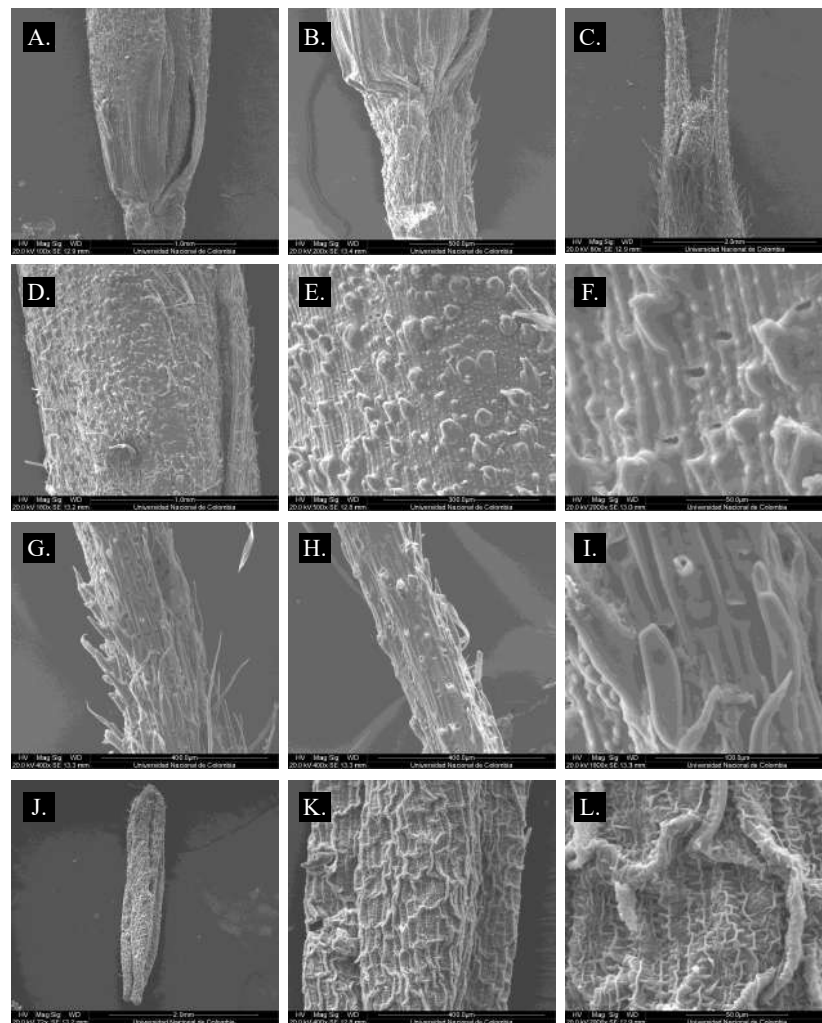


Figura 7. Características micromorfológicas y anatómicas de *Aulonemia antioquensis* Giraldo-Cañas (imágenes obtenidas en el microscopio electrónico de barrido). A y B. Porción proximal de un antecio fértil. C. Porción distal de un antecio fértil. D., E. y F. Detalles de la porción media de una lema. G., H. e I. Detalle de la arista de una lema. J., K. y L. Antera y detalles de la misma (todo del holotipo)

Marcgraviaceae, Myristicaceae, Orchidaceae, Pentaphragmaceae, Sabiaceae y Solanaceae. Por esto, y por su gran biodiversidad, el Parque Nacional Natural Las Orquídeas, con sus 2.476 especies vasculares documentadas, es fundamental para entender, conocer y conservar la flora andina (**Pedraza-Peñalosa & Betancur, 2015**).

Comentarios. Con la descripción de esta nueva entidad, se eleva a nueve el número de especies de *Aulonemia* en Colombia, cuatro de las cuales son endémicas de este país (*A. antioquensis* Giraldo-Cañas, *A. bogotensis* L. G. Clark, *A. pumila* L. G. Clark &

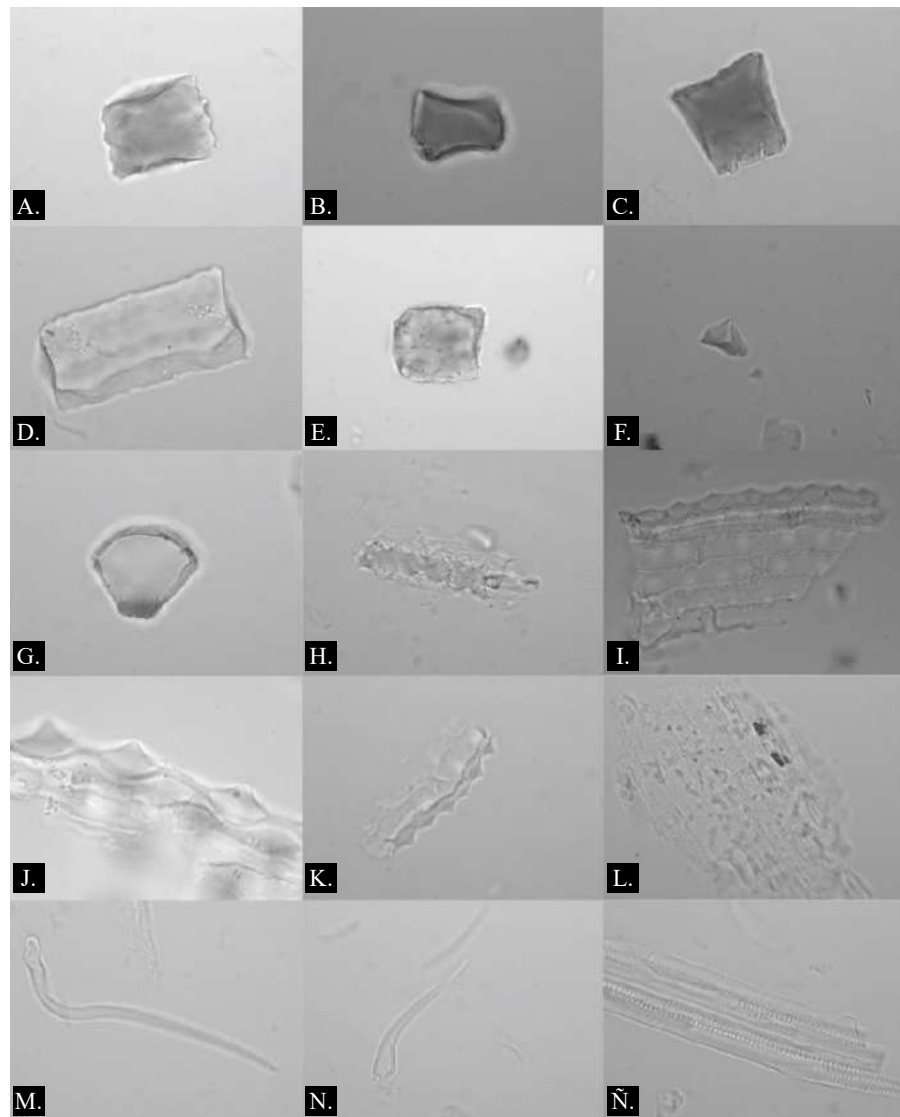


Figura 8. Fitolitos en hojas (imágenes obtenidas al microscopio óptico). **A-E.** Células prismáticas. **A.** Longitud mayor: 39,2 μm , ancho: 36,2 μm . **B.** Longitud mayor: 52,8 μm , ancho: 40,8 μm . **C.** Longitud: 50,4 μm , ancho: 38,4 μm . **D.** Longitud mayor: 91,2 μm . **E.** Longitud mayor: 40,8 μm , longitud menor: 33,6 μm . **F.** Fitolito piramidal (longitud mayor: 26,4 μm). **G.** Célula buliforme (longitud: 38,4 μm , ancho: 50,4 μm). **H.** Célula epidérmica larga dentada (longitud mayor: 50,4 μm). **I.** Espodograma de células epidérmicas y células mamiformes (longitud mayor: 260 μm). **J.** Espodograma de fitolitos mamiformes (longitud mayor: 70,5 μm). **K.** Espodograma de células mamiformes (longitud mayor: 100 μm). **L.** Espodograma de aparatos estomáticos elipsoides (longitud mayor: 31,2 μm , ancho: 14,4 μm). **M-N.** Microtricomas unicelulares (longitud mayor: 76,8 μm). **Ñ.** Elementos de conducción (40x) (todo del holotipo)

Londoño y *A. verrucosa* Londoño, Judz. & L. G. Clark). Por otra parte, el recolector de los materiales tipo de *A. antioquiensis* (J. Betancur), determinó dichos materiales como *Chusquea tessellata* Munro (**Figura 1**), a pesar de que ambos géneros son muy diferentes, incluso sobre la base de caracteres morfológicos gruesos, y además pertenecen a subtribus diferentes (Judziewicz *et al.*, 1999).

Características micromorfológicas y anatómicas en vista paradermal

Cañas, entrenudos y nudos. Las cañas son leñosas, ramificadas, cilíndricas y fistulosas (**Figura 4**). Por su parte, los entrenudos son glabros y sin ornamentos, tanto externa como internamente en corte longitudinal (ausencia de tricomas, papilas y verrugas), longitudinalmente estriados, las estrías apenas perceptibles a simple vista, perceptibles a gran aumento (80–100X) (**Figura 4**). Los nudos son ligeramente surcados, glabros a más comúnmente corta y escasa o densamente pubescentes, siendo los tricomas unicelulares, simples y antrorsos (**Figura 4**). **Hojas (vainas y láminas).** Los haces vasculares foliares son numerosos, muy próximos entre sí, conspicuamente visibles en ambas caras (tanto en las vainas como en las láminas), muy ornamentados en la cara abaxial con numerosos tricomas unicelulares simples, asperezas antrorsas y abundantes papilas simples (**Figuras 4 y 5**). En la cara adaxial solo están presentes las papilas (estas son muy numerosas) y hay escasas asperezas, mientras que están ausentes los tricomas (**Figuras 4 y 5**). **Tricomas.** Éstos corresponden a macrotricomas simples y unicelulares, generalmente muy abundantes en nudos y en la cara abaxial de vainas y láminas foliares, así como en los ejes de las inflorescencias y en las espiguillas (**Figuras 4 y 5**). No se observaron microtricomas bicelulares en ninguna estructura, ni vegetativa ni reproductiva. **Asperezas (aguijones y ganchos).** Las asperezas son muy abundantes en la cara abaxial de vainas y láminas foliares (poco frecuentes en la cara adaxial), así como en la cara abaxial de glumas, lemas y páleas (**Figuras 4 y 5**). **Células epidérmicas largas y cortas.** Las células epidérmicas, tanto largas como cortas, poseen paredes anticlinales con borde sinuoso; las células largas son las que constituyen gran parte de la epidermis entre las zonas intercostales. Dichas células son fácilmente visibles en la cara adaxial de vainas y láminas foliares, ya que en la cara abaxial hay una gran cantidad de macrotricomas, asperezas y papilas, lo cual dificulta la visualización de las células epidérmicas largas y cortas (**Figuras 4 y 5**). **Papilas.** Las papilas son numerosas y simples (no ramificadas), tanto en la cara abaxial como en la adaxial de vainas y láminas foliares, así como en la cara abaxial de glumas, lemas y páleas (**Figuras 4–7**). **Aparatos estomáticos.** Los aparatos estomáticos son elipsoides, muy abundantes en la cara abaxial de vainas y láminas foliares, y también están presentes en glumas, lemas y páleas, pero en menor número por unidad de área. No obstante, son de difícil observación, toda vez que se encuentran protegidos por una gran cantidad de macrotricomas simples, asperezas y papilas (**Figuras 4–7**). **Glándulas.** No vistas.

Fitolitos

Fitolitos en hojas. El tejido foliar presenta una amplia variedad de morfologías, predominando las células largas y cortas de naturaleza prismática con bordes sinuosos (paredes anticlinales unduladas) y en algunas se presentan proyecciones cortas y agudas. Por otra parte, se registraron células buliformes en baja densidad (**Figura 8**). También están presentes los microtricomas unicelulares y las células epidérmicas largas y cortas con bordes sinuosos, así como aparatos estomáticos elipsoides (**Figura 8**), los cuales son comunes en representantes de las Bambusoideae (Morcote-Ríos *et al.*, 2015, 2025).

Fitolitos en cañas. Las cañas presentan una alta densidad de un único tipo de estructuras silíceas, representado por espodogramas constituidos por células largas y cortas (**Figura 9**).

Es necesario destacar que no se observaron fitolitos halteriformes (ni simples ni complejos), los cuales son más comunes en representantes de las subfamilias Aristidoideae, Chloridoideae, Ehrhartoideae, Panicoideae y Pharoideae, muy raramente presentes en algunas Bambusoideae (p.ej., *Guadua*, *Olyra*, *Pariana*, *Piresia*, *Raddiella*) (Judziewicz *et*

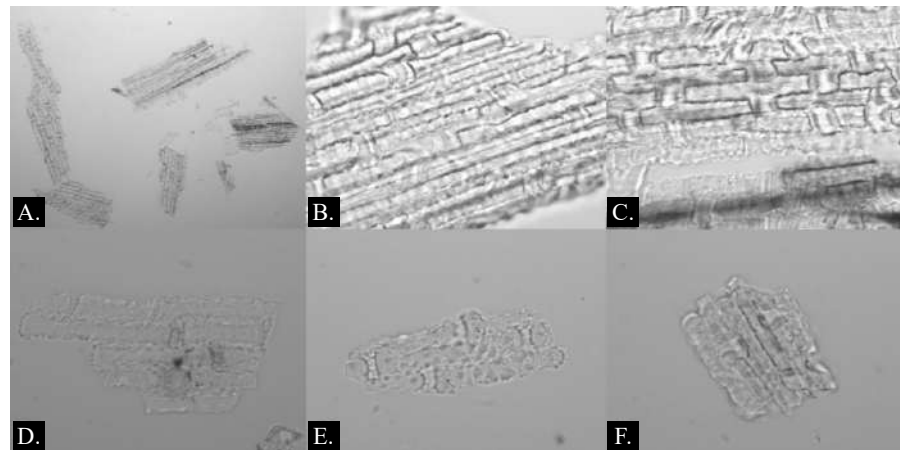


Figura 9. Fitolitos en cañas (imágenes obtenidas al microscopio óptico). **A.** Alta densidad de espodogramas de estructuras silíceas. **B-F.** Espodogramas de células largas y cortas de paredes anticlinales sinuosas (100x) (todo del holotipo).

al., 1999; Morcote-Ríos *et al.*, 2015, 2025; Leandro *et al.*, 2019). No se detectaron fitolitos en cruz, los cuales son comunes en varias Bambusoideae y Panicoideae (Judziewicz *et al.*, 1999; Morcote-Ríos *et al.*, 2015, 2025) y tampoco se encontraron microtricomas bicelulares, los cuales son frecuentes en numerosos representantes de Panicoideae, Arundinoideae, Bambusoideae y Chloridoideae (Judziewicz *et al.*, 1999, 2013; Morcote-Ríos *et al.*, 2015, 2025; Leandro *et al.*, 2019).

Especies fenotípicamente similares

Esta nueva especie es fenotípicamente similar a *A. pumila* L. G. Clark & Londoño (una especie endémica de los Andes sureños de Colombia, Clark & Londoño, 1990; Judziewicz *et al.*, 1999) y a *A. ximena* L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell (una especie andina colombo-venezolana, Clark *et al.*, 2007). No obstante, éstas se pueden separar por varias características, como se detalla en la **Tabla 1**.

Clave para reconocer las especies de *Aulonemia* presentes en Colombia (las dimensiones de las hojas se refieren, en el caso de las especies con entrenudos dimorfos, a las hojas de los entrenudos largos)

1. Vainas fimbriadas
2. Láminas foliares de 4,0–13,5 cm de ancho
3. Espiguillas de 11–16 mm de longitud..... *A. robusta* L.G. Clark & Londoño
- 3'. Espiguillas de 20–38 mm de longitud..... *A. patula* (Pilg.) McClure
- 2'. Láminas foliares de 0,9–2,8 cm de ancho. *A. ximena* L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell
- 1'. Vainas no fimbriadas
4. Cañas conspicuamente papilosas..... *A. verrucosa* Londoño, Judz. & L. G. Clark
- 4'. Cañas lisas
5. Láminas de 12–21 × 1,7–4,5 cm. *A. queko* Goudot
- 5'. Láminas de 1,6–10 × 0,3–1,4 cm
6. Espiguillas místicas

7. Gluma inferior 3-nervia, de 3,5–5,5 mm de longitud..... *A. bogotensis* L. G. Clark, Londoño & Kobayashi
- 7'. Gluma inferior 1-nervia, de 1,2–1,5 mm de longitud. *A. trianae* (Munro) McClure
- 6'. Espiguillas aristadas
8. Espiguillas de 7–12 mm de longitud; gluma inferior 1-nervia; pálea de 4,3–6,3 mm de longitud. *A. pumila* L. G. Clark & Londoño
- 8'. Espiguillas de 18–21 mm de longitud; gluma inferior 3–5-nervia; pálea de 7,0–7,5 mm de longitud. *A. antioquiensis* Giraldo-Cañas

Tabla 1. Principales diferencias entre *Aulonemia antioquiensis* Giraldo-Cañas, *A. pumila* L. G. Clark & Londoño y *A. ximena* L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell [fuentes: Clark & Londoño (1990), Clark et al. (2007) y Giraldo-Cañas & Morcote-Ríos (este estudio)]. ** Estructuras morfológicas (anteras y lodículas) descritas aquí por primera vez.

| Característica | <i>A. antioquiensis</i> Giraldo-Cañas | <i>A. pumila</i> L. G. Clark & Londoño | <i>A. ximena</i> L. G. Clark, Judz. & C. D. Tyrrell |
|---------------------------------------|---|--|--|
| Vainas foliares | No fimbriadas | No fimbriadas | Conspicuamente fimbriadas, las fimbrias pectinadas |
| Región ligular | Fimbriada, las fimbrias de hasta 1,8 cm de longitud | Fimbriada, las fimbrias de hasta 0,6 cm de longitud | Fimbriada, las fimbrias de hasta 1,5 cm de longitud |
| Pseudopecíolo | 1,1–2,0 mm de longitud | 1,0–1,5 mm de longitud | 2,0–5,0 mm de longitud |
| Láminas foliares | 5,5–8,0 × 0,7–1,0 cm | 2,2–6,8 × 0,5–1,4 cm | 5,0–17,0 × 0,9–2,8 cm |
| Ramificaciones de las inflorescencias | Conspicuamente pubescentes | Pubescentes | Lisas a escabriúsculas |
| Espiguillas | 1,8–2,1 cm de longitud | 0,7–1,2 cm de longitud | 1,3–3,6 cm de longitud |
| Número de antecios por espiguilla | 3–4 | 2–4 | (4)5–9 |
| Gluma inferior | 3–5-nervia, 4,5–5,5 mm de longitud, aristada, la arista de 8,0–9,0 mm de longitud | 1-nervia, 4,4–8,3 mm de longitud, mítica o aristada, la arista de 5,0–6,0 mm de longitud | 1–3(–5)-nervia, 4,0–5,5 (–12) mm de longitud, aristada, la arista de 3,0–5,5 mm de longitud |
| Gluma superior | 5-nervia, 7,0–7,2 mm de longitud, aristada, la arista de 6,0–6,5 mm de longitud | 3–5-nervia, 5,5–8,4 mm de longitud, corta o conspicuamente aristada, la arista de 4,0–4,5 mm de longitud | 3–5(–7)-nervia, 6,0–8,5 mm de longitud, aristada, la arista de 2,5–5,0 mm de longitud |
| Lemas | 7–9-nervias, 7,0–8,0 mm de longitud, aristadas, la arista de 4,9–6,0 mm de longitud | 5–7-nervias, 5,5–9,2 mm de longitud, míticas o aristadas, la arista de 1,5–3,5 mm de longitud | 7–11-nervias, 8,0–12,5 mm de longitud, aristadas, la arista de 3,0–5,0 mm de longitud |
| Pálea | 1-nervia, entera, 7,0–7,5 mm de longitud | 4-nervia, entera, 4,3–6,3 mm de longitud | 2-nervia, bifida, 9,5–10,5 mm de longitud |
| Lodículas | Ligeramente lobuladas en su extremo distal, glabras | Truncadas, glabras** | Agudas, cilioladas |
| Anteras | 3,0–3,5 × 0,42–0,54 mm | 0,9–1,1 × 0,22–0,28 mm** | 4,5–5,3 × 0,80–1,00 mm |
| Ejemplares analizados | Colombia: <i>J. Betancur et al.</i> 16213 (COL, MO, NY). | Colombia: <i>J. Cuatrecasas</i> 11777, 11874 (COL), <i>J. Idrobo et al.</i> 3830 (COL), <i>X. Londoño et al.</i> 379, 382 (COL), <i>B. Ramírez</i> 839 (COL), <i>D. Stancik</i> 2857 (COL). | Colombia: <i>J. Cuatrecasas et al.</i> 12744 (COL), <i>H. García-Barriga & R. Jaramillo-Mejía</i> 19708 (COL), <i>R. Jaramillo</i> 846, 4153 (COL), <i>E. L. Little</i> 8682 (COL), <i>X. Londoño</i> 411 (COL, HUA), 436 (COL), <i>R. W. Pohl</i> 15363, 15472 (COL), <i>F. J. Roldán et al.</i> 434 (COL), <i>J. R. I. Wood</i> 4527, 5064, 5403 (COL). Venezuela: <i>H. G. Barclay & P. Juajibioy</i> 10308 (COL). |

Agradecimientos

Al Instituto de Ciencias Naturales, al Herbario Nacional Colombiano (COL) y a la Universidad Nacional de Colombia, por todas las facilidades brindadas para la preparación de este trabajo. Al laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido de la Universidad Nacional de Colombia. A Sebastián Felipe Ramírez Garavito (COL), por la elaboración de la Figura 2. A Andrés Fonseca Cortés (K), por la realización del mapa. Al Comité Editorial y a los evaluadores anónimos, por sus acertados comentarios. Esta contribución se deriva del proyecto “Estudios morfológicos, anatómicos y sistemáticos en gramíneas neotropicales”, inscrito en el Sistema de Investigación (HERMES) de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

Contribución de los autores

DGC: disecciones morfológicas, micromorfológicas y anatómicas, análisis al microscopio óptico y electrónico de barrido, compilación, edición, análisis de la información y escritura del manuscrito; GMR: obtención, preparación, montaje y análisis de los fitolitos, análisis al microscopio óptico, fotografías y revisión del manuscrito

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Referencias

- Baca Gamboa, A. E., Idárraga-P., Á., Calderón Arias, A. M., Ramírez Padilla, B. R., Pinzón Gómez, C., Castellanos-Castro, C., Castro, C., Mendoza, H., Posada, J. M., Salinas, N. R., García, N., Vargas, Ó. M., Díaz Vasco, O., Vieira Uribe, S. Velásquez Hurtado, W. A. (2021). *Lista roja de plantas vasculares endémicas de la alta montaña de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt-Unión Europea.
- Cerón Martínez, C. E. (2015). *Bases para el estudio de la flora ecuatoriana*. Editorial Universitaria, Universidad Central del Ecuador.
- Clark, L. G., Judziewicz, E. J., Tyrrell, C. D. (2007). *Aulonemia ximenae* (Poaceae: Bambusoideae), a new northern Andean species with fimbriate sheath margins. *The Journal of the American Bamboo Society*, 20, 1–6.
- Clark, L. G., Londoño, X. (1990). Three new Andean species of *Aulonemia* (Poaceae-Bambusoideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 77, 353–358. doi: <https://doi.org/10.2307/2399550>
- de Jesus-Costa, C., Tyrrell, C. D., Lage Viana, P., Lobato Afonso, E. A., de Oliveira, L. O., Clark, L. G., Santos-Gonçalves, A. P. (2024). Multi-locus plastid phylogeny of the *Aulonemia* Clade (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Arthrostylidiinae) reveals three new genera of bamboo. *Syst. Bot.*, 49, 334–363. doi: <https://doi.org/10.1600/036364424X17194277229638>
- Font Quer, P. (1993). *Diccionario de Botánica*. Editorial Labor, S. A.
- Giraldo-Cañas, D. (2010a). Distribución e invasión de gramíneas C_3 y C_4 (Poaceae) en un gradiente altitudinal de los Andes de Colombia. *Caldasia*, 32, 65–86.
- Giraldo-Cañas, D. (2010b). Gramíneas (Poaceae) ornamentales y usadas en artesanías en Colombia. *Polibotánica*, 30, 163–191.
- Giraldo-Cañas, D. (2013). *Las gramíneas en Colombia: Riqueza, distribución, endemismo, invasión, migración, usos y taxonomías populares*. Biblioteca José Jerónimo Triana 26: 1–380. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Giraldo-Cañas, D. (2014). Riqueza y distribución altitudinal de gramíneas C_3 y C_4 en la Guayana venezolana. *Ciencia en Desarrollo*, 5, 77–84.
- Giraldo-Cañas, D. (2016). Estudios morfológicos y taxonómicos en *Digitaria* Haller (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): Inventario y primer registro de *Digitaria velutina* (Forssk.) P. Beauv. para Sudamérica. *Biota Colombiana*, 17, 19–38. doi: <https://doi.org/10.21068/C2016.v17n02a03>
- Giraldo-Cañas, D. (2022). Géneros *Agropyron*, *Elymus*, *Elytrigia*, *Eremium*, *Hordeum*, *Leymus*, *Secale*, *Taeniatherum*, *Thynopyrum*, *Triticum*. En: V. L. Finot (ed.), *Flora de Chile (Poaceae)*, volumen 6. Universidad de Concepción.
- Giraldo-Cañas, D. (2023). Una nueva especie de *Eragrostis* (Poaceae, Chloridoideae) de Bolivia. *Cinchonia*, 18, 84–98.

- Giraldo-Cañas, D., Peterson, P. M., Romaschenko, K.** (2025). Sistemática de las especies de *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae) de Sudamérica. *Cinchonia*, 20, 131–258.
- Jiménez-Pérez, I., Reátegui, N., Malpartida-Garay, C. F., Ruiz-Sánchez, E.** (2025). *Aulonemia insolita* (Bambusoideae: Bambuseae: Arthrostylidiinae) a new remarkable woody bamboo species with internode dimorphism endemic to Bolivia and Peru. *Phytotaxa*, 694, 223–234. doi: <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.694.3.2>
- Judziewicz, E. J., Clark, L. G., Londoño, X., Stern, M. J.** (1999). *American bamboos*. Smithsonian Institution Press.
- Judziewicz, E. J., Geisthardt, E. J., Waas, C. M., Sepsenwol, S.** (2013). *Aulonemia david-smithii* and *A. rubraligulata* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Arthrostylidiinae): two new small-flowered species from Peru. *J. Bot. Res. Inst. Texas*, 7, 129–136. <https://www.jstor.org/stable/24621058>
- Lawrence, G. H. M.** (1962). *An introduction to plant taxonomy*. The Macmillan Company.
- Leandro, T. D., Scatena, V. L., Clark, L. G.** (2019). Comparative leaf blade anatomy and micromorphology in the systematics and phylogeny of Bambusoideae (Poaceae: Poales). *Bot. J. Linnean Soc.*, 192, 165–183.
- McDade, L. A.** (1995). Species concepts and problems in practice: insight from botanical monographs. *Syst. Bot.*, 20, 606–622. doi: <https://doi.org/10.2307/2419813>
- Morcote-Ríos, G., Giraldo-Cañas, D., Raz, L.** (2015). *Catálogo ilustrado de fitolitos contemporáneos con énfasis arqueológico y paleoecológico. I. Gramíneas amazónicas de Colombia*. Biblioteca José Jerónimo Triana 31: 1–287. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Morcote-Ríos, G., Giraldo-Cañas, D., Raz, L.** (2025). Phytoliths of Amazonian grasses: diversity and applications. *Cinchonia*, 20, 18–58.
- Pedraza-Peñalosa, P., Betancur, J.** (2015) (onward). *Flora of Las Orquideas National Park: vascular plants of the Colombian Andes and Chocó*. The New York Botanical Garden, Bronx. <https://sweetgum.nybg.org/science/projects/orquideas/>
- Peterson, P. M., Giraldo-Cañas, D.** (2022). Géneros *Bouteloua*, *Chloris*, *Cynodon*, *Distichlis*, *Eleusine*, *Enneagopogon*, *Microchloa*, *Muhlenbergia*, *Munroa*, *Sporobolus*, *Trichoneura*. En: V. L. Finot (ed.), *Flora de Chile (Poaceae)*, volumen 6. Universidad de Concepción.
- Peterson, P. M., Sánchez Vega, I., Romaschenko, K., Giraldo-Cañas, D., Refulio Rodríguez, N. F.** (2018). Revision of *Muhlenbergia* (Poaceae, Chloridoideae, Cynodonteae, Muhlenbergiinae) in Peru: classification, phylogeny, and a new species, *M. romaschenkoi*. *PhytoKeys*, 114, 123–206. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.114.28799>
- Ruiz-Sánchez, E., Tyrrell, C. D., Londoño, X., Oliveira, R. P., Clark, L. G.** (2021). Diversity, distribution, and classification of Neotropical woody bamboos (Poaceae: Bambusoideae) in the 21st century. *Botanical Sciences*, 99, 198–228. doi: 10.17129/botsci.2722
- Snow, N., Peterson, P. M., Giraldo-Cañas, D.** (2022). Género *Diplachne*. En: V. L. Finot (ed.), *Flora de Chile (Poaceae)*, volumen 6. Universidad de Concepción.
- Sosef, M. S. M., Degreef, J., Engledow, H., Meerts, P.** (2021). *Clasificación botánica y nomenclatura, una introducción*. Meise Botanic Garden.
- Thiers, B.** (2025). *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <https://sweetgum.nybg.org/ih/>
- IUCN.** (2022). *Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria*. Version 15.1. Prepared by the Standards and Petitions Committee. <https://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>.
- Viana, P. L., Filgueiras, T. S.** (2014). Three new species of *Aulonemia* (Poaceae: Bambusoideae) from the Brazilian Atlantic rainforest. *Phytotaxa*, 156, 235–249. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.156.4.6>
- Wiens, J. J., Servedio, M. R.** (2000). Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267, 631–636. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1049>