

Revista Peruana de Biología

ISSN: 1561-0837

Iromeroc@unmsm.edu.pe

Universidad Nacional Mayor de San Marcos
Perú

Salinas, Letty; Arana, César; Suni, Mery
El néctar de especies de Puya como recurso para picaflores Altoandinos de Ancash, Perú
Revista Peruana de Biología, vol. 14, núm. 1, agosto, 2007, pp. 129-134
Universidad Nacional Mayor de San Marcos
Lima, Perú

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=195018583022>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

El néctar de especies de *Puya* como recurso para picaflores Altoandinos de Ancash, Perú

Nectar of *Puya* species like resource for high Andean hummingbirds of Ancash, Peru

Letty Salinas¹; César Arana² y Mery Suni³

¹ Departamento de Ornitología, Museo de Historia Natural e Instituto de Investigación de Ciencias Biológicas Antonio Raimondi, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Apartado 14-0434, Lima 14, Perú.

Email Letty Salinas: lsalinass@unmsm.edu.pe

² Departamento de Ecología, Museo de Historia Natural e Instituto de Investigación de Ciencias Biológicas Antonio Raimondi, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

³ Laboratorio de Fisiología Vegetal, Instituto de Investigación de Ciencias Biológicas Antonio Raimondi, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Presentado: 12/06/2006
Aceptado: 18/12/2006

Resumen

En la región altoandina de Ancash la mayor diversidad de flores ornitófilas se encuentran en ambientes de matorral, en contraste a roquedales y pajonales, en los que encontramos rodales de bromelias del género *Puya*, cuyo néctar podría constituir un importante recurso para picaflores altoandinos en estos tipos de ambiente. Para documentar esta hipótesis, entre el 2004 y el 2005 se realizaron un total de 264 horas de observación de picaflores de dos rodales de *Puya*, ubicados encima de los 3000 m de altitud. El primer rodal fue de *Puya raimondii* en un pajonal del Parque Nacional Huascarán (9°39' S—77°13' W), el segundo fue de *Puya rauhii* en roquedales del Callejón de Conchucos (8°10' S—77°52' W). La frecuencia de visita de los picaflores a las inflorescencias de *Puya* fue evaluada desde 10 puntos fijos de observación, además capturas con redes de niebla permitieron identificar el polen de su pico y frente. En *P. raimondii* se identificaron cuatro especies de Trochilidae alimentándose de su néctar (*Oreotrochilus stolzmanni*, *Patagona gigas*, *Aglaeactis cupripennis* y *Metallura phoebe*), siendo *O. stolzmanni* la especie más frecuentemente avistada (60%). El 80% de las muestras de polen obtenidas de estos picaflores correspondían a *P. raimondii*. En el rodal de *Puya rauhii* se identificaron diez especies de Trochilidae (*Colibri coruscans*, *Oreotrochilus stolzmanni*, *Patagona gigas*, *Aglaeactis cupripennis*, *Coeligena iris*, *Chalcostigma stanleyi*, *Lesbia nuna*, *Myrtis fanny*, *Metallura phoebe* y *Metallura tyrianthina*), siendo las especies con mayores avistamientos *M. phoebe* (26%), *C. coruscans* (21%) y *P. gigas* (17%). El 31% de las muestras de polen obtenidas de estos picaflores correspondían a *Puya*. Las especies altoandinas de *Puya* proporcionan un importante recurso alimenticio para picaflores, en especial para los de grandes altitudes donde la diversidad de plantas disminuye.

Palabras clave: Trochilidae, *Puya*, Andes, Perú, Polinización.

Abstract

In the high Andean region of Ancash the greatest diversity of flowers ornithophilous is in shrublands, in contrast to rocky areas and grasslands, in those that we find stands of bromelias of the genera *Puya* whose nectar could constitute an important resource for high Andean hummingbirds in these habitat types. To document this hypothesis, during 2004–2005, in 264 hours of observation, were evaluated the hummingbirds of two stands of *Puya* above the 3000 m of altitude. The first stand was of *Puya raimondii* in a grassland of the Huascarán National Park (9°39' S—77°13' W), the second was of *Puya rauhii* in rocky areas of the Conchucos Valley (8°10' S—77°52' W). The frequency of visit of hummingbirds to the inflorescences of *Puya* was evaluated from 10 fixed points of observation, also captures with mist nets allowed to identify the pollen of their bill and front. In *P. raimondii* four species of Trochilidae were identified feeding of their nectar (*Oreotrochilus stolzmanni*, *Patagonia gigas*, *Aglaeactis cupripennis* and *Metallura phoebe*), being *O. stolzmanni* the frequently sighted species (60%). 80% of the obtained samples of pollen of these hummingbirds corresponded *P. raimondii*. In the rodal of *Puya rauhii* was identified ten species of Trochilidae (*Colibri coruscans*, *Oreotrochilus stolzmanni*, *Patagonia gigas*, *Aglaeactis cupripennis*, *Coeligena iris*, *Chalcostigma stanleyi*, *Lesbia nuna*, *Myrtis fanny*, *Metallura phoebe* and *M. tyrianthina*), being the species with more sightings *M. phoebe* (26%), *C. coruscans* (21%) and *P. gigas* (17%). 31% of the obtained samples of pollen of these hummingbirds corresponded to *Puya*. The high Andean species of *Puya* provide an important nutritious resource for hummingbirds, especially for those of high altitudes where the diversity of plants diminishes.

Keywords: Trochilidae, *Puya*, Andes, Peru, Pollination.

Introducción

En la mayoría de biomas tropicales, las aves juegan un importante rol en la reproducción de las especies de plantas, actuando como dispersores de semillas o polinizadores (Snow, 1981). Estudios sobre interacciones entre flores ornitófilas y sus polinizadores han ayudado a elucidar patrones tanto ecológicos como evolutivos (Wolf et al., 1976; Grant, 1994). Las flores ornitófilas presentan un síndrome que incluye varias características que las hacen atractivas para las aves nectarívoras: Colores rojo, naranja o amarillo; cantidades grandes de néctar; ausencia de

marcas para insectos; ausencia de olor; corola tubular y refuerzos que protegen la corola de picos fuertes (Faegri & Van der Pijl, 1980).

Muchas de las investigaciones sobre polinización por aves han sido llevadas a cabo en bosques Neotropicales (Feinsinger, 1987; Snow & Snow, 1980; Stiles, 1981), quedando muchas interrogantes sobre lo que sucede en otras formaciones vegetales de estas latitudes. En la región altoandina en general y particularmente en el departamento de Ancash registramos que la mayor diversidad de flores ornitófilas se encuentran en ambientes de matorral los

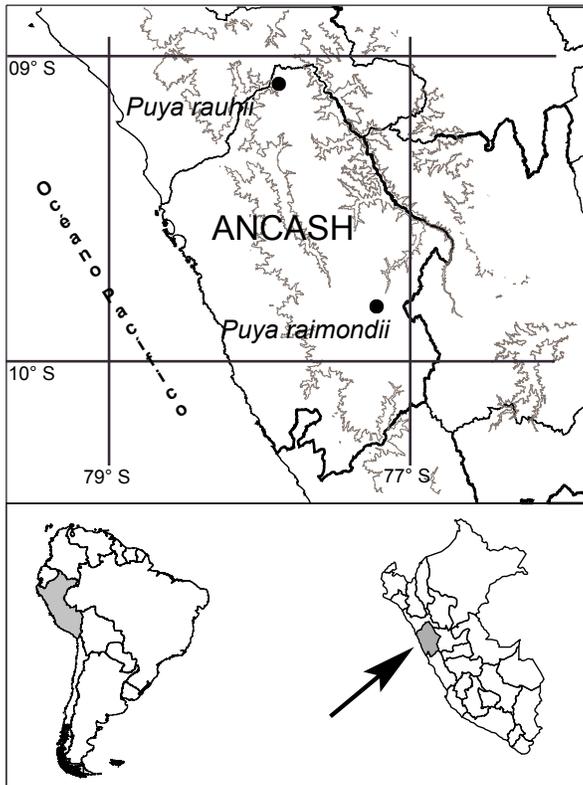
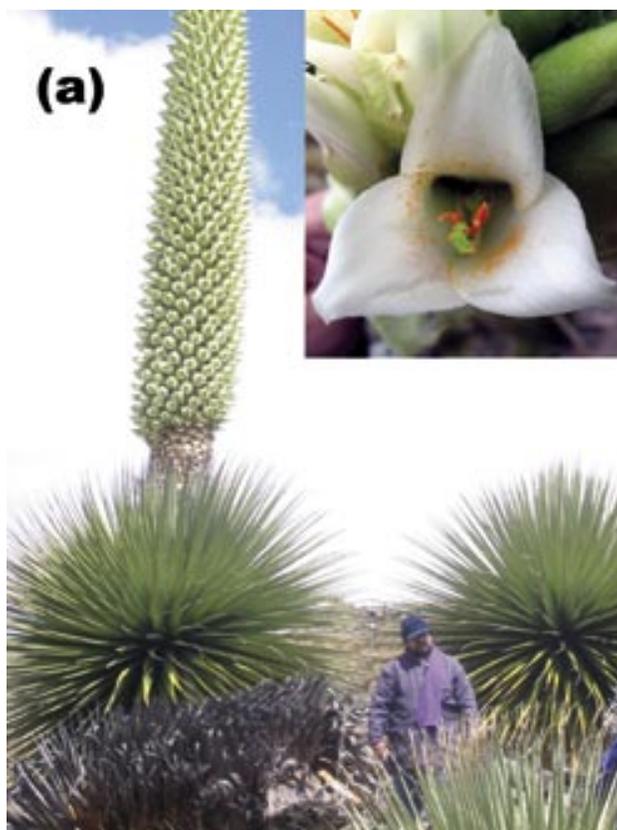


Figura 1. Mapa con la ubicación de los dos rodales de *Puya* evaluados en el presente estudio. Línea de altitud de 3000 m.

ocurre en roquedales y pajonales ubicados en mayores altitudes, donde no abunda este tipo de flor. Las Poaceae y Asteraceae dominantes (en abundancia y diversidad) en las grandes alturas de los Andes (Smith, 1988; Young & Cano, 1994; Young et al., 1997; Weberbauer, 1945) presentan flores con autopolinización o con otros agentes de polinización como insectos o el viento. Sin embargo, en estos ambientes de grandes altitudes, encontramos a manera de “parches”, poblaciones (“rodales”) de *Puya*, cuyas flores presentan características ornitófilas. Como consecuencia, el néctar de sus flores probablemente se constituye en un importante recurso para las especies altoandinas de la familia Trochilidae (“picaflores”), la principal familia de aves nectarívoras del Neotrópico (Schuchmann, 1999).



Figura 3. *Oreotrochilus stolzmanni*, el picaflor avistado con mayor frecuencia alimentándose del néctar de *Puya raimondii*. Ejemplar macho.



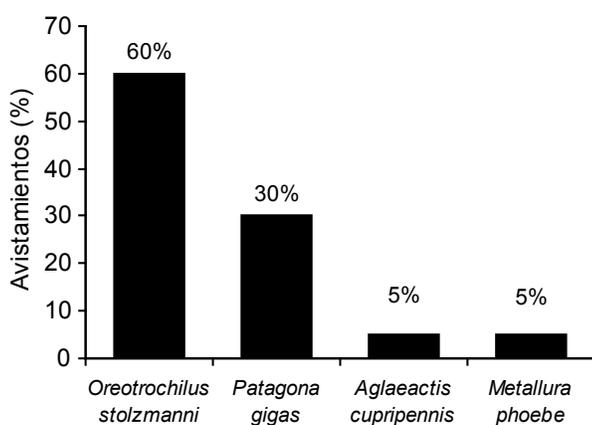


Figura 4. Porcentaje de avistamientos de picaflores alimentándose de la flor de *Puya raimondii* en el Parque Nacional Huascarán.

Con la finalidad de documentar la hipótesis de que las flores de las especies de *Puya* son importantes para los nectarívoros de grandes alturas en los Andes, se realizaron observaciones de picaflores en dos rodales de *Puya* ubicados por encima de los 3000 m de altitud, en el departamento de Ancash, Perú.

Material y métodos

Área de estudio

El primer rodal fue de *Puya raimondii* Harms en un pajonal del Parque Nacional Huascarán (9°39' S—77°13' W), evaluado en octubre de 2004 (en total 110 horas de observación); mientras que el segundo fue de *Puya raubii* L. B. Smith en roquedales del Callejón de Conchucos (8°10' S—77°52' W) en agosto de 2004 y abril de 2005 (con un total de 154 horas de observación) (Fig. 1).

El rodal de *Puya raimondii* del Parque Nacional Huascarán es uno de los más extensos del país y se encuentra alrededor de los 4200 m de altitud en el sector Carpa del Parque. *Puya raimondii* (Fig. 2a) es una especie paquicaule, que alcanza los 2,5 m de altura de su parte vegetativa y con una inflorescencia de 5,5 a 7,5 m de altura, la cual contiene varios miles de flores de color amarillo pálido, que alcanzan 6,1 cm de longitud máxima y que contiene un néctar cuyo color varía de lila-carmín, en la antesis, hasta marrón oscuro. La floración no ocurre simultáneamente en toda la inflorescencia, sino que empieza en la parte inferior de la misma, terminando en el ápice en un periodo que puede durar varias

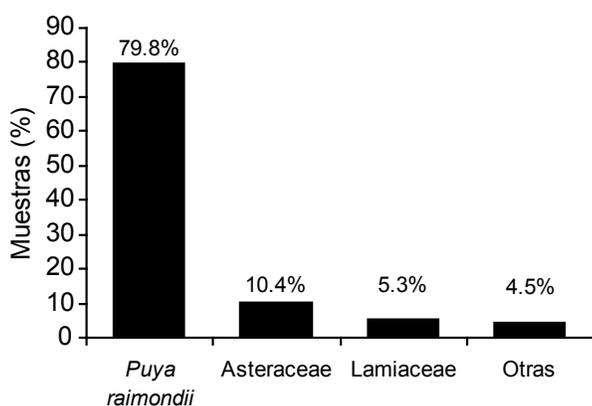


Figura 5. Porcentaje de muestras (láminas con cinta adhesiva) de picafloras por especie de polen, en el rodal de *Puya*

semanas. Esta especie de *Puya* presenta semelparismo de manera que el individuo muere al fructificar. El lapso de tiempo entre el establecimiento como plántula hasta la floración y posterior deceso puede durar más de cuarenta años (Rivera, 1985).

El rodal de *Puya raubii* se encuentra localizado en las cercanías del pueblo de Pampas (Callejón de Conchucos) alrededor de los 3600 m de altitud en la ladera rocosa de un cerro, cerca del cual se encuentra un matorral poco denso. *P. raubii* (Fig. 2b) es una planta que alcanza una altura entre los 1,5 y 2 m, con una inflorescencia de más de 1 m de largo, la cual incluye alrededor de 120 flores en total. Las flores son de color amarillo verdoso y alcanzan los 4 cm de largo, con néctar transparente. Al igual que *P. raimondii*, esta especie no tiene una floración simultánea; sin embargo – al contrario de la anterior – presenta iteroparí produciendo estacionalmente flores en largo ejes florales.

Diseño de observaciones

Se establecieron diez puntos fijos de observación de las plantas de *Puya* en flor en cada rodal, para determinar la frecuencia de visitas de los picaflores. Adicionalmente, se realizaron capturas de aves con redes de niebla y se extrajo polen de éstas antes de liberarlas. Para obtener las muestras de polen de las aves, se colocó un trozo limpio de cinta adhesiva transparente en el pico, frente y/o garganta de éstas y luego esta cinta fue colocada en una lámina portaobjeto. Las muestras de polen contenidas en las láminas fueron contrastadas con muestras de polen extraídas de las plantas en floración en el área de estudio, incluyendo especies de las familias Asteraceae, Lamiaceae, Loasaceae, Gentianaceae, Alstroemeriaceae y Passifloraceae entre las principales. Para el análisis de frecuencias se contaron los granos de polen presentes en tres campos visuales por lámina montada en el campo.

Resultados

Picaflores del rodal de *Puya raimondii*

En el rodal de *Puya raimondii* del Parque Nacional Huascarán, cuatro especies de Trochilidae fueron avistadas. El total de estas especies se observaron alimentándose del néctar de *P. raimondii*, siendo: *Oreotrochilus stolzmanni*, *Patagona gigas*, *Aglaeactis cupripennis* y *Metallura phoebe* (Anexo 1).

De estas cuatro especies de Trochilidae, *Oreotrochilus stolzmanni* “estrella cabeciverde” (Fig. 3) fue la más frecuentemente avistada alimentándose del néctar de *Puya* (60% de 2420 avistamientos, Fig. 4).

Del total de granos de polen observados en las muestras extraídas de picos y cabezas de los picaflores capturados, el 80% fueron de *Puya raimondii* (Fig. 5). Lo que demuestra la importancia de esta planta como fuente de alimento para los picaflores y el rol de éstos como transportadores de los granos de polen para esta especie de *Puya*.

Picaflores del rodal de *Puya raubii*

Durante la evaluación en el rodal de *Puya raubii* del Callejón de Conchucos se identificaron diez especies de Trochilidae: *Colibri coruscans*, *Oreotrochilus stolzmanni*, *Patagona gigas*, *Aglaeactis cupripennis*, *Coeligena iris*, *Chalcostigma stanleyi*, *Lesbia nuna*, *Myrtis fanny*, *Metallura phoebe* y *Metallura tyrianthina* (Anexo 1). Lo que muestra una mayor riqueza de esta familia en comparación con el rodal de *P. raimondii*. Esto se debe probablemente

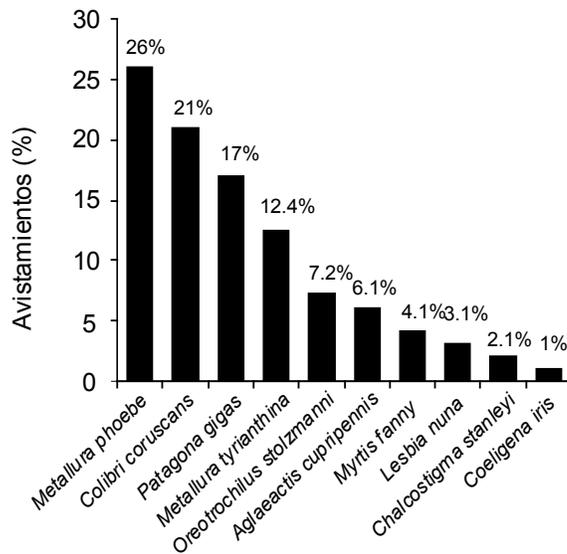


Figura 6. Porcentaje de avistamientos de picaflores alimentándose de la flor de *Puya rauhii* en el Callejón de Conchucos.

presencia cercana de matorrales con especies de plantas con flores ornitófilas. En esta altitud, el extenso rodal de *P. rauhii* se mostró dominado por pastos (Poaceae) con flores anemófilas, siendo potencialmente las flores de *Puya* el recurso más atractivo para los picaflores.

Las especies de picaflores con mayores frecuencias de avistamiento alimentándose de las flores de *Puya rauhii* fueron: *Metallura phoebe* (26%), *Colibri coruscans* (21%) y *Patagona gigas* (17%) (Fig. 6).

Del total de granos de polen de las muestras obtenidas de los picos y cabezas de estos picaflores sólo el 31% correspondieron a *Puya rauhii* (Fig. 7), lo que refleja la mayor diversidad de flores ornitófilas presentes en el área. Sin embargo, debido a que cerca de un tercio de las muestras tuvieron polen de *Puya*, esta bromelia se muestra como un recurso importante para los picaflores.

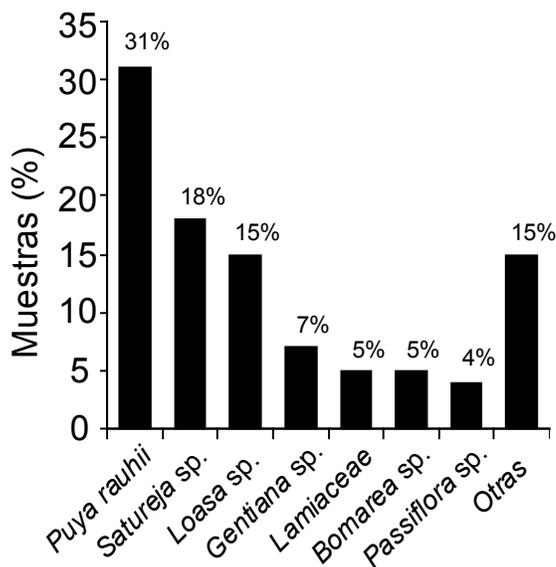


Figura 7. Porcentaje de muestras (láminas) de picaflores por

Discusión

Además de los Trochilidae señalados anteriormente, dos especies más de aves se alimentan del néctar de *Puya* en los dos sitios de estudio: *Diglossa brunneiventris* (Emberizidae) y *Conirostrum cinereum* (Thraupidae), las cuales son “ladrones” de néctar, pues extraen el mismo sin contribuir en la polinización, al romper la base de la corola con sus picos y no estar en contacto con los estambres.

Registramos en el rodal de *Puya raimondii* del Parque Nacional Huascarán, cuatro especies de aves que se alimentan de tépalos y estambres: *Zonotrichia capensis*, *Phrygilus plebejus*, *Ph. punensis* y *Ph. unicolor* (Emberizidae). Estas observaciones muestran que estas aves afectan la reproducción de *P. raimondii*, pues no permiten la maduración de los estambres. Las flores de la enorme inflorescencia se convierten así en un recurso aprovechado de manera oportunista por estos emberizidos.

Probablemente, al contrario de lo encontrado en otros estudios donde una coevolución difusa es considerada importante entre picaflores y sus flores (Cotton, 1998; Mendonça & dos Anjos, 2005; Snow & Snow, 1980), al parecer en el caso de *P. raimondii* y sus polinizadores no existen procesos coevolutivos debido a la alta variación interanual en la floración de esta especie, presentándose con frecuencia muchos años sin que una sola planta desarrolle inflorescencia (siendo un recurso impredecible). En el caso de *P. rauhii* debido a su floración anual, podría encontrarse procesos coevolutivos. Sin embargo, los picaflores que hacen uso de sus flores, en los distantes parches en los que se distribuyen, parecen ser oportunistas, ya que también utilizan las zonas arbustivas adyacentes donde se encuentra una mayor variedad de especies con flores ornitófilas.

Los rangos de tamaño corporal y de longitud del pico de los picaflores registrados alimentándose de las flores de *Puya* son muy amplios (Fig. 8), lo cual muestra que en este caso el acceso al néctar es posible gracias a la amplitud de la corola de ambas especies de *Puya*. Esto es contrario a lo observado en flores cuyas corolas son tubulares y de pétalos fusionados, donde un factor de gran importancia como limitante al acceso del néctar es la longitud

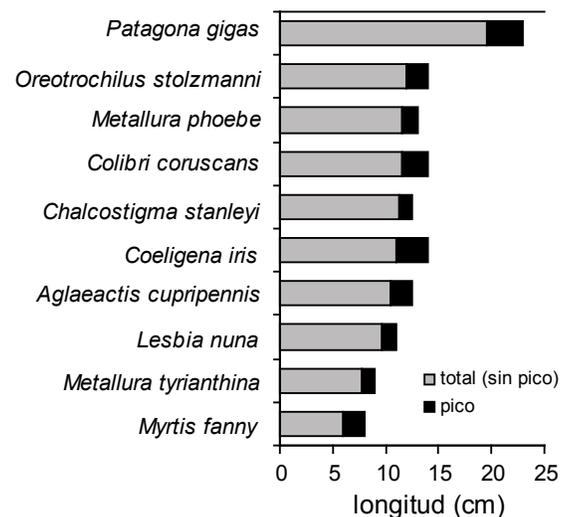


Figura 8. Longitudes totales y de pico de las diez especies de picaflores registradas utilizando el néctar de las flores de

del pico de los picafloros (Buzato et al., 2000). Esta forma de la flor podría interpretarse como una estrategia de *Puya* para contar con el mayor número posible de agentes polinizadores.

Las grandes alturas se caracterizan principalmente por la escasez de oxígeno en la atmósfera y las bajas temperaturas ambientales, los picafloros que habitan más de 3000 m de altitud requerirían de un importante aporte de calorías para mantener su homeóstasis, lo que exigiría no sólo importantes volúmenes de néctar sino también altas calidades de azúcares. Hasta el momento no tenemos datos sobre la cantidad y calidad del néctar de estas especies de *Puya* pero es necesario generar este conocimiento para llegar a una mayor comprensión de la importancia de este recurso para el gremio nectarívoro altoandino. Por otro lado, aun queda pendiente la documentación de la importancia de los picafloros en la reproducción de las especies de *Puya*, siendo necesario plantear análisis de variabilidad génica en estos rodales, así como experimentos de autofecundación y fecundación cruzada.

El encontrar que las flores de las especies de *Puya* son importantes para la comunidad de picafloros altoandinos como fuente de alimento, refuerza lo encontrado por numerosos estudios en el Neotrópico que muestran la importancia de las especies de Bromeliaceae como recurso para picafloros. Esta relación fuente de néctar-polinizador, al parecer se debe al origen histórico en común entre Bromeliaceae y Trochilidae, teniendo ambas familias contacto desde el Terciario temprano (Buzato et al., 2000).

La existencia de relaciones de interdependencia entre flores y polinizadores en la región evaluada, muestra la importancia de considerar en los esfuerzos de conservación de la biodiversidad altoandina éstas relaciones que ya han sido consideradas como un factor clave en el éxito de la conservación de la biodiversidad en otras regiones del mundo (Nabhan & Fleming, 1993; Meffe & Carroll, 1997). En nuestro caso, la quema de rodales de *Puya* (para proteger al ganado de daños por las espinas foliares) estaría eliminando un recurso clave para la comunidad de picafloros altoandinos, lo que a su vez generaría una reacción en cadena afectando otras especies de plantas con flores ornitófilas.

La interdependencia entre estos taxa, se hace de especial interés en el caso de *Metallura phoebe* "colibrí negro", una especie de picaflor endémica de los Andes del Perú, desde Cajamarca a Tacna; así como para *Puya raubii* endémica de los Andes norte del Perú (Ancash), y *Puya raimondii* una especie endémica de la región altoandina de Perú y Bolivia, que es considerada "en peligro" según la legislación nacional peruana vigente (D.S. 043-2006-AG; Ministerio de Agricultura, 2006).

Agradecimientos

El estudio fue parcialmente financiado por el Fondo de Desarrollo Universitario (FEDU) de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Agradecemos al Parque Nacional Huascarán y al INRENA por las facilidades brindadas y hacer posible la ejecución del trabajo de campo.

Literatura citada

- Buzato S., M. Sazima & I. Sazima. 2000. Hummingbird-Pollinated Floras at Three Atlantic Forest Sites. *Biotropica* 32:824-841.
- Clements J.F. & N. Shany. 2001. A Field Guide to the Birds of Peru. Ibis Publishing Company, California.
- Cotton P.A. 1998. Coevolution in an Amazonian hummingbird-plant community. *Ibis* 140:639-646.
- Faegri K. & L. Van der Pijl. 1980. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford. 244 pp.
- Feinsinger P. 1987. Approaches to nectarivore-plant interactions in the New World. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:285-319.
- Grant V. 1994. Historical development of ornithophily in the western North American flora. *Proceedings of National Academy of Science of USA* 91: 10407-10411.
- Meffe G.K. & C. R. Carroll. 1997. Principles of conservation biology. 2nd edition. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Mendonça L.B. & L. dos Anjos. 2005. Beija-flores (Aves-Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana do Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22:51-59.
- Ministerio de Agricultura. 2006. Decreto Supremo No. 043-2006-AG. EL PERUANO Pp. 323527-323539.
- Nabhan G.P. & T. Fleming. 1993. The conservation of mutualisms. *Conservation Biology* 7: 457-459.
- Rivera C. A. 1985. *Puya raimondii* Harms. *Boletín de Lima* 38: 85-89.
- Schuchmann K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). In: J. del Hoyo, A. Elliott, & J. Sargatal (eds.) *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 5. Lynx Edicions, Barcelona.
- Smith, D. N. 1988. Flora and Vegetation of the Huascarán National Park, Ancash, Peru, with Preliminary Taxonomic Studies for a Manual of the Flora. Ph.D. Thesis, Iowa State University, Ames. 281 pp.
- Snow D.W. 1981. Coevolution of birds and plants. In: P.L. Forey (ed.) *The evolving biosphere*. Part II. Coexistence and coevolution. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 169-178.
- Snow D.W. & B.K. Snow. 1980. Relationship between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoological Series)* 38:105-139.
- Stiles F.G. 1981. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 68:323-351.
- Weberbauer A. 1945. *El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos*. Ministerio de Agricultura, Lima. 776 pp.
- Wolf L.L., F.G. Stiles & F.R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 32:349-379.
- Young K.R. & A. Cano. 1994. Aporte Florístico de la Puna del Parque Nacional del Manu, Perú. *Boletín de Lima*, 16: 381-393.
- Young K.R., B. Leon, A. Cano, & O. Herrera-MacBryde. 1997. Peruvian Puna Peru. In: S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A.C. Hamilton (eds.) *Centres of plant diversity: A guide and strategy for their Conservation*, Vol. 3. The America. IUCN, WWF, Oxford, U.K.

ANEXO 1

Lista de especies de picaflores (Trochilidae) observadas alimentándose del néctar de las dos especies de *Puya*.

Especie	Nombre común	Nombre inglés	Rodal de <i>Puya raimondii</i>	Rodal de <i>Puya rauhii</i>
<i>Colibri coruscans</i> (Gould, 1846)	Orejivioleta Ventriazul	Sparkling Violetear		X
<i>Oreotrochilus stolzmanni</i> Salvin, 1895	Estrella Ca- beciverde	Green-headed Hill- star	X	X
<i>Patagona gigas</i> (Vieillot, 1824)	Colibrí Gigante	Giant Hummingbird	X	X
<i>Aglaeactis cupripennis</i> (Bourcier, 1843)	Rayo-de-Sol Brillante	Shining Sunbeam	X	X
<i>Coeligena iris</i> (Gould, 1854)	Inca Arcoiris	Rainbow Starfrontlet		X
<i>Lesbia nuna</i> (Lesson, 1832)	Colacintillo colilargo verde	Green-tailed Train- bearer		X
<i>Metallura tyrianthina</i> (Loddiges, 1832)	Colibrí Tiro	Tyrian Metaltail		X
<i>Metallura phoebe</i> (Lesson & Delattre, 1839)	Colibrí Negro	Black Metaltail	X	X
<i>Chalcostigma stanleyi</i> (Bourcier, 1851)	Picoespina Dorsiazul	Blue-mantled Thorn- bill		X
<i>Myrtis fanny</i> (Lesson, 1838)	Estrellita Col- laripúrpura	Purple-collared Woodstar		X

(Orden taxonómico y nombres comunes según: Clements & Shany, 2001)