

**Contribution à la systématique
des *Prochilodus boliviens*
(Pisces, Characiformes, Prochilodidae)**

Gérard LOUBENS (1), Laurent LAUZANNE (2),
Jacques GÉRY (3)

RÉSUMÉ

Quatre-vingt-huit spécimens du genre néotropical de poissons characiformes *Prochilodus* Agassiz, récoltés en Bolivie, ont été étudiés. L'évaluation de caractères taxonomiques classiques ainsi que la structure des dents labiales et une analyse multivariée (analyse en composantes principales) ont permis de dégager un certain nombre de caractères discriminants, ce qui a abouti à la reconnaissance de cinq espèces : *P. nigricans* (rios Mamoré et Beni), aff. *nigricans* (rio San Juanito), *labeo* sp. n. (Andes), *lineatus* (rio Pilcomayo) et une espèce non décrite du rio Itenez. Après quelques considérations sur les localités de récoltes, la taxonomie du genre et l'utilisation de l'analyse multivariée, les espèces sont décrites et discutées. Une clé de détermination artificielle est donnée à la fin.

MOTS CLÉS : Taxonomie — Ostariophysi — Characiformes — *Prochilodus labeo* — *Species nova* — Région néotropicale — Bolivie — Biométrie — Analyse en composantes principales.

ABSTRACT

CONTRIBUTION TO THE BOLIVIAN *PROCHILODUS* (PISCES, CHARACIFORMES, PROCHILODIDAE) SYSTEMATICS

Eighty eight bolivian specimens of the neotropical characiform genus *Prochilodus* Agassiz were examined. Using classical taxonomic characters, the structure of the teeth and principal components analysis, five species including an undescribed one could be recognized : *P. nigricans* (rios Mamore and Beni), aff. *nigricans* (rio San Juanito), *labeo* sp. n. (Andes), *lineatus* (rio Pilcomayo) and a species from rio Itenez. After some discussion of the collecting localities, the taxonomy of the genus, and the utility of multivariate analysis, the species are described and critically discussed. An artificial key to the species is provided.

KEY WORDS : Taxonomy — Ostariophysi — Characiformes — *Prochilodus labeo* — *Species nova* — Neotropical region — Bolivia — Biometry — Principal component analysis.

(1) 12, rue de l'Espérance, 33400 Talence et Cemagref, Groupement de Bordeaux, BP 3 Gazinet, 33610 Cestas, France.
(2) ORSTOM (Hydrobiologie), BP 165, 97323 Cayenne cedex, Guyane française.
(3) Chemin du Plantier, 24200 Sarlat, France.

RESUMEN

CONTRIBUCIÓN A LA SISTEMÁTICA DE LOS *PROCHILODUS* BOLIVIANOS (*PISCES*, CHARACIFORMES, *PROCHILODIDAE*)

Ochenta y ocho especímenes del género tropical de peces characiformes *Prochilodus* Agassiz, recogidos en Bolivia, fueron estudiados. La evaluación de los caracteres taxonómicos clásicos, así que la estructura de los dientes labiales y un análisis en componentes principales permitieron realizar unos caracteres discriminantes, lo que llevó al reconocimiento de cinco especies: *P. nigricans* (ríos Mamore y Beni), aff. *nigricans* (río San Juanito), *labeo* sp. n. (Andes), *lineatus* (río Pilcomayo) y una especie no descrita del río Itenez. Después de algunas consideraciones sobre las localidades de pesca, la taxonomía del género y la utilización del análisis en componentes principales viene la descripción y la discusión de las especies. Se propone al final una clave artificial de determinación.

PALABRAS CLAVES: Taxonomía — Ostariophysi — Characiformes — *Prochilodus labeo* — *Species nova* — Región neotropical — Bolivia — Biometría — Análisis en componentes principales.

INTRODUCTION

Le genre *Prochilodus* Agassiz, 1829, constitue un élément capital de la faune ichthyologique sud-américaine, à la fois par l'abondance des populations que forment la plupart des espèces, et par la place remarquable qu'elles occupent dans les réseaux trophiques. Ces poissons font partie, en effet, du groupe des détritivores, dont l'importance dans les écosystèmes tropicaux apparaît de plus en plus clairement.

Cependant, la systématique du genre est difficile et n'a donné lieu qu'à un petit nombre de travaux. En Bolivie en particulier, le genre n'est connu qu'à travers quelques citations dans des ouvrages généraux ou des listes d'espèces.

Ce travail s'efforce de combler, au moins en partie, cette lacune, mais l'absence de matériel de référence concernant les deux espèces les plus importantes, dont les types sont perdus, rend ses conclusions provisoires.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. Cadre géographique et taxinomique

1.1.1. GÉOGRAPHIE (fig. 1)

Les *Prochilodus* examinés ont été recueillis au cours des prospections ichthyologiques effectuées de 1981 à 1986 dans le cadre de l'accord ORSTOM-Cordebene-UTB. Les régions d'origine des échantillons sont les suivantes.

Bassin du Mamoré

Région de Trinidad (RT), dans la plaine centrale du Béni (Llanos de Mojos). C'est une zone de savane entrecoupée par les galeries forestières des cours d'eau.

San Juanito (SJ), petite rivière située dans les premiers contreforts andins, contribuant à former le haut Maniqui (bassin du rio Yacuma).

Région du Chaparé, dans la cordillère orientale, avec deux localités, Villa Tunari (VT), à 350 m environ d'altitude, où se forme le rio Chaparé par l'union des rios Espiritu Santo et San Mateo; et le confluent du rio Chaparé et du rio Coni (CC), plus en aval, à la limite des Andes.

Bassin du rio Béni

San Miguel de Huachi (SMH), à 500 m d'altitude dans les Andes, où se forme l'Alto Béni par l'union des rios Boopi et Cotacajes.

Le bas Madre de Dios (MD), près de son confluent avec le rio Béni à Riberalta, région de basses collines couvertes de forêts.

Bassin du Paraná-Paraguay

Villa Montes (VM), sur le rio Pilcomayo, au pied des Andes.

Bassin du rio Itenez (ou Guaporé)

Biefs de l'Itenez (I), en aval de Costa Marquez, entre les embouchures des rios Blanco et Machupo.

La liste détaillée des individus examinés figure avec la description des espèces. Les poissons sont déposés au Muséum national d'histoire naturelle de Paris (MNHN), et quelques exemplaires au Muséum d'histoire naturelle de Genève, Suisse (MHNG) ou dans la collection de l'un d'entre nous (J. GÉRY).

1.1.2. TAXINOMIE

Rappelons que le genre *Prochilodus* Agassiz, in *Spix et Agassiz, 1829*, a pour espèce type *Prochilodus argenteus* Agassiz (*Spix* pour certains auteurs), décrite dans la même publication, par désignation de EIGENMANN, 1910; une deuxième espèce a été décrite en même temps, *P. nigricans*. Les types de ces deux espèces ont malheureusement été détruits, mais le genre est bien défini par les caractères de son

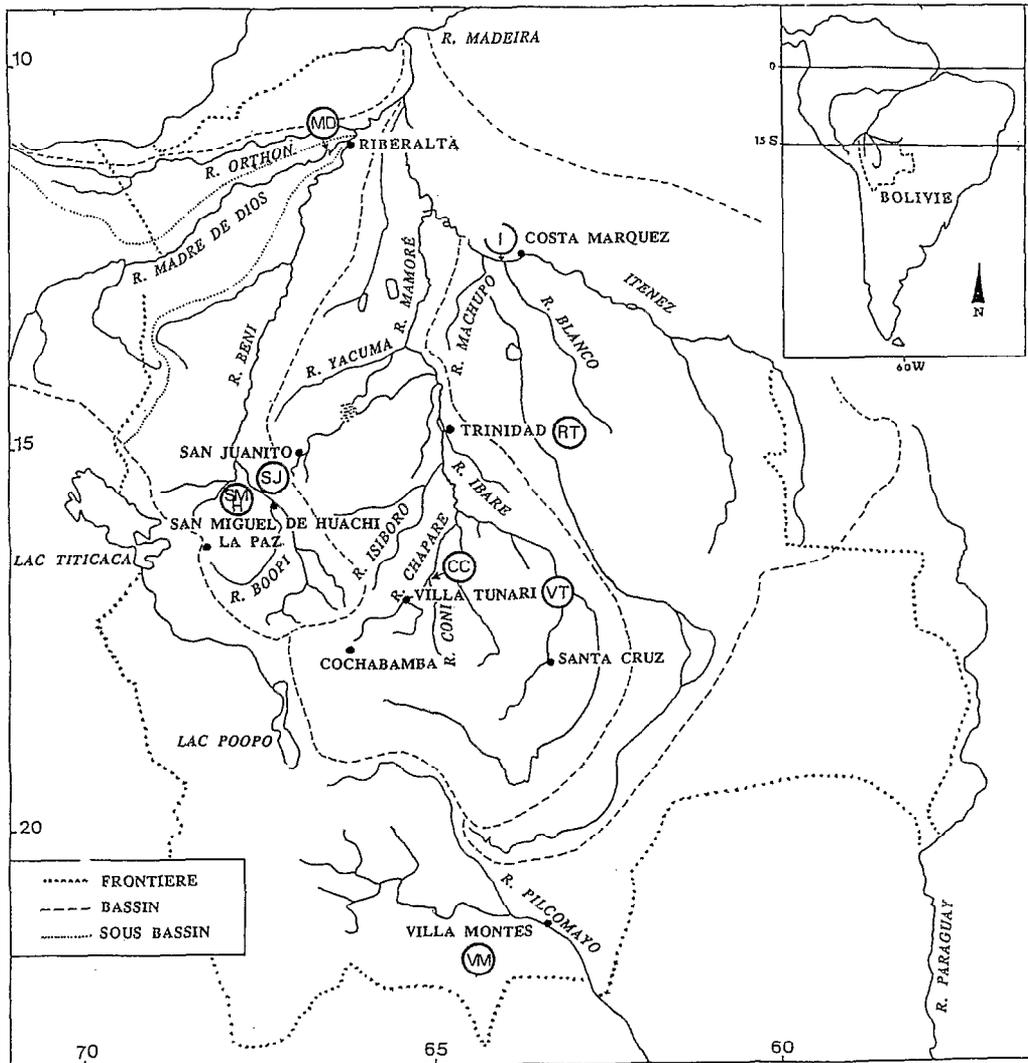


FIG. 1. — Carte de situation des échantillons de *Prochilodus* récoltés.
Prochilodus sampling stations.

MD, Madre de Dios; I, Itenez; RT, région de Trinidad; SJ, rio San Juanito; SMH, San Miguel de Huachi; VT, Villa Tunari; CC, confluent du rio Chaparé et du rio Coni; VM, Villa Montés.

espèce type, abondante dans le rio São Francisco (elle est parfois citée sous le nom de *Prochilodus marggravii*, un nom qui a été supprimé en 1966 par la Commission internationale de la nomenclature zoologique).

Le genre a été divisé par des travaux ultérieurs en (1) *Prochilodus*, (2) *Ichthyoelephas* Posada Arango, 1909, espèce type *I. patalo* Posada Arango = *longirostris* Steindachner, 1879 et (3) *Semaprochilodus* Fowler, 1940, type *S. squamilentus* Fowler.

Ces trois genres se reconnaissent ainsi, selon MAGO LECCIA (1972) et GÉRY (1978) :

a. Écailles de la ligne postdorsale, entre dorsale et adipeuse, normales, en une rangée médiane peu régulière; écailles des flancs cyclo-cténoïdes chez l'adulte (épine prédorsale fourchue; caudale sans barres apparentes, mais souvent des rangées de points formant des lignes sinueuses).

Prochilodus

aa. Écailles de la rangée postdorsale médiane entre dorsale et adipeuse modifiées, allongées antéro-postérieurement, concaves et striées longitudinalement («présentant un pli ou allongement postérieur

caractéristique»), et formant une rangée médiane régulière; écailles cycloïdes ou au bord dentelé.

b. Épine prédorsale fourchue (généralement marquée d'un point noir comme chez *Prochilodus*?); caudale avec des barres bien apparentes, bien délimitées; bord des dents arrondi.

Semaprochilodus

bb. Épine prédorsale simple; caudale obscure, sans bandes; dents pointues.

Ichthyocephas

Les caractères retenus par Mago Leccia ne permettent pas toujours une distinction univoque entre les trois genres: c'est ainsi que *Prochilodus brama* Valenciennes, 1849, a pu être mis dans le genre *Semaprochilodus* par Santos *et al.* (1984) grâce à l'étude d'un certain nombre de spécimens de toutes tailles provenant du même bassin que celui de la localité typique (São Juano das Duas Barras, Rio Tocantins), dont les individus jeunes, seuls, ont la caudale barrée. Or le type du Muséum national d'histoire naturelle, que nous avons revu (bien qu'il sorte du cadre de cette étude), ne montre aucune barre sur la caudale, et il est en cela bien conforme à la figure de CASTELNAU (1855). Sa région postdorsale, endommagée, ne permet pas une étude précise de la forme des écailles, mais une ou deux écailles pourraient bien montrer la modification signalée par MAGO LECCIA (1972). Il est donc possible que les barres disparaissent chez les très grands individus (le type a 295 mm de LS), comme le suggèrent SANTOS *et al.* (1984). Dans ces conditions, *P. brama* serait un *Semaprochilodus*. Bien que les espèces soient amazoniennes, nous n'avons pas rencontré ce genre en Bolivie.

Quant au genre *Ichthyocephas*, restreint au nord-est de l'Amérique du Sud, il est, lui aussi, assez mal caractérisé, l'allongement du museau n'a pas été retenu comme caractère par MAGO LECCIA (1972), car il existe aussi chez certains *Prochilodus*.

Toutes les espèces étudiées dans ce travail possèdent donc les caractères distinctifs externes habituellement accordés au genre *Prochilodus*: épine dorsale fourchue; écailles faitières entre la dorsale et l'adipeuse de forme normale; cténoïdie plus ou moins marquée; caudale pouvant présenter des taches noires, éventuellement plus ou moins alignées, mais pas de barres sombres bien tranchées comme les *Semaprochilodus*.

1.2. Caractères méristiques étudiés

Les comptes et mesures ont été faits par le même observateur pour réduire la variabilité due aux artefacts.

A, nombre de rayons ramifiés à l'anale. Généralement 2 rayons simples, parfois un troisième, minuscule.

BSP, nombre de branchiospines sur la moitié inférieure du premier arc branchial, y compris celle qui se trouve à l'articulation des deux moitiés d'arc.

C, nombre de rayons ramifiés de la caudale. Ceux-ci sont encadrés en haut et en bas par un grand rayon simple.

D, nombre de rayons ramifiés à la dorsale. Ces rayons sont précédés de deux rayons simples.

EAL, nombre de rangées d'écailles entre l'extrémité antérieure de l'anale et la ligne latérale. Caractère peu précis en raison de la présence de petites écailles disposées irrégulièrement autour et sur la base de l'anale.

EDL, nombre de rangées d'écailles entre l'extrémité antérieure de la dorsale et la ligne latérale.

ELL1, nombre d'écailles en ligne latérale sur le corps, caudale non comprise.

ELL2, nombre d'écailles percées sur la caudale.

ELL3, nombre total d'écailles en ligne latérale.

EPC, nombre minimal d'écailles autour du pédicule caudal.

EPD, nombre d'écailles en ligne prédorsale. Il y a souvent des irrégularités qui rendent ce compte difficile. Nous avons compté toutes les écailles traversées, en tout ou partie, par la ligne prédorsale.

EVL, nombre de rangées d'écailles entre l'extrémité antérieure (base) de la ventrale et la ligne latérale.

V, nombre de vertèbres, y compris l'urostyle compté pour 1 et les 4 vertèbres antérieures modifiées.

Dans la présentation des résultats, N désigne la fréquence, \bar{X} la moyenne, m la valeur minimale, M la valeur maximale et v, la variance.

1.3 Les caractères métriques

Les mesures sur les poissons ont été faites, sauf indication contraire, parallèlement ou verticalement à l'axe du corps. Certaines d'entre elles, peu usuelles, sont présentées dans la figure 2.

AX, longueur de l'écaille axillaire de la ventrale.

BA, longueur de la base de l'anale, en oblique.

BD, longueur de la base de la dorsale, en oblique.

DID, distance interdorsale.

DO, diamètre de l'œil, pris horizontalement entre les bords antérieur et postérieur de la paupière adipeuse (ni les bords de l'orbite, ni ceux du globe oculaire, ne sont visibles sans dissection).

HC, hauteur du corps.

HL, hauteur de la lèvre supérieure.

HPC, hauteur du pédicule caudal.

IC, distance intercommissurale.

IN, distance internarinaire.

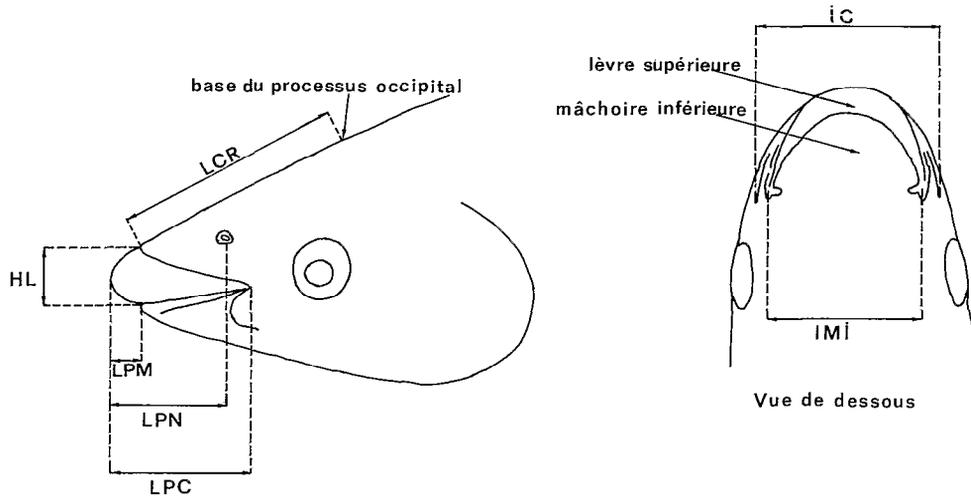


FIG. 2. — Schéma de quelques mesures peu courantes faites sur la tête des *Prochilodus*.
Some measurements on the head of *Prochilodus*.

- IO, distance interorbitaire.
- IMI, largeur de la mâchoire inférieure.
- IT, largeur de la tête (IT est très proche de l'épaisseur du corps dont la mesure est peu précise, et variable selon l'état de conservation du poisson).
- LCR, longueur du crâne, depuis la limite entre la lèvre supérieure et le crâne, jusqu'à la base du processus occipital.
- LD, longueur de la dorsale.
- LF, longueur à la fourche.
- LM, longueur du museau jusqu'au bord antérieur de la paupière adipeuse.
- LP, longueur de la pectorale.
- LPA, longueur préanale.
- LPA, longueur préadipeuse.
- LPC, longueur précommissurale.
- LPD, longueur prédorsale (l'extrémité antérieure de la dorsale est assimilée au centre du petit bourrelet adipeux noir logé dans la fourche de l'épine de la dorsale).
- LPM, longueur prémandibulaire (la mesure est assez délicate et peu précise, mais cependant utile pour la distinction des espèces).
- LPN, longueur préanale.
- LPP, longueur prépectorale. La base des nageoires pectorales, ventrales et anale est logée dans des fourreaux écailleux : on prend comme origine de ces nageoires l'extrémité antérieure de l'encoche formée par ces fourreaux.
- LPV, longueur préventrale.
- LS, longueur standard.

- LT, longueur de la tête jusqu'au bord postérieur osseux de l'opercule.
- LV, longueur de la ventrale.
- PC, longueur du pédicule caudal.

À partir de ces mesures, nous avons calculé une cinquantaine de rapports, exprimés en % d'une longueur de référence (LS, LT ou HC le plus souvent), pour les différentes parties du corps des poissons. Les valeurs moyennes de chaque rapport pour les différents échantillons ont été ensuite comparées statistiquement (test t).

Beaucoup de ces rapports ne présentant pas de variations significatives selon les échantillons, ont été laissés de côté. Il s'agit de caractères non discriminants pour les *Prochilodus* boliviens.

Nous avons conservé deux sortes de rapports suivant la valeur de t. Les uns sont incontestablement utiles pour distinguer l'une ou l'autre forme, les moyennes étant différentes de manière hautement significative ($t > 3$). Parfois même les intervalles de variation s'excluent l'un l'autre. Ces rapports seront appelés rapports discriminants. Pour les autres rapports, on observe des valeurs de t comprises entre 1 et 3. Pris individuellement, ils ne permettent pas de conclure mais, considérés simultanément dans une analyse statistique plus poussée, ils peuvent peut-être servir à la distinction des taxa. Nous les appellerons «subdiscriminants».

Une analyse en composantes principales (ACP) a été ensuite pratiquée, en tenant compte des principes suivants.

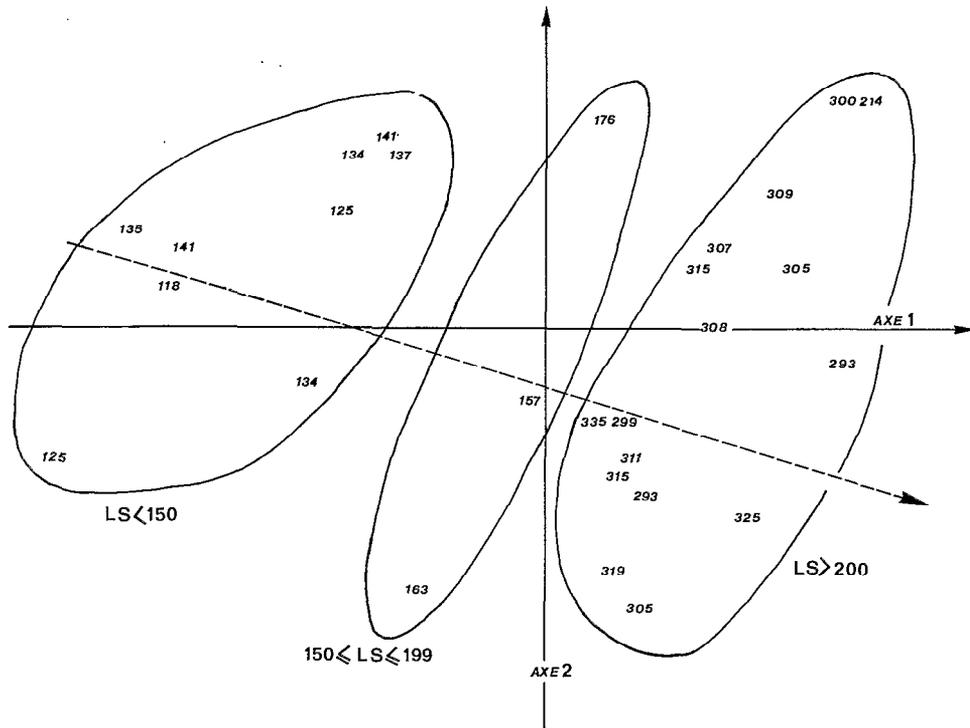


FIG. 3. — ACP sur les *P. nigricans* de la région de Trinidad : répartition des individus, représentés par leur longueur standard, dans le plan des axes 1 et 2. La flèche indique le sens des tailles croissantes.
Principal Components Analysis applied to P. nigricans from Trinidad : the specimens are indicated by their standard length in the first plane. Arrow indicates increasing length.

La croissance des différentes parties du corps d'un poisson étant souvent allométrique, nous avons constitué des lots de poissons de tailles semblables. Cette précaution est indispensable, comme le montre une ACP faite sur les 28 *P. nigricans* de la région de Trinidad (118 à 335 mm) utilisant 22 variables pourcentages qui représentent les principales parties du corps (fig. 3). Dans le plan des axes 1 et 2 (59 % de la variation totale), les individus se disposent en fonction de leur longueur standard selon un gradient indiqué par la flèche. En comparant des lots de poissons de tailles différentes, on pourrait alors considérer comme spécifiques des variations qui ne sont qu'allométriques. Cette précaution est valable pour des espèces de longueurs maximales moyennes voisines, comme c'est le cas ici. Pour des espèces de tailles maximales différentes, il faudrait comparer entre elles les mêmes écophases, et donc finalement des poissons de longueurs inégales.

Une deuxième question qui se pose dans la mise en œuvre d'une ACP est de choisir entre des variables

centrées et réduites, et des variables uniquement centrées. La variabilité totale d'une variable dépend à la fois de l'ordre de grandeur des nombres qui la mesurent — cette part de variabilité ne présente pas d'intérêt ici — et de sa variabilité propre qu'il est nécessaire de conserver. Les variables pourcentages employées dans ce travail varient de 10 à 85. Pour estimer si leur variabilité dépend de leur ordre de grandeur, nous avons calculé la corrélation entre les moyennes et les écart-types. Pour les variables choisies, le coefficient de corrélation est d'environ 0,2, ce qui n'est pas significatif, et permet de dire que la variabilité ne dépend pas de l'ordre de grandeur. On peut donc travailler sur des variables seulement centrées.

Pour les raisons qui viennent d'être exposées, nous avons finalement constitué 2 ensembles d'échantillons. Le premier ensemble comprend des échantillons de jeunes ou de prépubères ($\bar{L}\bar{S}$ variant de 209 à 223 mm). Le deuxième ensemble est formé d'échantillons adultes ($\bar{L}\bar{S}$ variant de 277 à 309 mm). L'ACP

a été pratiquée sur ces 2 ensembles avec les variables pourcentages les plus discriminantes : LPA/LS, LPA/LS, PC/LS, HC/LS, IT/LS, HPC/LS, LPN/LT, LM/LT, DO/LT, HL/LT, LCR/LT, IMI/LT et IN/IT.

Nous avons laissé de côté la longueur prémandibulaire (LPM/LT), variable très discriminante mais de mesure peu précise. Les individus de Villa Montes n'ont pas été inclus dans ces ACP car certaines mesures n'ont pu être faites sur eux en raison de leur état.

Le logiciel employé est le Stat-ITCF de l'Institut technique des céréales et des fourrages à Paris.

2. *PROCHILODUS NIGRICANS* AGASSIZ, 1829

Prochilodus nigricans Agassiz, in SPIX et AGASSIZ, Sel. Gen. Spec. Pisc. Brasil : 64, pl. 39, 1829 (Brésil); VALENCIENNES, in CUVIER et VALENCIENNES, Hist. nat. Poissons, 22 : 80-81, 1849 (Amazone); CASTELNAU, Animaux Amérique du Sud, II, Poissons : 63, pl. 31, fig. 3, 1855 (Tocantins); KNER, Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien, 17 : 146, 1859 (Ypanema); GÜNTHER, Cat. Fishes British Museum, 5 : 295, 1864 (partim : Brésil); Ann. Mag. nat. Hist. (3) 18 : 30, 1866 (Amazon); Proc. Zool. Soc., London : 229, 1868 (Xeberos); STEINDACHNER, Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien, 43 : 132-133, 1882 (Obidos); Denkschr. k. Akad. Wiss. Wien, 46 : 12, 1883 (Huallaga); EIGENMANN et EIGENMANN, Proc. U.S. natl. Mus., 14 : 48, 1891 (catalogue); BOULENGER, Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, (329) 13 : 5, 1898 (Rio Santiago); EIGENMANN, Repts. Princeton Univ. Exped. Patagonia, 3, 1 (Zool.), part 4 : 424, 1910 (catalogue); BERTONI, Cat. sist. Vertebr. Paraguay 10, 1914 (cit. Paraguay); FOWLER, Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia : 262-263, 1915 (Ceara); LAMONTE, Amer. Mus. Nov. n° 784 : 7, 1935 (rio Jurua et rio Purus); PEARSON, Indiana Univ. Stud. n° 64, vol. 11 : 29, 1924 (rio Béni); Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. 4, 23 : 90, 1937 (rio Crisnejas); Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. 4, 23 : 109, 1937 (cit. rio Béni; rio Paraguay); ? BERTONI, Revta Soc. cient. Paraguay, 4 (4) : 54, 1939 (Paraguay); FOWLER, Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 92 : 98, 1940 (cit.); Proc. Acad. nat. Sci. 93 : 168-169, fig. 81, 1941 (Parahyba, Piahy, Ceara); Bol. Mus. Hist. nat. Univ. San Marcos, 6 (1) : 212, 1942 (cit); EIGENMANN et ALLEN, Fishes W.S. America : 309-310, 1942 (rios Maraño, Ucayali, Huallaga); FOWLER, Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 95 : 226, 1943 (Colombie); FOWLER, Arg. Zool. S. Paulo, 6 (2) : 221-222, 1950 (bibliographie); GERY, Beitr. Neotrop. Fauna, 4 (1) : 35-36, 1964 (Amazonie péruvienne); ? POZZI, Gaea, 7 (2) : 258, 1945 (cit., bass. de La Plata); ? RINGUELET et al., Peces

argentinos de agua dulce : 208, 1967 (Argentine); OVCHYNNYK, Zool. Anz., 181 : 251, 1968 (Équateur, rio Santiago); LÜLING, Zool. Beitr., Berlin : 47-48, 1975 (Amazonie); SAUL, Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 127 (12) : 112, 1975 (cit.); GERY, Characoids of the World, TFH Publ. : 218, 1977 (1978) (clé); SANTOS, JEGU et DE MERONA, Cat. peix. comerc. Baixo Rio Tocantins : 27-28, 1984 (rio Tocantins); WERDER et SOARES, Amazoniana, 8 (3) : 395-420, fig. 5, 1984 (1985) (écailles, spécimens région de Manaus); LOUBENS et AQUIM, Inf. Cient. n° 5 ORSTOM-UTB-Cordebeni : 16-17, 1986 (rio Mamoré, biol.); LAUZANNE, LOUBENS et LE GUENNEC, Inf. Cient. n° 6 ORSTOM-UTB-Cordebeni : 11, 1985 (liste, Bolivie); STEWART, BARRIGA et IBARRA, Politecnica, Biologia (1), 12 (4) : 23, 1987 (cit. rio Napo, Équateur); ORTEGA et VARI, Smiths. Contr. Zool. n° 437 : 11, 1986 (cit., Pérou).

Prochilodus nigricans (sic) : STARKS, Stanford Univ. Ser. : 15, 1913 (Para; Madeira).

Prochilodus cf. *nigricans* : LÜLING, Zool. Beitr., Berlin, 24 (3) : 426, 1974 (Ucayali); ECKMANN, Arch. Hydrobiol., 97 (4) : 509-539, 1983 (pêcheries, Amazonie péruvienne).

Pacu nigricans : MÜLLER et TROSCHEL, Archiv Naturgesch., 1 : 84, 1844 (Brésil); KOELLIKER, Proc. Roy. Soc. London, 9 : 661, 665, 1859 (cit., structure de l'écaille).

Note : À partir de cette vaste bibliographie, dont certains articles concernent des citations non appuyées sur l'examen de spécimens, et en l'absence de localité typique connue, il est impossible de préciser la répartition géographique de *P. nigricans*. Les citations du bassin de La Plata, en particulier, concernent probablement une autre espèce, *lineatus* ou *scrofa*. Néanmoins, pour être complets, nous avons mentionné toute la synonymie connue de nous.

Matériel examiné (35 ex.)

MNHN 1989, 102 à 112 — 11 exemplaires de 293 à 335 mm. Laguna Carnavalito, 15 km sud-sud-ouest de Trinidad, bassin du Mamoré. Collecteurs : équipe ORSTOM, 24.VI.1986.

Coll. J. GÉRY n° 137, 1 — 1 ex. de 293 mm. Même localité et coll.

MNHN 1989, 113 à 116 — 4 ex. de 214 à 319 mm. Laguna Coitarama, 40 km nord de Trinidad, bassin du Mamoré. Coll. : ORSTOM, 5.XI.1981.

MNHN 1989, 117 — 9 ex. de 118 à 176 mm. Laguna Motacusal, rio Isiboro, 55 km sud de Trinidad, bassin du Mamoré, Coll. : ORSTOM, 1.XI.1985.

Coll. J. GÉRY, n° 137, 2 — 1 ex. de 137 mm. Mêmes localités et coll.

MNHN 1989, 128 — 1 ex. de 157 mm. Laguna

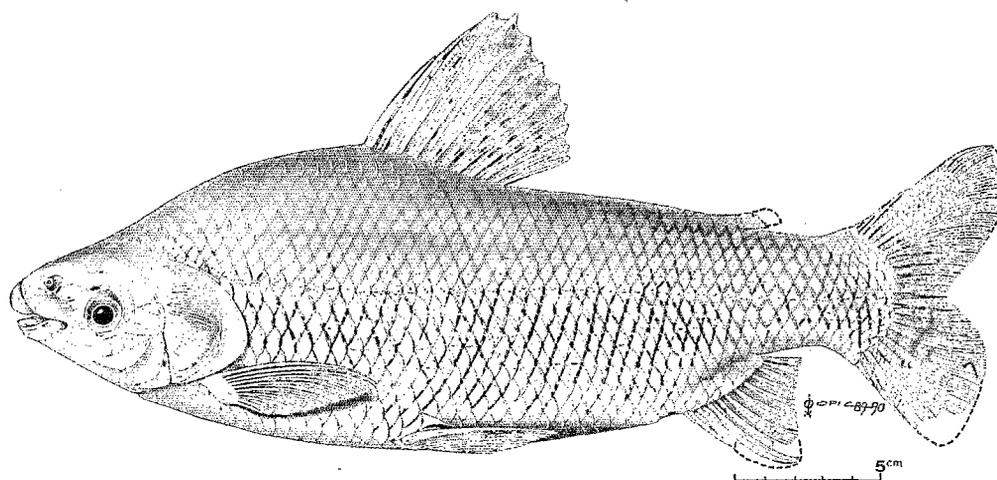


FIG. 4. — *Prochilodus nigricans*. Laguna Carnavalito, région de Trinidad, bassin du Mamoré. N° MNHN : 1989/105.
Prochilodus nigricans from Laguna Carnavalito, near Trinidad, River Mamoré basin.

Siquero, 25 km nord de Trinidad, bassin du Mamoré.
 Coll. : ORSTOM, VI.1985.

MNHN 1989, 119 — 4 ex. de 200 à 315 mm.
 Laguna San Luis et El Carmen, rio Madre de Dios
 près de son confluent avec le rio Béni, bassin du
 Béni. Coll. : ORSTOM V.1982.

Coll. J. GÉRY n° 137,3 — 1 ex. de 325 mm. Même
 localité et coll.

MNHN 1989, 126 — 2 ex. de 186 et 183 mm. Rio
 Itenez entre le rio Machupo et le rio Blanco. Coll. :
 ORSTOM, IX.1984.

MNHN 1989, 130 — Tête éclaircie et colorée par
 alizarine. Laguna Siquero, 25 km au nord de Trini-
 dad, bassin du Mamoré. Coll. : ORSTOM, VI.1985.

Description (fig. 4 et tabl. I à V)

Les *P. nigricans* boliviens ont 48 à 50 écailles percées en ligne latérale; 16 à 20 écailles en ligne prédorsale; 9 à 12 entre l'extrémité antérieure de la dorsale et la ligne latérale; 8 à 9 entre la ventrale et la ligne latérale; 18 à 20, exceptionnellement 21 ou 22 autour du pédicule caudal. La cténoïdie (plus exactement la cyclo-cténoïdie), assez peu marquée dans l'ensemble, est variable selon les régions du corps. Souvent faible ou absente sur les écailles du milieu des flancs, elle est beaucoup plus accusée sur les écailles, probablement mieux protégées des frottements, qui sont situées à proximité des nageoires

dorsale et anale. Les branchiospines, au nombre de 31 à 43 sur la moitié inférieure du premier arc branchial, sont courtes et molles. Celles de la rangée interne sont bifides, trifides ou davantage.

Il y a 9 rayons ramifiés à la dorsale, exceptionnellement 10 (1 fois sur 26); 8 rayons branchus à l'anale et 17 à la caudale. Le dernier rayon de la dorsale et de l'anale est généralement double. Ces deux nageoires ont 2 rayons simples antérieurs, mais l'anale peut présenter une minuscule éclisse surnuméraire antérieure.

Les vertèbres sont au nombre de 43 (24 fois) ou 44 (12).

Le profil supérieur de la tête est légèrement concave, de sorte qu'il y a souvent une sorte de bosse humérale plus ou moins accentuée. La bouche est terminale ou subterminale (LPM/LT nul ou très faible), les lèvres relativement minces pour un *Prochilodus*, genre où elles sont généralement bien développées. La lèvre supérieure est en partie cachée par le prémaxillaire lorsque la bouche est fermée. La fente de la bouche dessine une ligne horizontale ou faiblement montante vers la moitié inférieure de l'œil.

Les dents, uniquement labiales, sont petites et nombreuses (fig. 5). Elles forment une rangée externe qui suit le rebord des lèvres, et une rangée interne, beaucoup plus courte, limitée à la partie centrale de l'arc labial, et en forme de V à pointe tournée vers l'intérieur de la bouche. Le V de la lèvre supérieure

TABLEAU I
Les caractères méristiques des *Prochilodus* boliviens.
Meristics of Bolivian Prochilodus.

Espèces		<i>P. nigricans</i>	<i>P. aff. nigric.</i>	<i>P. labeo</i>	<i>P. caudif.</i>	<i>P. lineatus</i>	<i>P. sp.</i>
Caractères	\bar{X}	44,4	44,3	44,8	42	43,5	45
	ELL 1	m	43	44	44		42
M		46	45	49		45	
v		0,41	0,22	0,87		0,58	
N		33	12	30	1	12	1
ELL 2	\bar{X}	4,6	4,6	4,4	5	4,5	4
	m	4	4	3		4	
	M	6	6	5		5	
	v	0,29	0,43	0,32		0,25	
ELL 3	\bar{X}	49,0	48,9	49,3	47	48,0	49
	m	48	48	48		47	
	M	50	50	53		49	
	v	0,32	0,81	0,86		0,60	
EPD	\bar{X}	17,6	17,6	17,5	16	17,4	18
	m	16	15	16		16	
	M	20	19	20		19	
	v	1,40	1,14	1,35		0,82	
EDL	\bar{X}	10,0	9,9	10,1	8,5	9,0	10
	m	9	9	9		8,5	
	M	11	10,5	12		9	
	v	0,22	0,20	0,47		0,02	
EVL	\bar{X}	8,3	8,3	8,3	6,5	8,0	8
	m	8	8	7,5		7,5	
	M	9	9	9		8,5	
	v	0,13	0,10	0,13		0,06	
EPC	\bar{X}	18,8	18,5	18,4	17	18,3	18
	m	18	18	18		18	
	M	22	20	20		20	
	v	1,54	0,58	0,51		0,74	
	\bar{X}						
	N	29	12	29	1	12	1

ELL1, Lateral line scales on the body, caudal fin excluded

ELL2, Lateral line scales on the caudal fin

ELL3, Lateral line scales, all

EPD, Predorsal scales

EDL, Scale rows between dorsal-fin origin and lateral line

EVL, Scale rows between ventral-fin origin and lateral line

EPC, Circumpeduncular scales

TABLEAU II
 Les caractères méristiques des *Prochilodus* boliviens (suite).
Meristics of Bolivian Prochilodus (continuation)

Espèces		<i>P. nigric.</i>	<i>P. aff. nigric.</i>	<i>P. labeo</i>	<i>P. caudif.</i>	<i>P. lineatus</i>	<i>P. sp.</i>
BSP	X	34,3	33,6	33,7			33
	m	31	29	31			
	M	43	38	37			
	v	7,33	7,23	3,03			
	N	28	8	23			1
D	\bar{X}	9,0	9,0	9,0	9	8,9	9
	m	9 (25)	9	9 (25)		8 (1)	
	M	10 (1)	9	10 (1)		9 (11)	
	N	26	9	26	1	12	1
A	\bar{X}	8,0	8,0	8,0	8	8,1	8
	m	8	8	7 (1)		8 (11)	
	M	8	8	9 (1)		9 (1)	
	N	26	9	26	1	12	1
C	m,M	17		17		17	17
	N	7		10		1	1
	\bar{X}	43,33	43,00	43,44		42,73	43
V	m	43	42	43		42	
	M	44	44	44		44	
	v	0,22	0,20	0,25		0,56	
	N	36	10	25		11	1

BSP, Gill-rakers on the lower limb of the first arch
 D, Branched dorsal-fin rays
 A, Branched anal-fin rays
 C, Branched caudal-fin rays
 V, Vertebrae

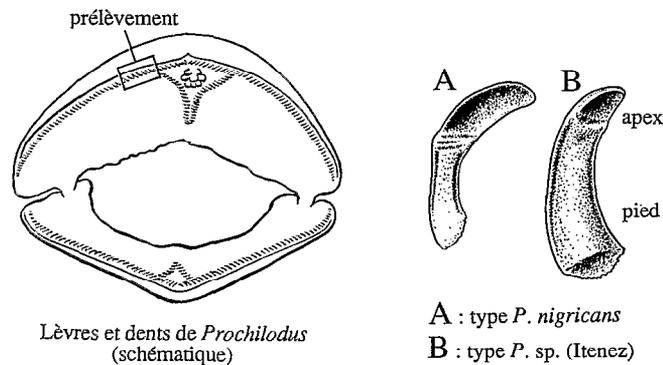


FIG. 5. — Les dents des *Prochilodus*.
 The teeth of *Prochilodus*.

TABLEAU III

Quelques caractères métriques des *Prochilodus* boliviens en % de la longueur standard.
Some morphometrics of Bolivian *Prochilodus* expressed as % of standard length.

Caractères Espèces	HC	LT	IT	LPP	LPD	LPV	LPA	LPa
\bar{X}	35,4	26,5	17,4	23,8	41,2	48,2	80,9	85,1
<i>P. nigricans</i> m	31,4	23,7	16,1	21,6	39,0	45,7	78,2	83,0
N=33 M	39,0	29,7	19,0	27,0	43,8	51,2	83,4	87,5
v	3,64	2,55	0,71	1,94	1,76	1,68	1,33	1,31
\bar{X}	33,3	26,3	17,1	23,8	41,4	48,1	80,7	84,9
<i>P. aff. nigric.</i> m	31,5	24,4	16,5	22,1	40,1	46,5	76,9	83,5
N=12 M	36,0	28,3	17,6	25,1	42,6	49,8	82,7	86,3
v	1,95	1,49	0,14	1,03	0,83	1,00	2,02	0,79
\bar{X}	33,9	25,9	16,3	23,9	40,8	48,4	79,4	83,9
<i>P. labeo</i> m	29,7	23,9	15,2	21,1	39,4	45,4	76,4	81,3
N = 30 M	37,1	27,6	17,8	26,0	43,5	51,3	81,7	86,2
v	2,87	0,89	0,34	1,12	1,27	1,29	1,74	1,19
<i>P. caudifasciatus</i>	30,4	26,9	16,1	25,3	41,5	49,4	79,4	85,4
\bar{X}	33,9	24,3	15,4	23,2	41,2	48,2	80,2	85,3
<i>P. lineatus</i> m	33,2	23,4	14,5	21,7	39,8	45,5	77,2	83,1
N = 12 M	35,3	26,1	16,7	24,4	43,3	49,8	83,2	88,1
v	0,65	0,58	0,29	0,67	0,99	1,47	2,49	1,57
<i>P. sp.</i>	38,5	26,7	17,3	23,3	42,7	48,0	79,9	84,6
Caractères	BD	BA	DID	LP	LD	LV	PC	HPC
\bar{X}	17,8	11,1	26,2	21,5	30,1	19,1	10,7	12,5
<i>P. nigricans</i> m	15,9	9,2	24,0	19,0	25,1	13,7	8,5	11,0
M	20,2	12,1	30,2	24,0	34,5	22,4	13,5	13,9
v	0,67	0,34	2,65	1,42	5,63	4,77	1,25	0,44
\bar{X}	18,1	10,9	25,1	21,4	28,6	19,0	11,3	12,4
<i>P. aff. nigric.</i> m	17,2	9,9	23,4	20,2	26,5	17,2	10,1	11,5
M	19,8	11,5	26,7	23,1	30,8	21,3	12,1	12,6
v	0,66	0,19	1,02	0,84	1,17	0,99	0,24	0,13
\bar{X}	17,3	10,8	26,1	20,7	28,6	19,4	11,5	11,9
<i>P. labeo</i> m	15,1	9,3	24,0	19,6	26,4	17,5	10,6	10,9
M	19,1	11,5	28,7	22,1	32,5	22,1	13,0	12,9
v	0,82	0,25	1,28	0,55	2,48	0,78	0,40	0,27
<i>P. caudifasciatus</i>	17,4	11,5	26,5	22,1	29,6	21,3	9,5	12,4
\bar{X}	17,2	10,3	27,3	19,9	27,5	18,3	11,1	12,6
<i>P. lineatus</i> m	16,6	9,5	25,1	18,4	26,0	17,1	9,8	11,9
M	17,6	11,1	29,8	21,5	28,5	19,4	12,2	13,0
v	0,10	0,20	1,92	0,95	0,69	0,56	0,55	0,13
<i>P. sp.</i>	17,2	10,5	26,2	18,9	25,3		11,3	12,4

HC, Greatest body depth
LT, Head length
IT, Head width
LPP, Prepectoral length
LPD, Predorsal length
LPV, Preventral length

LPA, Preanal length
LPa, Preadipose length
BD, Dorsal base length
BA, Anal base length
DID, Interdorsal length
LP, Pectoral length

LD, Dorsal length
LV, Ventral length
PC, Caudal peduncle length
HPC, Caudal peduncle depth

TABLEAU IV

Quelques caractères métriques des *Prochilodus* boliviens en % de la longueur de la tête LT
Some morphometrics of Bolivian Prochilodus expressed as % of head length.

Caractères		LPM	LPN	LPC	LM	DO	HL	IT	LCR	AX
Espèces										
	\bar{X}	1,4	19,8	26,2	34,5	19,0	11,5	65,6	54,7	23,8
<i>P. nigricans</i> N = 33	m	0,0	15,4	21,2	27,9	15,1	10,0	61,2	48,5	18,6
	M	3,6	24,7	31,3	39,8	23,5	12,9	72,2	59,9	29,4
	v	1,23	4,26	4,38	8,88	7,59	0,60	7,29	2,27	7,24
	\bar{X}	3,0	21,4	27,6	35,7	18,9	12,6	65,0	56,4	24,4
<i>P. aff. nigric.</i> N = 12	m	2,1	17,0	23,2	31,9	17,9	11,7	61,4	50,9	19,0
	M	4,3	24,5	31,7	39,4	21,3	13,5	69,8	59,6	29,4
	v	0,43	5,96	2,66	5,26	1,10	0,25	7,59	7,17	2,53
	\bar{X}	7,0	24,1	31,3	39,1	16,5	16,4	63,1	57,6	24,3
<i>P. labeo</i> N = 30	m	3,8	19,2	25,3	32,6	13,5	13,0	57,2	50,8	20,2
	M	9,2	29,6	37,7	44,9	19,6	19,9	69,0	62,8	29,1
	v	2,42	6,73	10,2	9,15	2,26	4,23	8,30	9,63	4,26
<i>P. caudifasciatus</i>		13,2	27,9	36,0	44,1	14,7	16,9	60,0	64,0	25,0
	\bar{X}	2,9	21,1	26,6	36,9	15,2	12,5	63,4	58,4	25,3
<i>P. lineatus</i> N = 12	m	2,1	18,8	23,3	36,0	14,7	11,3	59,8	53,2	20,5
	M	4,7	23,1	29,5	37,5	16,1	13,5	69,3	61,4	28,0
	v	0,44	1,81	3,17	N = 3	N = 5	0,43	7,59	5,06	4,69
<i>P. sp.</i>			22,3	28,8	36,4	15,8	13,3	64,7	54,9	22,8

LPM, *Premandibular length*

LPN, *Premostril length*

LPC, *Precommissural length*

LM, *Snout length*

DO, *Eye diameter*

HL, *Upper lip depth*

IT, *Head width*

LCR, *Skull length*

AX, *Length of the ventral fin axillar scale*

est beaucoup plus grand que celui de la lèvre inférieure, et entoure des excroissances charnues.

Chaque dent est composée d'une partie enfouie dans la lèvre, plate et droite, de couleur blanchâtre, appelée talon ou pied, et d'une partie externe, torsadée, brun-jaunâtre, qu'on peut appeler apex, ou raclette par allusion à son rôle dans la prise des aliments. La partie terminale de l'apex est tordue d'environ 90° par rapport au pied. Les apex sont légèrement creux comme une cuillère. Talon et apex sont à peu près de la même longueur.

La formule dentaire est indiquée par 3 nombres. Le premier, égal à la somme des deux autres, donne

le nombre total de dents sur une demi-lèvre supérieure. Les deux autres, entre parenthèses, correspondent respectivement à la demi-rangée externe et à la demi-rangée interne. 3 dénombrements ont été effectués : LS 134 mm, 145 (116 + 29); LS 278 mm, 138 (116 + 22); LS 300 mm, 156 (131 + 25).

Plusieurs allométries de croissance apparaissent si l'on compare les jeunes de Motacusal ($\bar{L}S = 137$ mm) et les adultes de Carnavalito ($\bar{L}S = 308$ mm) (tabl. VI). Chez les jeunes, le corps est plus élevé (coefficient de régression 0,95 en coordonnées logarithmiques pour la HC en fonction de la LS chez les 33 individus), la tête plus longue, les nageoires

TABEAU V

Quelques caractères métriques des *Prochilodus* boliviens en % de la longueur de référence.
Some morphometrics of Bolivian Prochilodus expressed as % of reference length

Caractères		IN/IT	IMI/IT	IC/IT	IO/IT	IT/HC	HPC/HC
Espèces							
	\bar{X}	59,1	71,7	82,4	92,3	49,1	35,2
<i>P. nigricans</i> N = 33	m	56,0	66,3	79,1	87,6	43,7	31,1
	M	62,6	75,3	88,2	95,2	54,0	38,8
	v	2,41	5,14	4,23	4,73	5,69	4,02
	\bar{X}	60,3	71,9	81,8	91,6	51,3	37,3
<i>P. aff. nigric.</i> N = 12	m	54,6	69,1	77,8	88,9	49,0	34,3
	M	62,7	75,6	85,2	92,9	54,0	39,5
	v	4,42	2,39	4,16	1,36	2,11	1,96
	\bar{X}	60,6	75,3	84,1	91,4	48,3	35,3
<i>P. labeo</i> N = 30	m	53,9	68,7	79,7	85,1	44,8	30,4
	M	67,0	81,8	91,1	96,2	53,5	41,7
	v	10,6	9,77	6,49	5,96	5,72	4,17
<i>P. caudifasciatus</i>		65,0	78,4	84,3	94,4	53,0	40,6
	\bar{X}	55,9	65,6	78,6	91,4	46,4	37,5
<i>P. lineatus</i> N = 12	m	51,0	61,5	72,4	84,6	43,7	36,1
	M	59,4	72,2	82,5	94,1	49,5	39,0
	v	5,17		7,19	6,39	3,46	1,23
<i>P. sp.</i>		59,7	76,5	84,9	90,8	44,9	32,1

- IN, *Internostrils width*
- IT, *Head width*
- IMI, *Mandibulary width*
- IC, *Intercommissural width*
- IO, *Interorbital width*
- HC, *Greatest body depth*
- HPC, *Caudal peduncle depth*

pectorales et ventrales en position plus reculée. Le museau est plus court, l'œil beaucoup plus grand et le pédicule caudal un peu moins haut. En ACP, ces différences, et quelques autres moins accentuées, placent les jeunes dans une zone du plan principal différente de celle occupée par les adultes (fig. 3).

Chez les adultes et les jeunes, les flancs présentent une douzaine de bandes longitudinales sombres, plus ou moins visibles, s'estompant vers le dos et le ventre, et suivant la limite entre les rangées horizontales d'écaillés. Lorsqu'elles sont nettes, ces bandes apparaissent constituées de deux éléments : une bande grise rectiligne qui recouvre uniformément les parties supérieure et inférieure des deux rangées d'écaillés adjacentes ; à l'intérieur de cette

bande, une ligne épaisse, noir foncé, suivant le bord des écaillés, et qui est donc en zigzag.

La dorsale porte des taches arrondies centrées sur les rayons branchus, pouvant déborder légèrement sur les membranes interradales et pouvant dessiner des bandes transversales irrégulières et interrompues. La caudale a une coloration semblable. L'anale est souvent tachetée, mais peut aussi être de coloration uniforme. Les nageoires paires sont uniformes.

Les jeunes ont, de plus, sur les flancs une quinzaine de bandes verticales sombres qui disparaissent progressivement vers 20 cm de longueur standard.

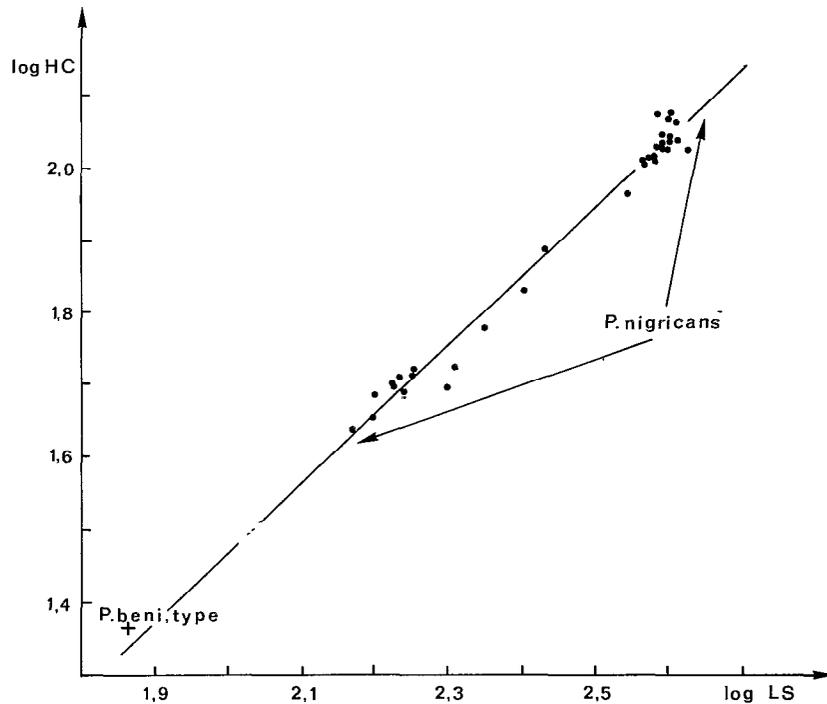


FIG. 6. — Relation entre la hauteur du corps HC et la longueur standard LS chez *P. nigricans* et position de *P. beni*.
Greatest body depth (HC) as a function of standard length (LS) for *P. nigricans*, and position of the type specimen of *P. beni*.

Discussion

Les caractères que nous venons de décrire sont en assez bon accord avec ceux indiqués pour *P. nigricans* dans la littérature, en particulier dans la clé proposée par l'un de nous (GÉRY, 1978). Par rapport à cette clé, les exemplaires boliviens ont des nombres d'écaillés et une hauteur du corps un peu plus élevés ($LS/HC = 2,55$ à $3,2$ au lieu de $2,8$ à $3,5$), mais la variabilité de l'espèce en fonction des stades de croissance, et des régions, est encore très mal connue. Nous ne pouvons néanmoins justifier parfaitement notre identification, le type de l'espèce ayant disparu dans le bombardement de Munich en 1944, et aucune indication précise ne permettant de se référer à des spécimens topotypiques. Il est toutefois permis de penser que l'espèce provient du bassin amazonien central («*Habitat in Brasiliae mediae fluviiis*»).

P. ortonianus Cope, 1878, espèce proche de *nigricans*, et apparemment jumelle de celui-ci, originaire du Pérou, a été signalée par FOWLER (1940) comme n'ayant pas de branchiospines, contrairement à nos spécimens.

P. beni Pearson, 1924, n'est connu que par le type

de 58 mm provenant de Cachuela Esperanza, rio Béni, nord de la Bolivie. D'après son descripteur, l'espèce serait caractérisée par la grande hauteur du corps, le rapport LS/HC atteignant seulement 2,5. Chez *P. nigricans* ce rapport diminue avec la taille, passant de 2,8-3,2 pour les adultes à 2,55-3,0 pour des jeunes de 140 mm environ. Un rapport de 2,5 ne paraît donc pas anormal pour un exemplaire de si petite taille, qui s'inscrit sur un graphique très peu au-dessus de la droite de régression calculée (fig. 6). Il en est de même pour le rapport LS/LT qui est de 3,1 chez *P. beni*, contre 3,6-4,2 pour les *P. nigricans* adultes et 3,4-3,9 pour les jeunes. Enfin PEARSON (1924) indique que *P. beni* a des écaillés cycloïdes, mais on sait que la cténoïdie n'apparaît pas immédiatement au cours de la croissance. *P. beni* est donc très probablement un très jeune *P. nigricans*.

P. reticulatus Valenciennes, 1849 (dont nous avons examiné un des syntypes, n° A. 8640, 260 mm LS) a été signalé par PERUGIA (1897) dans l'Alto Béni. La dorsale est tachetée, mais la caudale uniforme. Nous n'avons pas retrouvé cette espèce, qui provient du bassin du lac de Maracaibo au Venezuela, et qui est presque toujours citée du nord de l'Amérique du Sud.

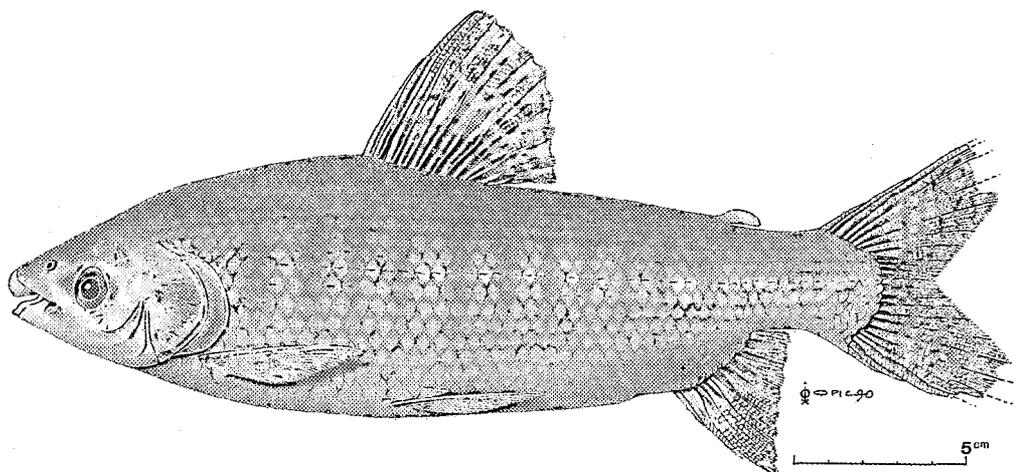


FIG. 7. — *Prochilodus* aff. *nigricans*. Rio San Juanito, affluent du rio Maniqui près de San Borja, bassin du Mamoré. N° MNHM : 1989/118.

Prochilodus aff. *nigricans*. Rio San Juanito, a tributary to Rio Maniqui near San Borja, R. Mamoré basin. N° MNHN : 1989/118.

3. *PROCHILODUS* AFF. *NIGRICANS*

Matériel examiné (12 ex.)

MNHN 1989, 118 — 9 ex. de 181 à 249 mm. Rio San Juanito, affluent du rio Maniqui, 55 km au sud-ouest de San Borja, bassin du Mamoré. Collecteur : ORSTOM, 13.VII.1982.

Collection J. GÉRY, n° 137 bis — 2 ex. de 240 et 250 mm. Même localité et collecteur.

MNHN 1989, 132 — Tête éclaircie et colorée par alizarine pour étude anatomique. Même localité et collecteur.

Description (fig. 7) et discussion

Pour tout ce qui concerne les caractères méristiques et qualitatifs, la description déjà faite pour *P. nigricans* convient aussi pour les *Prochilodus* du San Juanito. Seule exception : un individu, sur les 10 examinés, avait 42 vertèbres. Ajoutons les deux formules dentaires suivantes : LS 223 mm, 166 (139 + 27); 182 mm, 157 (133 + 24). Pour d'assez nombreux caractères métriques, ces *Prochilodus* ne se distinguent pas non plus de *P. nigricans*.

En revanche, pour la hauteur du corps (HC) (tabl. III), ils sont semblables à l'espèce décrite ci-dessous (*P. labeo* sp. n.), et pour quelques autres concernant le museau (LPM, LPN, LPC et LM), la hauteur des lèvres (HL) et la longueur du crâne (LCR) (tabl. IV),

on constate des valeurs intermédiaires entre *P. labeo* et *P. nigricans*. En ACP avec les 13 variables pourcentages déjà indiquées (fig. 9), les individus de San Juanito sont tous isolés des *P. labeo* et presque tous isolés des *P. nigricans*, dont ils sont finalement plus proches. Nous hésitons cependant à les rapporter à cette espèce, ce que nous aurions fait sans une analyse multivariée. Peut-être s'agit-il là d'un début de différenciation d'une population vivant dans les eaux rapides des contreforts andins, comme dans le cas suivant. Cette différenciation semble toujours se faire de la même façon, par allongement du museau, la bouche devenant infère, et augmentation de l'épaisseur des lèvres, peut-être en rapport avec un changement de la nature du benthos.

4. *PROCHILODUS* *LABEO* sp. n.

Derivatio nominis : par allusion à l'aspect de la bouche du poisson, qui ressemble à celle d'un *Labeo* africain.

Matériel examiné (30 ex.)

HOLOTYPE : MNHN 1989, 120 — Ex. de 247 mm de LS. Villa Tunari, rio Chaparé, bassin du Mamoré. Collecteur ORSTOM, 20.VI.1983.

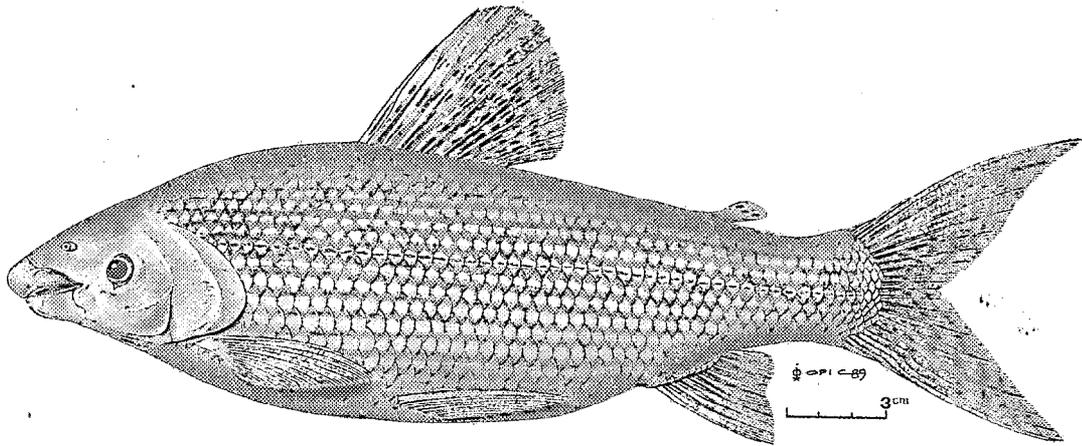


FIG. 8. — *Prochilodus labeo* sp. n. holotype. Villa Tunari, rio Chaparé, bassin du Mamoré. N° MNHN : 1989/120.
Prochilodus labeo sp.n. holotype. Villa Tunari, Rio Chaparé, R. Mamoré basin. N° MNHN : 1989/120.

PARATYPES : MNHN 1989, 121 — 9 individus de 184 à 355 mm. Récoltés en même temps que le type.

MHNG 2448.32 — 2 ex. de 193 et 275 mm. Récoltés en même temps que le type.

Collection J. GÉRY, N° 272,1 — 1 ex. de 289 mm de LS. Récolté en même temps que le type.

MNHN 1989, 125 — 1 ex. de 355 mm. Confluent du rio Coni et du rio Chaparé, bassin du Mamoré. Collecteur ORSTOM, 16.VI.1982.

MNHN 1989, 122 — 13 ex. de 225 à 320 mm. San Miguel de Huachi, confluent des rios Boopi et Cotacajes, bassin du Béni. Collecteur ORSTOM, 20.VII.1982.

MHNG, 2448-31 — 1 ex. de 225 mm. Même localité et collecteur.

Collection J. GÉRY N° 272,2 — 1 ex. de 252 mm. Même localité et collecteur.

MNHN 1989, 131 — 1 tête éclaircie et colorée par alizarine pour étude anatomique (Ex. récolté en même temps que le type).

Diagnose

Un *Prochilodus* à nageoire caudale marquée, voisin de *P. caudifasciatus*, caractérisé par la bouche infère avec les lèvres très développées, et par l'œil petit, la hauteur du corps faible et la tête relativement étroite.

Description (fig. 8)

Écailles en ligne latérale au nombre total de 48-53, transversales 9-12/7,5-9 (7 ou 8 jusqu'à l'anale), 16-20 en série prédorsale et 18-20 autour du pédicule caudal. Hauteur du pédicule caudal 10,6-13,0 % de la LS, longueur prémandibulaire 3,8-9,2 % de la LT, longueur du crâne (LCR) 50,8-62,8 % de la LT, hauteur du corps (HC) 117-145 % de la LT, longueur de la pectorale 55,0-71,1 % et longueur de la ventrale 51,0-67,0 % de la HC.

Les caractères méristiques de *P. labeo* sp. n. présentent les mêmes moyennes et variabilités que celles observées pour *P. nigricans*. L'intervalle de variation pour le nombre d'écailles en ligne latérale, qui est de 48-53, paraît plus grand, mais cela est dû en réalité à un seul individu à 53 écailles, tous les autres en ayant 48 à 50 comme *P. nigricans* (les caractères méristiques ne sont finalement d'aucun secours pour la distinction des formes de l'Amazonie bolivienne).

Les écailles de *P. labeo* sp. n. sont faiblement cténoïdes. Les épines sont courtes, souvent absentes sur les écailles du milieu des flancs, plus nombreuses et plus pointues au voisinage de l'anale. Les branchiospines, comme celles de *P. nigricans*, sont courtes et molles, simples ou rarement bifides pour la rangée externe du premier arc branchial, multifides

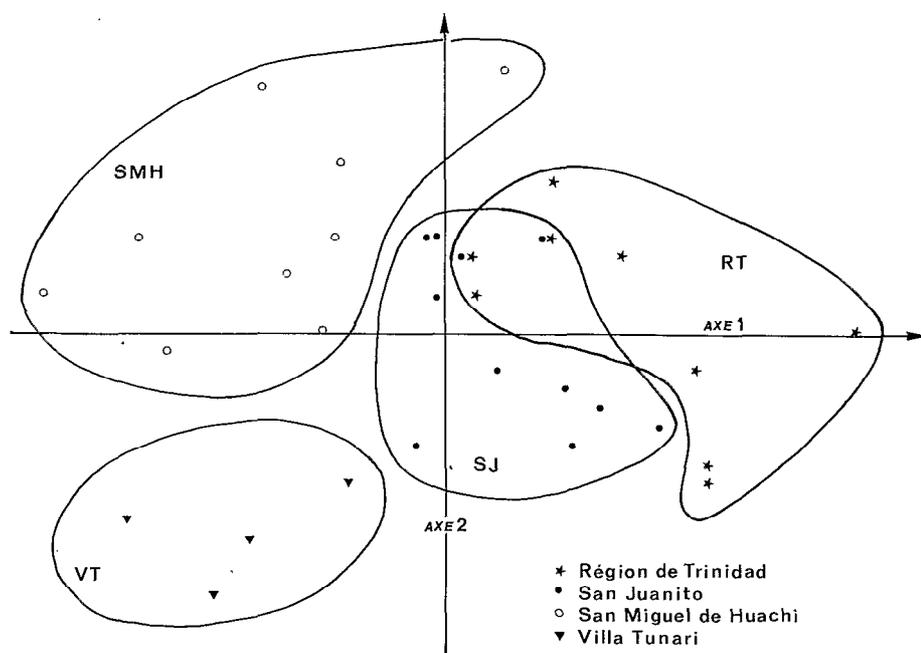


FIG. 9. — Analyse en composantes principales sur les *Prochilodus* jeunes.

Principal components analysis on young Prochilodus.

RT, (région de Trinidad), *P. nigricans*; SJ, (rio San Juanito), *P. aff. nigricans*; SMH, (San Miguel de Huachi), *P. labeo*; VT, (Villa Tunari), *P. labeo*.

pour celles de la rangée interne du même arc. Le profil supérieur de la tête, le plus souvent rectiligne, peut être parfois légèrement concave ou légèrement convexe. La bouche est infère. La lèvre supérieure haute et surplombante reste visible jusqu'au fond de la commissure. La fente de la bouche forme une ligne faiblement montante vers le milieu ou la partie inférieure de l'œil.

Les dents sont semblables à celles de *P. nigricans*, et semblent un peu plus nombreuses d'après les quatre comptages pratiqués : LS 195 mm, 152 (126 + 26); 254 mm, 161 (128 + 33); 290 mm, 169 (140 + 29); 295 mm, 150 (127 + 23).

La coloration est du même type que celle de *P. nigricans*. Cependant les bandes longitudinales noires en zigzag sont généralement plus nettes et plus nombreuses, recouvrent une plus grande partie du corps vers le ventre, et forment une réticulation en avant dans la région humérale. D'autre part, les taches sur la caudale forment parfois des bandes obliques assez nettes. L'anale n'est jamais tachetée, mais souvent lavée de gris, surtout sur les membranes interradiales. Les ventrales peuvent être noirâtres.

Discussion

P. labeo sp. n. diffère de *P. nigricans* par de nombreux caractères métriques. Les différences les plus nettes sont celles qui ont trait au diamètre de l'œil, plus petit chez *P. labeo* sp. n.; à la hauteur du corps et à la largeur de la tête, moindres également en moyenne chez *P. labeo* sp. n., et surtout à la partie antérieure de la tête. Il y a exclusion des intervalles de variation pour deux variables, LPM/LT et HL/LT, ce qui met en évidence les deux différences les plus visibles :

- (1) le grand développement des lèvres;
- (2) la position infère de la bouche chez *P. labeo*.

En ACP, avec les 13 variables pourcentages indiquées dans la première partie, les contributions à la variation totale des axes 1 et 2 sont élevées, 70 % pour les jeunes et 68,5 % pour les adultes. Les variables les mieux représentées sur ces axes sont LCR/LT, LPN/LT, IM/LT, HL/LT et IMI/LT. Que ce soit pour les jeunes (fig. 9) ou pour les adultes (fig. 10), la séparation est totale entre *P. nigricans* (RT + MD) et *P. labeo* (VT + SMH). Cependant

TABLEAU VI
Allométries de croissance chez *P. nigricans*
Growth allometries in P. nigricans.

Caractères		HC/LS	LT/LS	LPP/LS	LPV/LS	LM/LT	DO/LT	HPC/HC
<i>P. nigricans</i>								
Jeunes de Motacusal N = 10	\bar{X}	36,9	28,1	25,3	49,6	31,4	22,5	33,6
	m	33,5	25,6	22,7	48,9	27,9	20,5	31,1
	M	38,8	29,7	27,0	51,2	34,6	23,5	38,1
	v	2,07	1,42	1,25	0,46	4,28	0,83	4,16
Adultes de Carnavalito N = 12	\bar{X}	34,7	25,9	23,2	47,5	35,8	16,8	36,5
	m	31,8	24,5	22,0	45,7	33,3	15,6	33,9
	M	36,1	28,0	24,5	48,8	39,0	18,9	38,8
	v	1,10	0,92	0,41	0,74	2,28	1,08	2,04
Paramètre	t	3,9	4,5	5,5	6,0	5,5	12,9	3,7

HC, *Greatest body depth*
LS, *Standard length*
LT, *Head length*
LPP, *Prepectoral length*
LPV, *Preventral length*
LM, *Snout length*
DO, *Eye diameter*
HPC, *Caudal peduncle depth*

certaines adultes de *P. labeo* sont assez proches de la zone de *P. nigricans*. Cela confirme l'impression visuelle de l'existence d'individus d'aspect intermédiaire, difficiles à classer au premier coup d'œil.

Il est également intéressant de constater que si les adultes de Villa Tunari (bassin du Mamoré) et ceux de San Miguel et Huachi (bassin du Béni) se retrouvent dans une même zone du plan principal, il n'en est pas de même pour les jeunes dont les aires ne se recouvrent pas. Les deux formes de *P. labeo* sont donc très voisines mais non identiques. Le niveau taxinomique de cette différence est difficile à apprécier mais semble en tout cas infraspécifique. Peut-être y a-t-il eu différenciation de ces deux formes, géographiquement isolées, à partir d'une espèce commune aux deux bassins, *P. nigricans*.

P. labeo sp. n. est proche de *P. caudifasciatus* Starks, 1906, provenant du rio Perené, bassin de l'Ucayali, dans les Andes péruviennes, par 11° S et 75° O, vers 600 m d'altitude. L'espèce n'est connue que par le type (253 mm de longueur standard). Les deux espèces se ressemblent beaucoup et nous avons longtemps pensé pouvoir rattacher les exemplaires boliviens à l'espèce péruvienne. La comparaison détaillée de l'unique spécimen de *P. caudifasciatus*, — que nous avons pu examiner grâce à l'obligeance

du Muséum national des États-Unis —, avec les *P. labeo* (tabl. VII) montre que cela n'est pas possible. En effet, *P. caudifasciatus* se trouve en dehors des distributions observées pour *P. labeo* pour une douzaine de caractères méristiques ou métriques.

P. caudifasciatus a moins d'écaillés que *P. labeo* et un museau encore plus surplombant. D'autres caractères métriques sont à la limite inférieure ou supérieure des intervalles de variation concernant *P. labeo*. Tout cela se traduit en ACP par une position marginale du spécimen péruvien (fig. 10).

Quant à *P. scrofa*, du sud-est du Brésil et du bassin du Paraná-Paraguay, dont GÉRY *et al.* (1987) ont donné une courte description complémentaire, il fait partie du groupe des *Prochilodus* à caudale hyaline, dont il se distingue par la bouche subinfère, le museau long et légèrement pointu, un peu comme chez *P. labeo* sp. n. Comme *P. caudifasciatus*, il a moins d'écaillés que *P. labeo* sp. n. (9/46-48/8 ou 9 *versus* 9-12/48-53/7,5-9).

P. labeo sp. n. semble ainsi compléter la série d'espèces à grosses lèvres et long museau que les Prochilodidae ont formé dans les cours d'eau de montagne sud-américains : *P. scrofa* du Paraná supérieur ; *P. caudifasciatus* des Andes péruviennes ;

TABLEAU VII

Comparaison de *P. labeo* et de *P. caudifasciatus*
 Comparison between *P. labeo* et *P. caudifasciatus*.

Espèces	<i>P. labeo</i> (N=30)	<i>P. caudifasciatus</i> (N=1)
ELL 3	48 - 53	47
EPD	16 - 20	15 ou 16
EDL	9 - 12	8,5
EAL	7 - 8	6
EVL	7,5 - 9	6,5
EPC	18 - 20	17
PC/LS (%)	10,6 - 13,0	9,5
LPM/LT (%)	3,8 - 9,2	13,2
LCR/LT (%)	50,8 - 62,8	64,0
HC/LT (%)	117,0 - 145,0	113,0
LP/HC (%)	55,0 - 71,1	72,7
LV/HC (%)	51,0 - 67,0	70,1

- ELL3, Lateral line scales, all
- EPD, Predorsal scales
- EDL, Scales rows between dorsal-fin origin and lateral line
- EAL, Scale rows between anal-fin origin and lateral line
- EVL, Scale rows between ventral-fin origin and lateral line
- EPC, Circumpeduncular scales
- PC, Caudal peduncle length
- LS, Standar length
- LPM, Premandibular length
- LT, Head length
- LCR, Skull length
- HC, Greatest body depth
- LP, Pectoral length
- LV, Ventral length

Ichthyocephalus humeralis de l'Équateur; *Ichthyocephalus longirostris* de Colombie et *P. maripicru* de la Guyana.

5. *PROCHILODUS LINEATUS* (Valenciennes, in d'Orbigny, 1847)

Pacu lineatus VALENCIENNES, Poissons in d'ORBIGNY, Voy. Amér. mérid. 5 (2) : 9, 1847 (Buenos Aires, Corrientes); KOELLIKER, Proc. r. Soc. Lond. 9 : 665, 1859 (cit.).

Paca lineatus (sic) VALENCIENNES, in Atlas de d'ORBIGNY, pl. 8, fig. 3, 1847.

Prochilodus lineatus : VALENCIENNES, in CUVIER et VALENCIENNES, Hist. nat. Poissons 22 : 84-85, 1849 (Buenos Aires et Corrientes); GÜNTHER, Cat. Fishes B.M. 6 : 295-296, 1864 (La Plata, Paraná, Uruguay); Ann. Mag. nat. Hist. (5) 6 : 12, 1880 (La Plata); STEINDACHNER, Denkschr. k. Akad. Wien 43 : 130-131, 1882 (La Plata); EIGENMANN et EIGENMANN, Proc. U.S. natn. Mus. 14 : 48, 1891 (cit.); IHERING, K. Deutsch. Volskal. Bras. : 21, 1893 (rio Grande do Sul); BOULENGER, Bol. Mus. Anat. comp. Torino 12 (279) : 1897 (rio Pilcomayo); EIGENMANN, Proc. Wash. Acad. Sci. 9 : 451, 1907 (Buenos Aires) Rep. Princeton Univ. Exp. Patagonia 3 (4) : 424, 1910 (cit.); DEVICENZI, An. Mus. nac. Hist. nat. Montev. (2) 1 (5) : 170-171, 1924 (Uruguay); DEVINCENZI et BARATTINI, Album Ictiologique del Uruguay (1) pl. 11, 1926-1928 (Uruguay); FOWLER, Proc. Acad. nat. Sci. Phila. 84 : fig. p. 344, 1933 (La Plata); McDONAGH, Revta Mus. La Plata 34 : 49, pl. 4, fig. 2, 1934 (La Plata); PEARSON, Proc. Calif. Acad. Sci. (4) 23 : 109, 1937 (Paraguay); DEVINCENZI et TEAGUE, An. Mus. Hist. nat. Montev. (2) 5 (4) : 60, fig., 1942 (rio Uruguay moyen); Pozzi, Gaea 7 (2) : 258, 1945 (cit. La Plata); ANGELESCU et GNERI, Revta Inst. nac. Invest. Ci. nat. (B. Aires) 1 (6) : 214 seq., 1949 (biologie); BUEN, Publ. cien. Serv. oceanogr. Pesca, Montev. 2 : 87, 1950 (Mar de Solis); GERY, Senckenberg. biol. 41 (5/6) : 285, 1960 (La Plata); GERY et al., Revue suisse Zool. 94 (2) : 436-438, 1987 (rio Paraguay, rio Paraná, La Plata).

? *Prochilodus platensis* HOLMBERG, La Educación, julio 1888 (non vidimus); Revta argent. Hist. nat. 1 : 186-187, 1891 (Argentine); LAHILLE, Revta Museo La Plata 6 : 271, 1895 (La Plata); EVERMANN et KENDALL, Proc. U.S. natn. Mus. 31 : 79, 1906 (Argentine); EIGENMANN, Rep. Princeton Univ. Exp. Patagonia 3 (4) : 424, 1910 (cit.); FOWLER, Copeia N° 39, 1917 (Buenos Aires); Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 78 : 261-262, 1926 (La Plata); Pozzi, Gaea 7 (2) : 258, 1945 (cit., La Plata); FOWLER, Peixes Brasil : 222, 1948 (cit.); RINGULET et ARAMBURU, Agro 3 (7) : 37, 1961 (Argentine); RINGULET et al., Peces argentinos de agua dulce : 204-207, pl. 7, p. 224, 1967 (Argentine); MIQUELARENA, Limnobios 2 (8) : 619-621, fig. 52, 1984 (squelette caudal).

Malgré nos recherches, et en dépit de la réorganisation complète des collections du Muséum national d'histoire naturelle qui a permis de retrouver un certain nombre de spécimens historiques, nous n'avons pu localiser le ou les type(s) de *Pacu lineatus* Valenciennes, 1847. Aucune mention de ce ou ces type(s) ne figure dans BERTIN (1948).

Nous avons donc envisagé la désignation d'un néotype. Nous avons dû y renoncer, aucun des

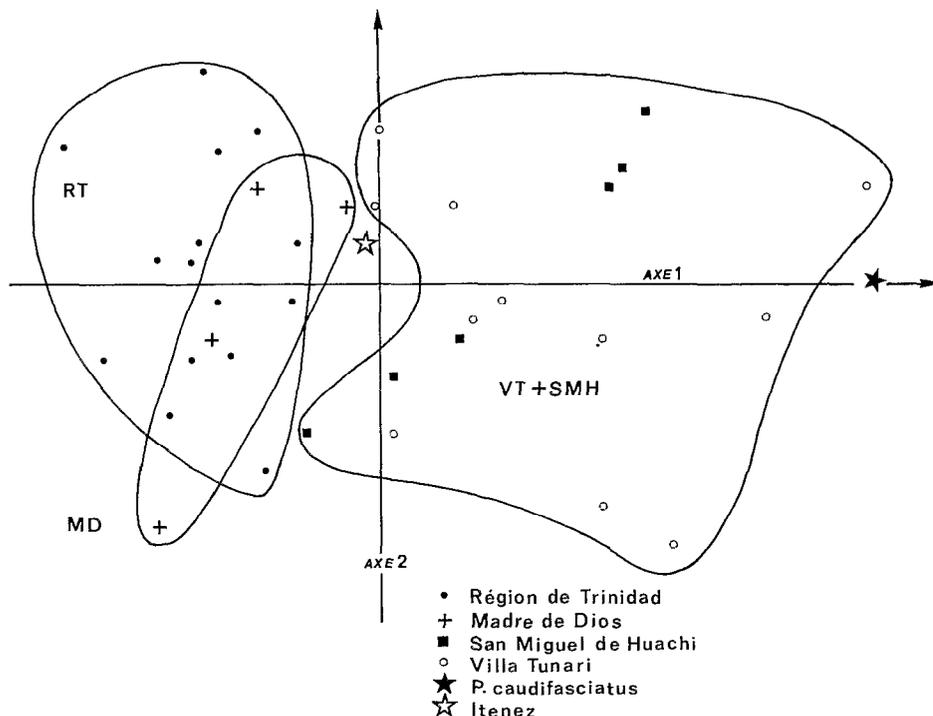


FIG. 10. — Analyse en composantes principales sur les *Prochilodus* adultes.

Principal components analysis on adult Prochilodus.

RT, (région de Trinidad), *P. nigricans*; MD, (Madre de Dios), *P. nigricans*; SMH, (San Miguel de Huachi), *P. labeo*; VT, (Villa Tunari), *P. labeo*; Itenez, *P. sp.*

spécimens déposés au Muséum ne satisfaisant aux conditions d'identité avec les individus examinés par Valenciennes, qu'il s'agisse de leur taille ou de leur provenance.

Valenciennes (*in* CUVIER et VALENCIENNES, 1849) précise en effet : «les individus, rapportés par M. d'Orbigny, sont longs de vingt trois pouces» (= 580 mm) ... «On en voit des individus d'un mètre de long; ceux de quatre vingt centimètres ne sont pas rares ...». De telles tailles n'existent plus de nos jours, où l'effort de pêche est bien plus intense que du temps des pêcheurs Guaranis, il y a plus d'un siècle et demi. D'autre part, les individus (probablement 2) examinés par VALENCIENNES, ont été trouvés «... dans la rivière de La Plata à Buénos-Ayres ...» où l'espèce est plus rare que «... dans le rio Paraná et dans l'Uruguay ...» Nos spécimens ont été pêchés très en amont, dans le haut du rio Pilcomayo, et bien qu'il s'agisse d'une espèce capable de grandes migrations, nous ne pouvons démontrer qu'il s'agisse de la même population générale. Les individus de Villa Montes sont un mélange d'adultes et de

prépubères qui restent peut-être toute leur vie dans le Pilcomayo.

Matériel examiné (12 ex.)

MNHN 1989, 123 — 11 ex. de 299 à 342 mm. Villa Montes, rio Pilcomayo, bassin du Paraná-Paraguay. Achetés au marché de La Paz en juillet 1986.

Collection J. GÉRY, N° 045 — 1 ex. de 290 mm. (Même localité).

Description (fig. 11)

Les *P. lineatus* boliviens ont 47 à 49 écailles en ligne latérale; 16 à 19 en ligne prédorsale; 8,5 à 9 entre la dorsale et la ligne latérale; 7,5 à 8,5 entre la ventrale et la ligne latérale; 18 à 20 autour du pédicule caudal; 8 (1 fois) ou 9 (11) rayons branchus à la dorsale; 8 (11) ou 9 (1) rayons branchus à l'anale; 42 (5), 43 (4) ou 44 (2) vertèbres. La cténoïdie des écailles est du même type que celle de

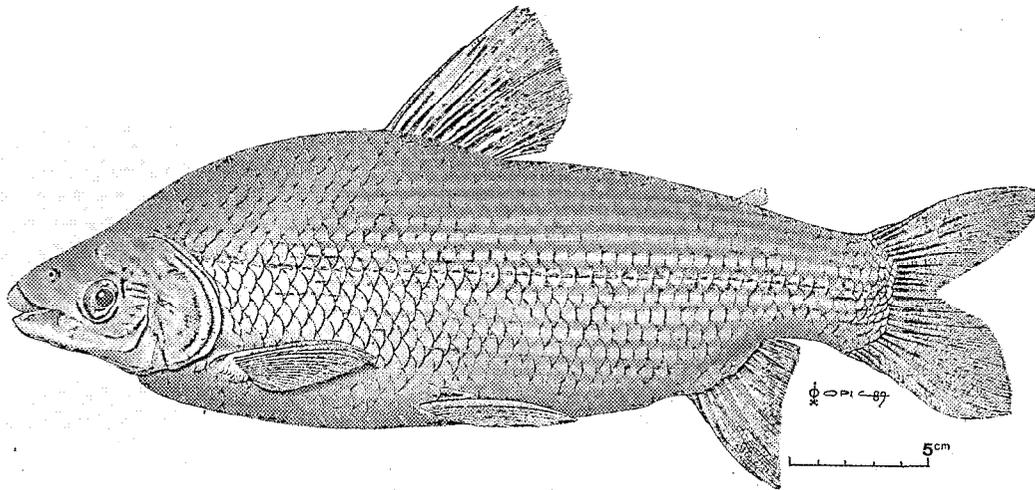


FIG. 11. — *Prochilodus lineatus*. Villa Montés, río Pilcomayo, bassin du Paraná-Paraguay. N° MNHN : 1989/123.
Prochilodus lineatus. Villa Montés, río Pilcomayo, Paraná-Paraguay basin. N° MNHN : 1989/123.

P. nigricans, variable avec les parties du corps et peu accentuée dans l'ensemble. Le profil supérieur de la tête est généralement faiblement concave. La bouche est subterminale. La lèvre supérieure, assez mince, est en partie cachée par le prémaxillaire quand la bouche est fermée. La coloration des flancs et de la dorsale est semblable à celle de *P. nigricans*. En revanche, l'anale et la caudale ne présentent jamais de taches noires, mais sont simplement lavées de gris.

Discussion

P. lineatus se distingue facilement des autres *Prochilodus* boliviens par la coloration uniforme de la caudale. Il a d'autre part une écaille de moins, en moyenne, en ligne latérale (48 au lieu de 49) et entre la dorsale et la ligne latérale (9 au lieu de 10). Le nombre moyen de vertèbres est légèrement mais significativement différent de ceux concernant *P. nigricans* et *P. labeo*. Si on compare les exemplaires présents à des exemplaires de même taille identifiés comme *P. nigricans*, on constate peu de différences dans les caractères métriques. La distance internarinaire (IN), la largeur de la mâchoire inférieure (IMI), la distance intercommissurale (IC) et la longueur du crâne (LCR) exprimées en % de la largeur de la tête (IT) sont plus petites en moyenne chez *P. lineatus*.

6. *PROCHILODUS* sp.

Matériel examiné

MNHN 1989, 127 — 1 ex. de 344 mm. Rio Itenez (Guaporé) à son confluent avec le rio Machupo, 12° 28' S et 64° 24' O environ. Collecteur ORSTOM, 5.IX.1984.

Description (fig. 12)

Ce poisson, semblable sur de nombreux points à *P. nigricans*, s'en distingue par les caractères suivants : cténoïdie plus accentuée; dents de forme très différente, avec un pied long et robuste et un apex court et peu torsadé (fig. 5); pied 3 à 4 fois plus long que l'apex; lèvre supérieure haute; corps très élevé, le rapport LS/HC atteignant 2,6, au lieu de 2,8 à 3,2 pour des *P. nigricans* de taille comparable. La lèvre supérieure et l'extrémité du museau sont gris foncé.

Discussion

Nous ne pouvons que souligner le caractère apparemment exceptionnel (en particulier en ce qui concerne la forme des dents) de cet individu, hélas unique, ce qui interdit tout autre commentaire.

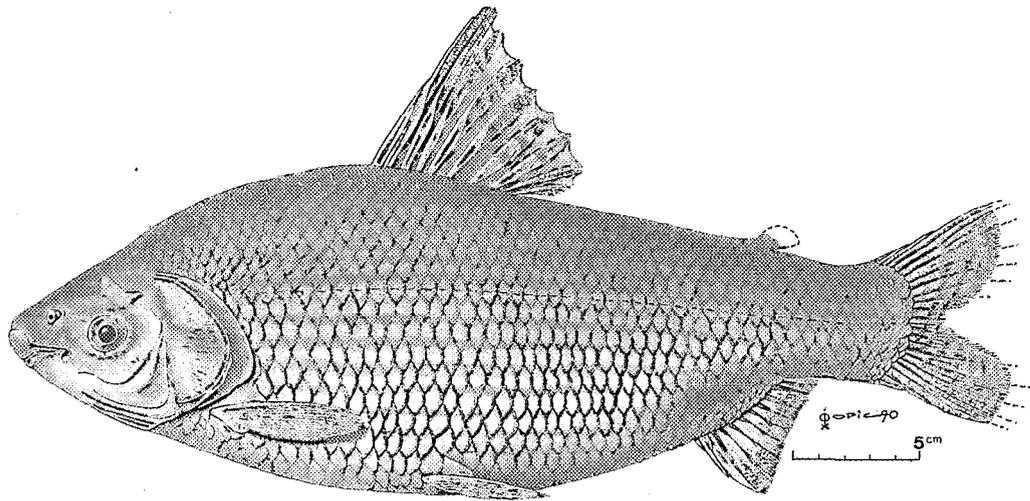


FIG. 12. — *Prochilodus* sp. Rio Itenez (ou Guaporé), au confluent du rio Machupo. N° MNHN : 1989/127.
Prochilodus sp. Rio Itenez (or Guaporé), at the confluence with R. Machupo. N° MNHN : 1989/127.

7. CLEF DE DETERMINATION DES *PROCHILODUS* BOLIVIENS

a. Caudale tachetée de noir.

b. Pied de la dent 3 à 4 fois plus long que l'apex. Corps très élevé, $LS/HC < 2,7$ chez les adultes.

Prochilodus sp. (Itenez)

bb. Pied et apex à peu près de la même longueur. Corps moins élevé, $LS/HC > 2,7$ chez les adultes.

c. Bouche terminale ou subterminale, lèvre supérieure relativement mince (hauteur de la lèvre 7,8 à 10 fois dans la longueur de la tête).

Prochilodus nigricans (Mamoré, Béni et Itenez)

cc. Bouche subinfère ou infère, lèvre supérieure bien développée (hauteur de la lèvre 5,0 à 7,7 dans la longueur de la tête).

Prochilodus labeo sp. n. (Andes : Mamoré et Béni)

aa. Caudale de coloration uniforme.

Prochilodus lineatus (Pilcomayo : Paraná-Paraguay).

REMERCIEMENTS

Les dessins des poissons illustrant cet article sont dus au talent de M. Pierre Oric que nous avons plaisir à remercier ici.

Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 21 mai 1991.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERTIN (L.), 1948. — Catalogue des Types de Poissons du Muséum national d'Histoire naturelle. 3^e Partie. Ostariophysaires (Characiniiformes, Gymnotiformes). Imp. Colas, Bayeux, 22 p.
- CASTELNAU (F. de), 1855. — Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, etc. II. Poissons. Paris : I-XII, 1-112, pls. 1-50.
- CUVIER (G.), VALENCIENNES (A.), 1849. — Histoire naturelle des Poissons. 22. Paris et Strasbourg : 532 p., pl. 634-650.
- FOWLER (H.), 1940. — A collection of fishes obtained by Mr. William C. Morrow in the Ucayali river basin, Peru. *Proc. Acad. nat. Sci. Phil.*, 91 : 219-289.
- GERY (J.), 1978. — Characoids of the World. Tropical Fish. Hobbyist Publications Inc., Neptune City, USA, 672 p.
- GERY (J.), MAHNERT (V.), DLOUHY (C.), 1987. — Poissons Characoïdes non Characidae du Paraguay (Pisces, Ostariophysii). *Revue suisse Zool.* 94 (2) : 357-464.
- MAGO LECCIA (F.), 1972. — Consideraciones sobre la sistemática de la familia Prochilodontidae (Osteichthyes, Cypriniformes), con una sinopsis de las especies de Venezuela. *Acta biol. Venez.*, 8 (1) : 35-96.
- PEARSON (N. E.), 1924. — The fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the rio Beni basin, Bolivia, collected by the Mullford expedition. *Indiana Univ. Stud.* 11 (64) : 1-58.
- PERUGIA (A.), 1897. — Di alcuni pesci raccolti nell'Alto Paraguay dal Cav. Guido Boggiani. *Annali Mus. civ. Stor. nat. «Giacomo Doria»*, ser. 2, 18 : 147-150.
- SANTOS (G. MENDES DOS), JEGU (M.), MERONA (B. de), 1984. — Catalogo dos Peixes comerciais do Baixo Rio Tocantins, projeto Tucuruí. Manaus, Electronorte/CNP/Inpa, 83 p.
- SPIX (J. B.), AGASSIZ (L.), 1829. — *Selecta genera et species Piscium quos in itinere per Brasiliam (1817-1820)... collegit...* D^r J. B. de SPIX. Munich : I-XVI, 1-138.
- VALENCIENNES (A.), 1847. — In A. d'ORBIGNY. Voyage dans l'Amérique méridionale, 1826-1833. Catalogue des principales espèces de Poissons. Paris, 5 (2) : 5-11, Atlas pls. I-XVI.