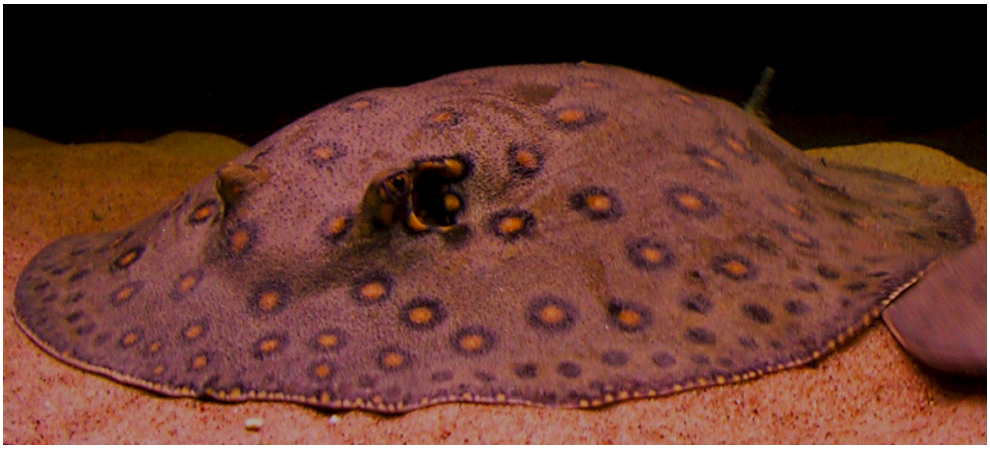
UPPSALA
UNIVERSITET

Familjen Potamotrygonidaes differentiering, biogeografi och metoder för artbeskrivning



Ludvig Orsén

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2014
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag

Familjen Potamotrygonidae har varit känd under andra namn under lång tid. Idag hittas och beskrivs nya arter med morfologiska och osteologiska metoder som man gjort sen man började artbeskriva Sydamerikas sötvattensrockor för knappt 200 år sedan. Genetiska studier har på senare år börjat tillämpas. Denna uppsats tar upp detta, men också Potamotrygonidaes släktskap med marina familjer, differentiering av Potamotrygonidae från marina förfäder och hur det blev sötvattenslevande. Utbredning av sötvattensrockor i världen och utbredningen av Potamotrygonidae i Sydamerika beskrivs samt förklaringar om hur man skiljer på släkten och vad för fysiologiska, osteologiska och genetiska karaktärer som undersöks. En kombination mellan det tre metoderna ger sannolikt bäst fylogenetiskt resultat, för att beskriva familjens släktskapsförhållande och evolutionära historia. En artlista som tillsammans med utbredningskartor ger en bild över var specifika arter återfinns i Amazonas har även sammanställts.

Introduktion

Familjen utav sötvattensrockor som benämns som Potamotrygonidae finns över större delen av Sydamerikas kontinent, med undantag för Chile (Rosa 1985). Det är den enda kända familjen av Chondrichtyes (broskfiskar) som uteslutande lever i sötvatten (Reis *et al.* 2003). Idag utgörs Potamotrygonidae utav fyra genus (*Heliotrygon*, *Paratrygon*, *Plesiotrygon* och *Potamotrygon*) med sammanlagt 27 arter (Fishbase 2012, Loboda & Carvalho 2013).

Första gången som sötvattensrockor omnämns i någon litteratur är så tidigt som i början av 1600-talet vid lokalnamnet òyabeburapeniò som beskrevs av Jesuiten Cristóvão de Lisboa (Rosa 1985, Carrier *et al*. 2010). Under 1700-talet fortsatte dokumenteringen av Jesuiten Sanchez Labrador som rapporterade fynd från Paraguayfloden (Rosa 1985). Sötvattensrockor har också dokumenterats från Orinoco floden samt Paráområdet i Brasilien under lokalnamnet òarraia-iaueiraò, där òarraiaò betyder rocka på portugisiska och òiaueiraò är ett ortsnamn. År 1822 publicerades den första illustrationen av en rocka från nedre utflödet av Paranáfloden (Rosa 1985). I modern tid så har utforskningen av Potamotrygonidae gett en ökad förståelse kring sambandet mellan denna familj och sina saltvattenslevande släktingar som man idag tror härstammar från Urolophider från Stillahavet. Man har studerat släktskapet hos invärtesparasiter hos dessa rockor för att kartlägga ursprunget till familjen (Rosa 1985, Marques 2000). Studier av invärtesparasiter har gett upphov till hypoteser om att familjen Potamotrygonidae härstammar från förfäder som blev instängda i det som man idag känner som Amazonas genom resningen av Anderna för 90 miljoner år sedan (Lovejoy *et al*. 1998).

Syftet med denna uppsats är att upplysa läsaren om förekomsten av sötvattensrockor, då främst i Amazonas, samt kartlägga utbredning och uppkomst av familjen i förhållande till de paleogeologiska händelser som Sydamerikanska kontinenten har haft. Avsikten är också att ge en förklaring till hur man känner igen de fyra olika släktena av Potamotrygonidae och hur man går tillväga för att ta reda på vilket släkte som är vilket, därmed ges möjlighet att lära sig

alla arter inom hela familjen och var i Sydamerika varje art återfinns. Följande frågor kommer undersökas:
Var finns sötvattensrockor idag?
Hur ser dagens hypotes ut om Potamotrygonidaes uppkomst och har andra hypoteser funnits?
Hur många släkten och arter omfattar familjen Potamotrygonidae?
Hur känner man igen det olika släktena inom Potamotrygonidae?

Sötvattensrockor

Idag känner man till att det finns sötvattensrockor i Amazonas i Sydamerika, familjen Potamotrygonidae (Fishbase 2012). I Afrika finns arterna *Dasyatis garouensis* från Benue floden i Makundi i Nigeria och *Urogymnus ukpam* från västafrika, båda tillhörande familjen Dasyatidae (Thorson & Watson 1975, Fyler & Caira 2006). Sötvattensrockor förekommer också i Indo-Kina och Norra Australien, med arterna *Dasyatis laosensis* (Indo-Kina) och *Himantura chaophraya* (Indo-Kina och norra Australien), båda arterna tillhör familjen Dasyatidae (Fyler & Caira 2006).

Habitatet de lever i är större floder i tropisk miljö, till exempel Amazonas och Mekong. Det är strikt bottenlevande och livnär sig på fisk, annelider, crustaseer och mollusker (Almeida *et al*. 2010). Det lokaliserar troligen sin föda genom laterala linjekanaler som sitter ventralt på rockorna. Dessa kanaler syns som porer när man ser till den yttre anatomin och antalet porer verkar kunna variera mellan olika arter (Shibuya et al. 2010). Det är ovovivipara (är en form av vivipari, där levande födsel sker och embryot får energi från gulesäcken) och parning sker mage mot mage (Chieffi 1962). Storleken varierar kraftigt från art till art, inom familjen Potamotrygonidae finns arter från 200 mm (*Plesiotrygon nana*) diskbredd (DB) upptill 1000 mm i DB, troligen finns arter upp till 2000 mm DB inom familjen Potamotrygonidae (Fishbase 2012). Den art av sötvattensrockor som man vet idag är störst är *Himantura polyepis* (synonym: *Himantura chaophraya*) (Figur 1), med en registrerad DB på 2400 mm och vikt på 600 kg (Fishbase 2012).

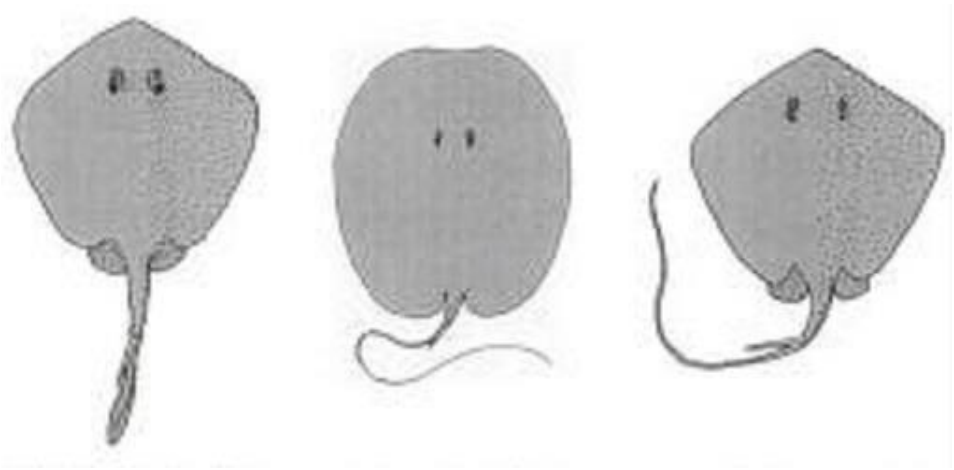
Dessa elasmobrancher (undergrupp till klassen Chondrichthyes, som består av hajar och rockor) är generellt nattaktiva och fredliga mot människor (Fishbase 2012). Men känner de sig hotade eller om man av misstag råkar trampa på dem använder de sin gifttagg för att försvara sig, detta sker genom en piskrörelse som ofta resulterar i att offret får taggen i foten eller skenbenet. Det har förekommit dödsfall av gifttaggen från rockor dock har dessa varit från saltvattenslevande rockor (BBC 2006).

Det som skiljer sötvattenslevande elasmobrancher från deras saltvattenslevande släktingar är framförallt invärtesanatomi. Saltkörteln är ett sådant exempel, hos sötvattenslevande elasmobrancher är den reducerad till skillnad från sina saltvattenslevande släktingar (William 1999). Saltkörteln används vid osmosreglering av natrium (Na) och klor (Cl), det har visat sig att saltkörteln expanderar eller kontraherar beroende på koncentration av salthalt. Detta gör det möjligt för elasmobrancher att klara av att vandra i olika koncentrationer av saltvatten, resultatet blir en ökad/minskad produktion av urin, då urinen används som exkretionskälla för

NaCl (William 1999). Sötvattenslevande elasmobrancher använder inte urea som osmolyt och använder inte heller homeostas på samma sätt som sina saltvattenslevande släktingar, de verkar istället ha ett osmosreglerande system som mer liknar sötvattenslevande teleoster (benfiskar) (William 1999).

Familjen Potamotrygonidae

Det har genom åren varit omtvistat vilka släktingar som är närmast besläktade med familjen Potamotrygonidae. Det har stått mellan Urolophidae (förekommer främst i Stillahavet, men finns i Atlanten) och Dasyatidae (förekommer främst i Atlanten men finns också i Stillahavet). Ser man till morfologin på samtliga tre familjer finner man både likheter och olikheter (Figur 1). Urolophiders disk är vinklad till en trubbig pilformation, har eller saknar ryggfena och om den finns är den placerad precis framför gifttaggen på stjärten. Stjärten är kort, trubbig och inte pisklik, på stjärten sitter stjärtfenan som kan vara lite längre till lite kortare än nos till kloak längd (SVL, från engelskans snouth to vent length). Gifttaggen är ungefär hälften så lång som stjärten (William 1999). Adulter är för det mesta lite mindre än 1000 mm i DB (William 1999). Dasyatider är trubbigt runda, vinklade eller medialt utdragna över disken, med kort till lång nos. Disken varierar från något bredare än lång (bredd mindre än 1,5 gånger längden) till något smalare än lång. Ryggfena saknas och stjärtfenan är kort till kraftigt utdragen, stjärten är korpulent till slank vid basen men blir piskliknande efter gifttaggen. Stjärten är mellan dubbelt så lång som SVL till något kortare än SVL. Adulter varierar i storlek mellan 1000 mm ï 4000 mm över disken (William 1999). Potamotrygonider är rockor med trubbigt rundad till stympad nos. Disken är cirkulär till något oval, något längre än bred, ryggfena saknas, stjärten kort och korpulent till ganska lång och smal, dock mer eller mindre piskliknande distalt (efter) gifttaggen. Stjärten är mycket längre till något kortare än SVL. Stjärtfenan är reducerad eller utdragen till att sträcka sig till efter stjärten slutat. Adulter är för det mesta kortare än 1000 mm över disken, men vissa kan möjligen komma upp till 2000 mm (William 1999).



Figur 1. Omarbetad från William (1999). Läses vänster till höger: Urolophidae, Potamotrygonidae och Dasyatidae.

Etymologi
När man först började beskriva sötvattensrockor från Amazonas i början av 1800-talet användes släktnamnen *Trygon* och *Taeniura* (Rosa 1985, Reis *et al*. 2003). Efter att en specifik nyckel till alla sötvattensrockor i Brasilien publicerades år 1908 placerade man alla arter i släktet *Elipesurus* som tillhörde familjen Dasyatidae. Alla potamotrygonider blev senare reviderade år 1913, med undantag för *T. constellata* Vaillant och *T. histrix* Ocellata. Vid en omarbetning av det brasilianska potamotrygoniderna av Fowler (1948) ändrades familjenamnet till Paratrygonidae för en kort tid. Detta validerades som felaktigt och familjen fick åter namnet Potamotrygonidae, samma år felidentifierades den marina arten *Raja ajereba* till att vara en sötvattenslevande rocka och placerades därför som en art tillhörande *Paratrygon*, detta togs senare bort (Rosa 1985). År 1962 delades arten *Potamotrygon garouaensis* från Bénoué floden i Nigeria in i Potamotrygonidae, denna art blev senare indelad i släktet *Dasyatis* (Rosa 1985 och Reis *et al*. 2003). Släktnamnen *Trygon* och *Taeniura* är föråldrade och har idag byts ut mot *Heliotrygon, Paratrygon, Plesiotrygon* och *Potamotrygon*, vid dagens användning för binominal nomenklatur av familjen Potamotrygonidae. Idag är familjenamnet Potamotrygonidae vetenskapligt accepterat för Sydamerikanska sötvattensrockor, främst efter oberoende användning av namnet (Rosa 1985, Reis *et al*. 2003).

Evolution
Med genetisk data har man kunnat fastslå att differentieringen till familjen Potamotrygonidae skedde mellan 6 ï 38 miljoner år sedan, och troligast ca 19 miljoner år sedan under Midocene perioden (Lovejoy *et al*. 1998). Vid den molekylära analysen visar resultaten på att differentiering av familjen Potamotrygonidae skedde någon gång mellan tidsepokerna Miocene och Pilo-Pleistocene, detta styrks också utav geografiska händelser vid samma tid. Vid tidig Miocene skulle familjen Potamotrygonidae börja utformas från sina marina släktingar (Lovejoy *et al*. 1998, Marques 2000).

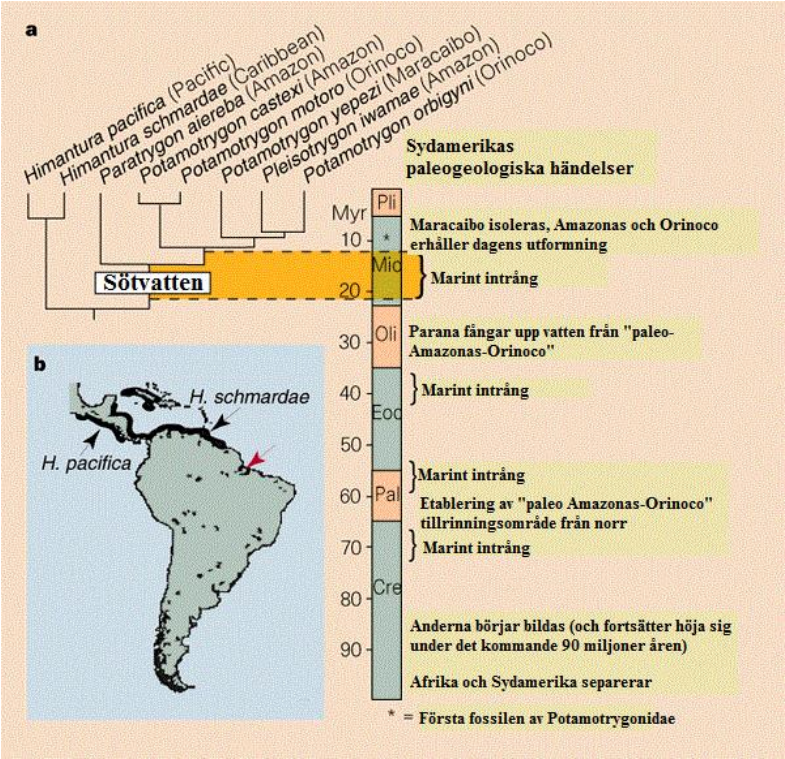
Brooks *et al*. (1981) myntade fyra olika teorier för hur familjen Potamotrygonidae kan ha kommit att bli strikt sötvattenslevande. Tre av dessa har fått större genomslag. Det tar upp härkomst, evolution och sannolikhet för vilken marin släkting som är närmast besläktad med Potamotrygonidae.

- Den första handlar om att marina rockarter har invaderat Sydamerikanska kontinenten och gått in i flodsystemen från Atlanten. Detta skulle då förklara den parasitiska faunan som återfunnits i potamotrygonider från ett av flodsystemen som ligger i mynningen till havet och dess likhet till marina rockarter, i förhållande till vad man funnit i potamotrygonider från andra flodsystem. Denna teori har också använts för att styrka att Potamotrygonidae har den marina familjen Dasyatidae (som idag är mest utbredd i Atlanten) som systerfamilj och därmed härstammar från Atlanten (Rosa 1985).

- Hypotes två utformar ett scenario där en enda art från familjen Dasyatidae skulle ha invaderat flodsystemet från havet, möjligen Amazonfloden. För att senare sprida sig

genom den Sydamerikanska kontinenten. Denna hypotes bygger då på att potamotrygonider (och dess parasiter) skulle utgöra en monofyletisk grupp, och att parasiterna som återfinns hos potamotrygonider också skulle finnas i Atlantiska dasyatider. Dock har denna hypotes precis som hypotes två bedömts som otillräckligt bevisad (Rosa 1985).

- Den hypotes som idag anses mest trovärdig är hypotes tre (Brooks *et al*. 1981). Efter undersökningar av parasiter hos potamotrygonider i ett flertal flodsystem i Sydamerika, har det kunnat konstateras att dessa parasiter utgör en monofyletisk grupp som inte härstammar från förfäder hos marina dasyatider i Atlanten. Det har dock visat sig att parasiter från potamotrygonider har parasitsläktingar från urolophider (familjen Urolophidae) i Stillahavet. Slutligen kan man då konstatera att potamotrygonider härstammar från Stillahavet ursprungligen och inte från Atlanten. Potamotrygonider är därför ett resultat av resningen av Anderna. Förfäder till dagens potamotrygonider stängdes då in i det som vi idag känner som Amazonas, och började där utvecklas till dagens familj av Potamotrygonidae (Rosa 1985). Det kan dock ha tagit lång tid från det att Amazonas bildades till det att potamotrygonider utvecklats och differentierat till det potamotrygonider som vi känner idag (Lovejoy *et al.* 1998). Då Anderna bildades under Kritaperioden omkring 90 miljoner år sedan och det första fossil av potamotrygonider är från sen Mioceneperiod, ca 9 miljoner år sedan (Figur 2). Under Midoceneperioden genomgick den Sydamerikanska kontinenten stora förändringar i topografin, miljön och flodavrinningarna, på grund av tektoniska förskjutningar samt förändrade havsnivåer (Lovejoy *et al*. 1998).



Figur 2. Omarbetad från Lovejoy *et al.* (1998) som visar på uppkomst av Anderna och det första fossil av Potamotrygonidae. Även separeringen av Potamotrygonidae från sina marina släktingar illustreras. **a** visar tidslinjen för tidsepoker. **b** karta på var det två marina arterna återfinns, rödpil illustrerar var man tror att förfadern till Potamotrygonidae skulle invandrat från Atlanten om hypotes tre var korrekt.

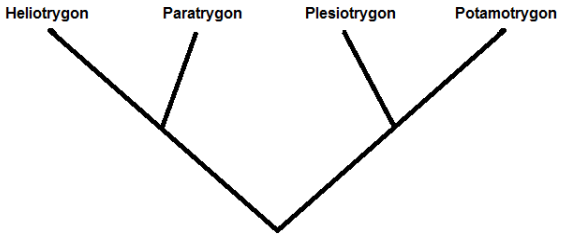
Det ska tilläggas att hypotes tre baseras på dagens utbredning av Atlantrockfamiljen Dasyatidae och Stillahavsrockfamiljen Urolophidae, den tar inte hänsyn till ifall distributionen av dessa familjer sett annorlunda ut genom historien (Brooks, Thorson and Mayes 1981). Hypotesen tar inte heller upp möjligheten till en förekomst av både dasyatider och urolophider i Sydamerika under den aktuella tiden för differentiering till Potamotrygonidae, därmed finns det inga belägg för att potamotrygonider härstammar från dasyatider i Stillahavet kontra urolophider från Atlanten (Rosa 1985). Detta kan dock också ses som irrelevant då förbindelsen mellan Stillahavet och Atlanten var öppen via bland annat Panama under tidig Pliocene till mitten av Pliocene (Berggren och Hollister 1974), resultatet blev en möjlig spridning av faunan mellan de olika haven. Även om diverse olika hypoteser och mothypoteser har proklamerats om från vilka hav och marina familjer av rockor som Potamotrygonidae härstammar, verkar den mest troliga vara att familjen härstammar från en urolophid förfader från Stillahavet. Detta stämmer också bäst överens med Sydamerikas paleogeografi och geologiska historia (Rosa 1985, Marques 2000).

Heliotrygon

Heliotrygon är det senast tillkomna släktet till familjen Potamotrygonidae, det tillkom 2011. Namnet kommer från grekiskans *helios* som betyder sol och *trygon* är grekiska för rocka. Deras levnadsmiljö är djupa kanaler i grumligt vatten. Släktet *Heliotrygon* består idag av två arter, *H. gomesi* och *H. rosai* (Carvalho & Lovejoy 2011). Den mest uppenbara skillnaden mellan släktet *Heliotrygon* och övriga släkten i Potamotrygonidae är dess mycket cirkulära och konvexa diskform, även bäckenbenet är mycket reducerat i detta släkte i förhållande till det övriga, det har också en reducerad gifttagg. Andra kännetecken som är distinkta för *Heliotrygon* inom familjen Potamotrygonidae men inte inom myliobatiformer (är en av fyra ordningar till överordningen Batoidea) är cirkulära näsborrar utan veck, ögonen är kraftigt reducerade, bröstfenorna är helt skymda under disken. Inget annat myliobatiform-släkte har så reducerad gifttagg som *Heliotrygon*, dock finns det enstaka arter som har reducerad gifttagg (Carvalho & Lovejoy 2011).

Figur 3. Omarbetad från Carvalho och Lovejoy (2011). Från vänster till höger, dorsal och ventral sida av *H. gomesi* och dorsal och ventral sida av *H. rosai*.

Arterna sinsemellan skiljer sig i deras diskfärger (Figur 3), *H. gomesi* är jämnt beige till lätt ljusbrun utan mönster, *H. rosai* är mönstrad med oregelbundna vita linjer som ligger på en ljusbrun till grå grundfärg. *Heliotrygons* morfologiska och anatomiska drag gör den till en systergrupp till *Paratrygon*, detta har också bevisats med molekylära analyser. *Heliotrygon* och *Paratrygon* är i sig systergrupper till *Plesiotrygon* och *Potamotrygon* (Figur 4) (Carvalho & Lovejoy 2011).



Figur 4. Bearbetad från Carvalho och Lovejoy (2011). Visar släktskapet mellan de fyra släktena *Heliotrygon*, *Paratrygon*, *Plesiotrygon* och *Potamotrygon* för familjen Potamotrygonidae. Baseras bara på morfologiska och osteologiska mätningar.

Utbredningen av *H. gomesi* anses utgöra hela Amazonfloden, men lokaler som typarten kommer från ligger i Peru, nära staden Iquitos. *H. rosai* och *H. gomesi* har samma utbredningsområde, båda arterna har en likadan utbredning som *Plesiotrygon iwamae*. Båda arterna har artnamn som uppmärksammar författare som varit betydelsefulla för familjen Potamotrygonidae, Ricardo S. Rosa och Ulisses L. Gomes (Carvalho & Lovejoy 2011).

Paratrygon

Släktet *Paratrygon* är ett av det först beskrivna släktena i familjen Potamotrygonidae, beskrevs år 1841. Dock var första beskrivningen gjord på tvivelaktiga data och saknade bland annat illustrationer. Släktet har kallats för flera olika namn genom åren som har lett till förvirring och flertalet synonymer (Rosa 1990, Frederico *et al.* 2012). *Paratrygon* omnämns första gången år 1865 fast då som subgenus (Rosa 1985, Reis *et al.* 2003). Idag består *Paratrygon* bara av en art (Fishbase 2012), *Paratrygon aiereba* (Figur 5). *Paratrygon* är systergrupp till *Heliotrygon*, båda är i sin tur systergrupper på *Plesiotrygon* och *Potamotrygon* (Carvalho & Lovejoy 2011). Det som kännetecknar *Paratrygon aiereba* är små ögon, en inåtvänd grund konvex nos, få och platta tänder samt en kort och pisklikt stjärtbihang (Rosa 1990, William 1999, Frederico *et al.* 2012).

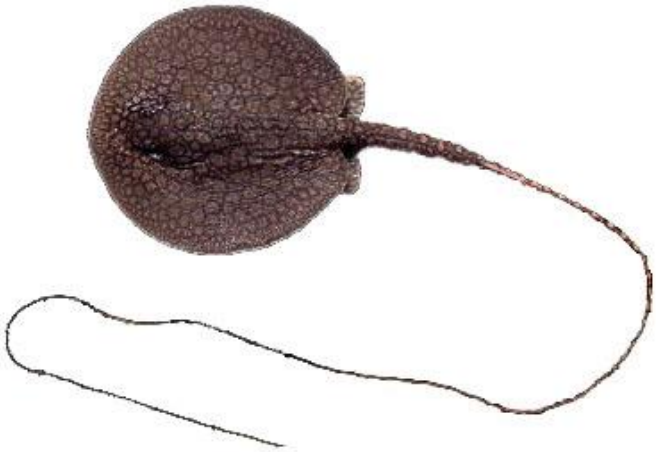
Figur 5. Visar *Paratrygon aiereba* i dorsal vy. Bild omarbetad från Bleher (2011).

Paratrygon aiereba är en av de få arter som återfinns i flera flodsystem i Amazonas. Frederico *et al.* (2012) hävdar efter en studie i fem olika floder (Negro, Solimões-Amazon, Tapajós, Xingu och Araguaia) som ligger spridda över hela brasilianska Amazonas, att arten

Paratrygon aiereba förmodligen rymmer flera olika arter. Detta efter att genetiska studier gjorts på samtliga populationer och även om de genetiska skillnaderna mellan populationerna inte var stor nog för att bekräfta olika arter (4 % som mest) (Frederico *et al*. 2012), har frågan om förekomsten av fler arter väckts.

Plesiotrygon

Är det näst yngsta släktet inom familjen Potamotrygonidae och består idag av två arter *Plesiotrygon iwamae* (beskriven 1987, samma år beskrevs släktet) och *Plesiotrygon nana* (beskriven 2011) (Rosa *et al*. 1987, Carvalho & Ragno 2011). *Plesiotrygon iwamae* är beskriven från övre och centrala delarna av Amazonas, i Ecuador och Brasilien, från floderna Napo och Solimbes (Rosa *et al*. 1987). *Plesiotrygon nana* är beskriven från Rio Itaya, Rio Pachitea, Rio Solimões och Rio Purus från det övre Amazonasområdet i Peru (Carvalho & Ragno 2011). Släktet skiljer sig från sina systersläkten genom att ha små reducerade ögon, långsmal stjärt som blir kraftigt långsmal efter gifttaggen (bihanget) samt har tydligt synliga bukfenor utskjutande under disken (Figur 6) (Rosa *et al*. 1987, Carvalho & Ragno 2011). Även om både *Paratrygon* och *Heliotrygon* har långsmala stjärtar som kan påminna om *Plesiotrygon*, har *Plesiotrygons* gifttagg betydligt mer posterior placering med en längre förtjockad del av stjärten än vad *Paratrygon* och *Heliotrygon* har. *Plesiotrygon nana* är precis som *P. iwamae* beskriven utifrån morfologiska och osteologiska grunder (Rosa et al. 1987, Carvalho & Ragno 2011). *Plesiotrygon nana* är den minsta arten (max 250 mm i DB) inom familjen Potamotrygonidae som man idag känner till, färgen på dorsalsida har en mörk grå/brun bakgrundfärg med gräddvita rosettmönster och disken är helt cirkulär (Carvalho & Ragno 2011). *Plesiotrygon iwamae* är större till storleken, omkring 650 mm i DB. Det är den enda arten inom släktet *Plesiotrygon* där tänderna skiljer sig åt mellan könen, hanen har något spetsigare tänder i båda käkarna. Färgen är rätt lik den hos *Plesiotrygon nana* men stjärten hos *P. iwamae* är vit medan den hos *P. nana* är mörkgrå (Rosa *et al*. 1987, Carvalho & Ragno 2011).



Figur 6. Omarbetad från Carvalho och Ragno (2011), visar dorsalsidan av *Plesiotrygon nana*.

Potamotrygon

Släktet *Potamotrygon* är det största släktet inom familjen Potamotrygonidae. Det innehåller 22 arter som är representerade över hela Amazonasområdet (se Appendix för fullständig lista på arterna, utbredning och beskrivningsår), utbredningen varierar mellan arterna, där vissa är endemiska till endast en flod (exempel *P. leopoldi*) (Rosa 1985), medan andra återfinns över stora delar av Amazonas (exempel *P. motoro*), det arter som har stor spridning har på senare år varit målarter för att finna nya arter inom den ursprungliga arten (Loboda & Carvalho 2013). *Potamotrygon* etablerades år 1877, även ett annat släktnamn *Disceus* etablerades, *Disceus* är idag borttaget. Anledning till etableringen av *Potamotrygon* och *Disceus* var att inkludera alla sötvattensrockor från Sydamerika, samma år skapades också en nyckel för *Potamotrygon* (Rosa 1985, Reis *et al*. 2003).

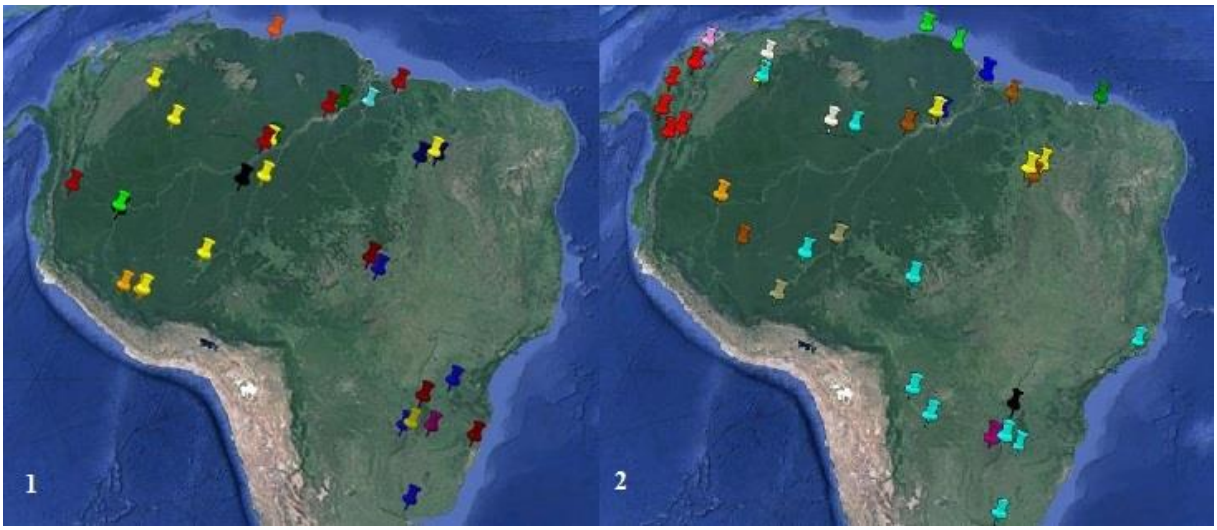
De morfologiska kännetecknen för *Potamotrygon* skiljer sig markant från sina tre systersläkten. Disken är något längre än bred, bukfenorna vagt synliga under disken (Figur 7), ögonen är stora (Figur 8), i förhållande till det andra tre släktena. Stjärten är köttig och ungefär 70 - 88 % av DB i längd, stjärten brukar också ha taggar lateralt och dorsalt som avslutas med 1 ï 3 gifttaggar, piskliknande bihang efter gifttagen saknas hos alla arterna i släktet (Rosa et al. 2008, Loboda & Carvalho 2013). Ett undantag är *Potamotrygon marinae* från Franska Guiana, där de underutvecklade pre-pelviska delarna är tydligt synliga, detta kan tydas från den korta stjärten, arten saknar dock fortfarande de pisklika bihanget efter gifttaggen (Deynat 2006). Hos vissa arter är tändernas form könsdimorfa, hos honor och icke könsmogna hanar är tänderna mer romboida och hos könsmogna hanar är de mer kuspidala (Rosa *et al*. 2008, Loboda & Carvalho 2013). Färgerna på dorsalsida varierar kraftigt från art till art, detta har lett till svårigheter att korrekt artbestämma arter inom *Potamotrygon* (Rosa *et al*. 2008, Silva & Carvalho 2011a).

Figur 7. *Potamotrygon motoro*. Omarbetad från Elasmodiver (2014).

Figur 8. Öga från *Potamotrygon motoro*. Omarbetad från Elasmodiver (2014).

Utbredningskartor

Utbredningen av familjen Potamotrygonidae skiljer sig mellan arterna. En del arter är endemiska till en flod, till exempel *Potamotrygon leopoldi, m*edan andra arter är sprida över stora delar av hela Amazonas, till exempel *Potamotrygon motoro* (Figur 9). Potamotrygonider återfinns på hela den Sydamerikanska kontinenten med undantag för Chile.



Figur 9. Utarbetad från Google Earth. Visar två kartor med 26 utav de 27 arterna (*Potamotrygon humerosa* finns inte med) från familjen Potamotrygonidae uppdelade på hälften i varje karta. Se appendix för vilka markeringar som hör till respektive arter (Fishbase 2012, Google Earth 2012, IUCN 2013).

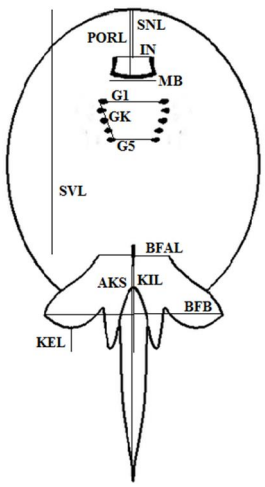
Systematisk metod och fylogeni

Morfologi

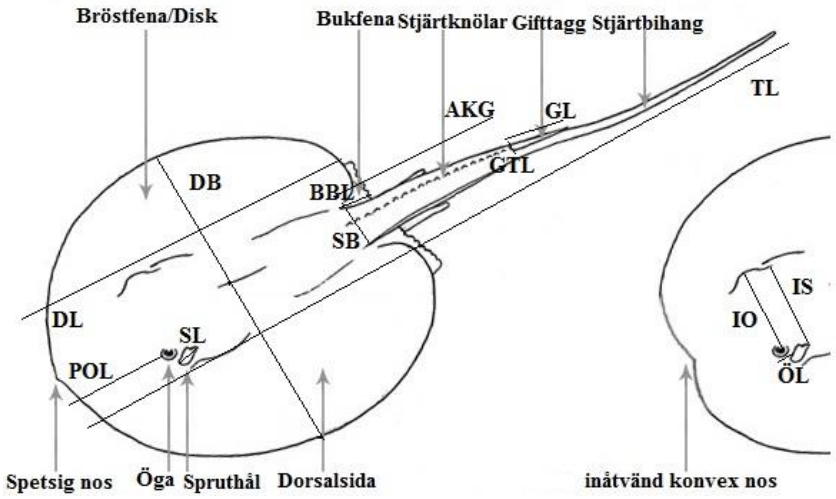
Metoder för morfologiska mätningar på familjen Potamotrygonidae har genomförts utifrån bestämningslitteratur. Bestämmelserna kommer från Müller och Henle (1841), Bigelow och Schroeder (1953), Hubbs och Ishiyama (1968), Castex och Castello (1970a), Thorson och Watson (1975), Rosa (1985) och Rosa *et al*. (1987). Det som använts i störst utsträckning för artbeskrivningar under 2000-talet är Bigelow och Schroeder (1953), Hubbs och Ishiyama (1968) och Rosa (1985). Carvalho *et al*. (2011) och Carvalho och Lovejoy (2011) gav en utförlig förklaring till vad bestämmelserna innefattar, Tabell 1, figur 10 och figur 11.

Tabell 1. Yttre morfologiska mätningar (Carvalho & Lovejoy 2011).

Karaktär	Förklaring
TL (totallängd)	Avstånd från nosspets till svansspets
DL (disklängd)	Största avståndet från nosspets till posterior ända av disken
DB (diskbredd)	Största avståndet mellan laterala ändarna på disken
IO (interorbitalt avstånd)	Avståndet mellan ögonens högstapunkt
IS (interspikulärt avstånd)	Avståndet mellan det posteriora ändarna av spruthålen
ÖL (ögonlängd)	Största diametern på exponerad ögonglob
SL (spruthålslängd)	Största avståndet mellan anteriora och posteriora ändarna hos spruthålet
POL (pre-orbital längd)	Avstånd från nosspets till anterior ända av ögat
PNL (pre-nasal längd)	Avstånd från nosspets till anterior ända av näsborrarna
PORL (pre-oral längd)	Från nosspets till munöppning
IN (internarialt avstånd)	Avståndet mellan de två anteriora ändarna på näsborrarna
MB (munbredd)	Största avståndet mellan munändarna
G1 (avstånd mellan 1:a gälöppningarna)	Avståndet mellan de inre ändarna av 1:a gälöppningarna
G5 (avstånd mellan 5:e gälöppningarna)	Avståndet mellan de inre ändarna av 5:e gälöppningarna
GK (gälkorgslängd)	Avståndet mellan yttre ändan av 1:a gälöppningen till inre ändan av 5:e gälöppningen
BFAL (bukfenornas anteriora längd)	Längden mellan det anteriora ändarna på bukfenorna
BFB (bukfensbredd)	Största avståndet mellan bukfenornas posteriora ändar
KEL (klaspernas externa längd)	Avståndet mellan bukfenans posteriora ända till klaspernsspets
KIL (klaspernas interna längd)	Avståndet från kloakens posteriora ända till klaspernsspets
AKS (avståndet mellan kloak och stjärtspets)	Avståndet från kloakens posteriora ända till stjärtspets
SB (stjärtbredd)	Största bredden vid stjärtroten
SVL (nos till kloak längd)	Avstånd från nosspets till kloaken
BBL (bröstfena till bukfena längd)	Där stjärten och disken går ihop till posteriora ändan av bukfenan
AKG (avståndet mellan kloaken och gifttaggen börjar)	Avståndet mellan kloaken och där gifttaggen börjar
GL (gifttaggslängd)	Längden på gifttaggen
GTB (gifttaggensbredd)	Bredden mäts där gifttaggen börjar



Figur 10. Vy av ventralsida med morfologiska karaktärer. Omarbetad från Wingerter (2013).



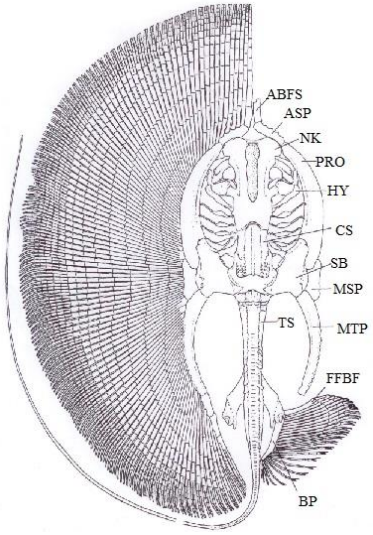
Figur 11. Dorsal vy som visar på morfologiska karaktärer. Omarbetad från Elasmodiver (2014).

Osteologi

Innan studier görs på den osteologiska anatomin rengörs, röntgas och färgas proverna in enligt Dingerkus och Uhler (1977). Efter angiven preparering så har Carvalho och Lovejoy (2011) studerat följande osteologiska delar enligt Nishida (1990), Tabell 2 och figur 12.

Tabell 2. Osteologiska mätningar för hela kroppen (Nishida 1990).

Karaktär	Förklaring
ABFS	De förstorade anteriora bröstfenstrålarna
PRO (propterygium)	Det mest anteriora benet i bröstfenan
ASP	De anteriora segmentet av propterygium
NK	Nasal kapsel
HY (hyomandibula)	Ett mellanben som fäster över- och underkäken till kraniet
CS (cervicothorax synarcula)	Ett ben som fäster till nacken, bröstkorgen och synarkularet
SB	Skulderblad
MSP (mesopterygium)	Mittenbenet av de tre olika benen i bröstfenan
MTP (metapterygium)	Det mest posteriora benet i bröstfenan
TS (thoracolumbar synarcula)	Det bakre synarkularet som sträcker sig längs thorax och ländryggen
FFBF	Förstorad första (mest anterior) bukfenstråle
BP (basipterygium)	Förstorad sista (mest posterior) bukfenstråle

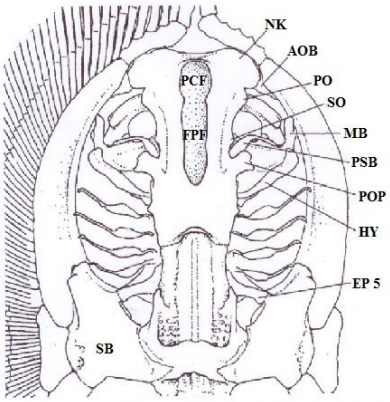


Figur 12. Visar osteologiska karaktärer för hela kroppen av *Heliotrygon gomesi*. Synarkularet agerar som ett skydd till ryggkotor (Claeson 2011). Omarbetad från Carvalho och Lovejoy (2011).

Carvalho och Lovejoy (2011) studerade också splanchnokraniet (ansiktsbenen), scapulocoracoiden (är en del av bukgördeln som bland annat innehåller skulderbladen) och bröstfenans skelett mer ingående, Tabell 3 och figur 13.

Tabell 3. Detaljerade osteologiska mätningar på splanchokraniet, scapulocoracoiden och bröstfenans skelett (Carvalho & Lovejoy 2011).

Karaktär	**Förklaring**
NK	Nasal kapsel
AOB (antorbitalt brosk)	Brosk som sitter framför ögat
PO (pre-orbital process)	Utväxt före ögat
SO (supraorbital process)	Utväxt över ögat
MB (Meckels brosk)	Underkäke
PSB (pre-spirakulärt brosk)	Brosk före spruthål
POP (postorbital process)	Utväxt efter ögat
HY (hyomandibula)	Ett mellanben som fäster i över- och underkäken till kraniet
EP 5 (femte epibranchiala beståndsdelen)	Femte (första är den närmast nosen) broskbiten som fäster femte gälbågen
PCF (precerebral fontanell)	Fontanell placerad före cerebrum
FPF (frontoparietal fontanell)	Fontanell placerad vid pannan (pannväggen)
SB	Skulderblad

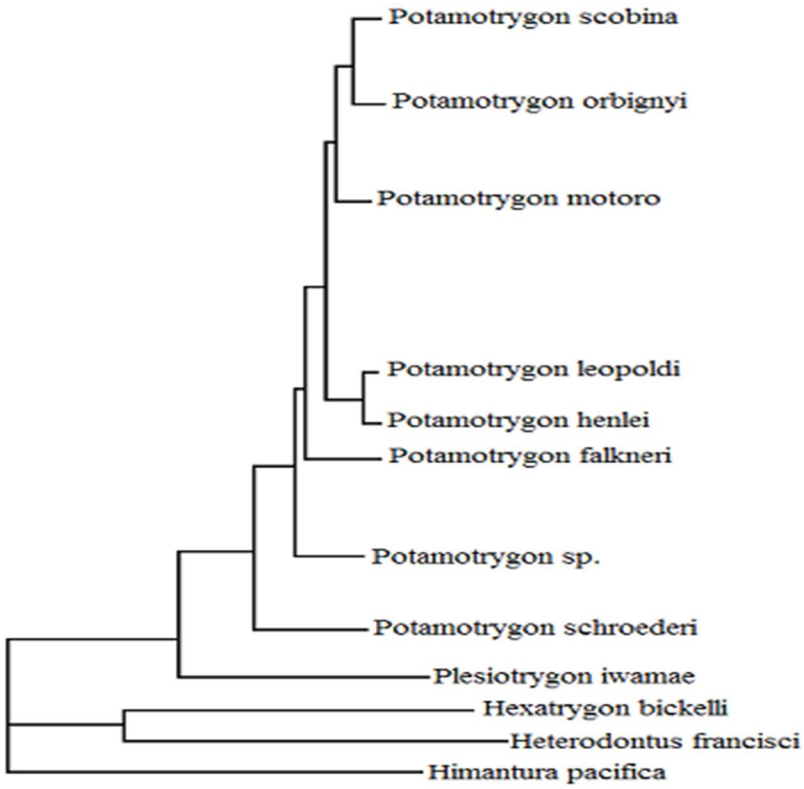


Figur 13. Visar splanchnokraniet, scapulocoracoiden och bröstfenans skelett. Omarbetad från Carvalho och Lovejoy (2011).

Genetiska metoder

Användningen av genetiska metoder för artbestämning, finna nya arter samt upptäcka monofyli inom familjen Potamotrygonidae är idag begränsad (Toffoli *et al*. 2008). Det har på senare år börjat diskuteras om inte en blandad användning av genetiska, morfologiska och osteologiska karaktärer är det mest exakta tillvägagångssättet för att öka sannolikheten att kunna fastställa arter och släktens placering i det fylogenetiska trädet inom familjen Potamotrygonidae. Det finns fortfarande belägg för att inte helt övergå till genetiska studier, då den genetiska differensen bland en del arter anses fortfarande vara för låg för att kunna säkerställa artbestämning och monofyli från endast genetiska studier (Toffoli *et al*. 2008). Detta visade Marques (2000) när han efter genetiska studier på *Plesiotrygon iwamae*, *Potamotrygon yepezi* samt en obeskriven art av *Potamotrygon* konstaterade att dessa två släkten inte var monofyletiska (Figur 14). Idag används cytokrom b (Figur 14) och mitokondriskt cytokrom c-oxidas (COI) (Figur 15), 12S och 16S vid genetiska studier på Potamotrygonidae (Marques 2000, Toffoli *et al*. 2008).

Figur 14. Omarbetad från Marques (2000). Trädet baseras på cytokrom b mtDNA. Trädet innefattar släktskapet mellan potamotrygonider samt tre saltvattenslevande rockor, två från släktet *Himantura* och en från släktet *Taeniura*. Observera att vissa artnamn på *Potamotrygon* har reviderats och är inte längre giltiga.



Figur 15. Omarbetad från Toffoli *et al.* (2008). Trädet baseras på cytokrom c-oxidase och Neighbor joining analys. Trädet innefattar släktskapsplacering mellan potamotrygonider, två saltvattenslevande rockor samt en saltvattenslevande haj.

Diskussion

När det kommer till uppkomsten av familjen Potamotrygonidae som man känner den, är det allmänt accepterat utifrån kunskapen man har, både morfologisk, genetisk och paleogeografisk att de närmaste systerfamiljerna är Dasyatidae, Urotrygonidae och Urolophidae. Dessa familjer återfinns i Atlanten, Karibiska havet och Stillahavet (Brooks *et al*. 1981, Rosa 1985 och Marques 2000). Man vet att potamotrygonider förekom för knappt 10 miljoner år sedan. Men man vet inte exakt hur länge det har funnits, eller hur evolutionen har gått till från det att Anderna höjde sig för 90 miljoner år sedan och skapade dagens Amazonas, till det att man funnit fossil av potamotrygonider som är knappt 10 miljoner år gamla. Under det ca 80 miljoner år som information saknas känner man inte till något alls om förfäderna till dagens potamotrygonider (Lovejoy *et al*. 1998).

När det kommer till att beskriva arter inom familjen Potamotrygonidae har uteslutandet av genetiska data varit och är än idag omfattande. Artbeskrivningar har gjorts på morfologiska och osteologiska egenskaper. Det finns ett fåtal genetiska studier gjorda på potamotrygonider, dock har dessa oftast riktat in sig på att beskriva familjens ursprung, bland annat genom att göra studier på parasiter inom Potamotrygonidae, men också för att göra jämförelser med idag levande marina familjer (Lovejoy *et al*. 1998 och Frederico *et al*. 2012). Att det saknas kunskap om potamotrygoniders genetik kan ligga i att mycket arbete på Potamotrgyonidae gjordes innan tekniken för genetisk artbeskrivning var aktuell, även en tradition att använda

gamla arbetssätt för att beskriva arter inom denna familj kan ligga till grund för avsaknad av genetiskt material (Toffoli *et al*. 2008, Carvalho & Ragno 2011 och Carvalho & Lovejoy 2011).
Förr har det också funnits en strävan efter att bara utforska de potamotrygonider som återfinns i Brasilien, resultatet har blivit att detta land är i förhållande till dess grannländer välutforskat på potamotrygonider, även om det fortfarande verkar finnas nya arter att beskriva i Brasilien (Potamotrygon sp. från Rio Negro i Brasilien som omnämns i Marques (2000)). Idag har man börjat utforska övriga länder i Sydamerika och det är i dessa länder som flest nya artbeskrivningar sker idag (ex. Franska Guyana, Peru och Surinam), dock fortfarande med gamla metoder (morfologiska och osteologiska) (Carvalho & Ragno 2011, Carvalho & Lovejoy 2011). Genom att göra omfattande genetiska studier på redan beskrivna arter, samt i framtiden när nya arter skall beskrivas, skulle detta validera familjens fylogenetiska placering. Detta skulle inte bara öka trovärdigheten på artnivå utan även på släktnivå (Frederico *et al.* 2012). Man har idag till exempel med genetiska studier sett att släktet Potamotrygon inte är monofyletiskt, på grund av den tvetydighet som genetiska analyser visade mellan *Plesiotrygon iwamae* och *Potamotrygon yepezi* (Marques 2000). Men detta baserar sig på en studie, fler studier bör göras för att kunna validera resultaten. Även arter med stor spridning som tidigare inte har artbestämts med genetiska metoder, är idag målarter för att med hjälp av genetiska metoder testa om dessa arter rymmer fler arter, man har redan kunnat bevisa att så är fallet (Loboda & Carvalho 2013).

Andra metoder för att säkerställa deras korrekta fylogenetiska placering är att göra omfattande beteendestudier, då detta är i stort sett helt okänt för vetenskapen för respektive arter med ett undantag (Thonhauser *et al.* 2013). Anledningen till den bristfälliga kunskapen om potamotrygoniders beteenden beror främst på det mycket svåra förhållandena som man möts av när det kommer till att studera arterna under naturliga förhållanden, samt det bristande intresset i forskarvärlden. En del beteenden som är förknippade med exempelvis reproduktion skulle kunna studeras i stora anläggningar i fångenskap, där man skulle kunna undersöka aggressivitet, eventuell biokemisk kommunikation med till exempel feromoner och social inlärning (Thonhauser *et al.* 2013). För att kunna undersöka rörelse- och spridningsmönster krävs studier i naturen med sändare, där studier på habitatförändringar under året och rockornas då föredragna rörelsemönster kan studeras (Araújo *et al*. 2004).

Det har länge varit okänt hur potamotrygonider har påverkats av fiske och miljöförstöring. Kunskapen om detta är fortfarande begränsad men på senare år har detta börjat undersökas (Araújo *et al*. 2004). Det är känt att potamotrygonider fiskas i Amazonas som matfisk samt till akvarieindustrin. Men främst fångas potamotrygonider som bifångst till annat kommersiellt fiske (Araújo *et al*. 2004). Okunskap om påverkan på potamotrygonider har lett till ett kvoteringssystem av fiske till akvarieindustrin i Brasilien, som idag är det ända land i Sydamerika med ett sådant kvoteringssystem. Under några få år i början av 2000-talet registrerades fångster på ett par vanligt förekommande arter av potamotrygonider i Brasilien och man kunde då inte konstatera någon minskning i populationsstorlek på grund av fiske till akvariefiskindustrin, det visade sig att skiftande väderförhållanden hade större påverkan. Men man fastslår ändå att övervakning bör göras på all fångst av potamotrygonider (Araújo *et al*.

2004). Det är också känt att fångst av potamotrygonider till akvariefiskindustrin är en viktig inkomstkälla för lokala fiskare och bönder. Där fisket av potamotrygonider tillsammans med andra akvariefiskar utgör en stor del av deras inkomst (Araújo *et al*. 2004). De största mänskliga hoten mot potamotrygonider är idag inte fisket till akvarieindustrin, utan föroreningar från gruvdrift och byggandet av dammar. Det finns inte heller några lagar som skyddar potamotrygonider från kommersiellt fiske (Araújo *et al*. 2004).

TACK

Vill tacka följande personer för att ha återkopplat på mitt arbete: Andersson Sara biologistudent vid Uppsala Universitet, Jonsson Therese biologistudent vid Uppsala universitet, Kindbladh Nathalie biologistudent vid Uppsala universitet och Kiviniemi Birgersson Katariina handledare vid Uppsala universitet. Jag vill också tacka professor Carvalho Marcelo R. vid Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo för tillstånd att använda hans bildmaterial i mitt arbete.

Referenser

Almeida MP, Lins PMO, Charvet ï Almeida P, Barthem RB. 2010. Diet of the freshwater stingray *Potamotrygon motoro* (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) on Marajo Island (Para, Brazil)/ Dieta da raia de agua doce Potamotrygon motoro (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) na Ilha de Marajo. Brazilian Journal of Biology **70**: 155 ï 162.

Araújo MLG, Charvet-Almeida P, Almeida MP, Pereira H. 2004. Freshwater stingrays (Potamotrygonidae): status, conservation and management challenges. WWW-dokument: www.cites.org . Hämtad 2014-03-19.

BBC. 2006. 'Crocodile hunter' Irwin killed. WWW-dokument 2006-09-04: http://news.bbc.co.uk/2/hi/asia-pacific/5311298.stm. Hämtad 2014-02-28.

Berggren WA, Hollister CD. 1974. Paleogeography, paleobiogeography and the history of circulation in the Atlantic Ocean. 1:a uppl. Woods hole, Massachusetts.

Bigelow HB, Schroeder WC. 1953. The fishes of the western North Atlantic, Part II: sawfishes, skates, rays and Chimaeroids. Memoirs Sears Foundation for Marine Research **2**: 1- 588

Bleher H. 2011. WWW-dokument 2011-05-11: www.practicalfishkeeping.co.uk/content.php?sid=3917. Hämtad 2014-02-28.

Brooks DR, Thorson TB, Mayes MA. 1981. Freshwater stingrays (Potamotrygonidae) and their helminth parasites: testing hypotheses of evolution and coevolution. I: Funk VA, Brooks DR (red.). Advances in cladistics. Proceedings of the first meeting of the Willi Henning Society. pp. 147 ï 175. New York Botanical Garden, New York.

Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR. 2010. Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptive physiology, and conservation. 1:a uppl. CRC Press. Boca Raton.

Carvalho MR, Lovejoy NR. 2011. Morphology and phylogenetic relationships of a remarkable new genus and two new species of neotropical freshwater stingrays from the Amazon basin (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Zootaxa **2776**:13-48.

Carvalho MR, Perez MHS, Lovejoy NR. 2011. *Potamotrygon tigrina*, a new species of freshwater stingray from the upper Amazon basin, closely related to *Potamotrygon schroederi* Fernandez-Yepez, 1958 (Chondrichthyes: Potamotrygonidae)**.** Zootaxa **2827:** 1 -30.

Carvalho MR, Ragno MP. 2011. An unusual, dwarf new species of neotropical freshwater stingray, *Plesiotrygon nana* sp. nov., from the upper and mid Amazon basin: the second species of *Plesiotrygon* (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Papéis Avulsos de Zoologia **51**: 101 ï 138.

Castex MN. 1964. Una nueva especie de raya fluvial americana: *Potamotrygon schuhmacheri* sp. n. Neotrópica **10**: 92-94.

Castex MN, Castello HP. 1970a. *Potamotrygon yepezi*, n sp. (Condrichthyes), una nueva especie de raya de agua dulce para los rios venezolanos. Acta Science Institute Latinoamerica. Fisiologica. Reproductiva **8**: 15 ï 39.

Castex MN, Castello HP. 970b. *Potamotrygon leopoldi*, una nueva especie de raya de agua dulce para el Rio Xingu, Brasil (Chondrichtyes, Potamotrygonidae). Acta Science Institute Latinoamerica. Fisiologica Reproductiva **10**: 1 ï 16.

Castex MN, Maciel I. 1963. Caracteristicas del *Potamotrygon falkneri* sp. n., In: El género *Potamotrygon* en el Paraná medio. Anales del Museo Provincial de Ciencias Naturales Florentino Ameghino. Zoologia **1**: 56 ï 61.

Chieffi G. 1962. Integration of reproductive functions II. General and comparative endocrinology. Institute of Genetics University of Naples and Zoological Station of Naples, Italy **1**: 275 ï 285.

Claeson KM. 2011. The synarcual cartilage of batoids with emphasis on the synarcual of Rajidae. Journal of Morphology **272**:1444ï 1463

Deynat P. 2006. *Potamotrygon marinae* n. sp., une nouvelle espèce de raies dôeau douce de Guyane (Myliobatiformes, Potamotrygonidae). Comptes Rendus Biologies **329**: 483 ï 493.

Dingerkus G, Uhler LD. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole smalle vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technology **52**: 229 ï 232.

Elasmodiver. 2014. *Potamotrygon motoro*. WWW-dokument: http://www.elasmodiver.com/MotoroStingrayPictures.htm. Hämtad 2014-02-28.

Fernández ï Yépez A. 1957. Nueva raya para la ciencia *Potamotrygon schroederi*, n. sp. Bol. Museo Ciencias Naturales **2**: 7 ï 11.

Fishbase. 2012. 25 species in family Potamotrygonidae, nominal species list for Potamotrygonidae. WWW-dokument 2012-09-01: http://www.fishbase.org/ . Hämtad 2014-02-12.

Fowler HW. 1948. Os peixes de água doce do Brasil. Arqos Zoologia **6**: 1 ï 204

Frederico RG, Farias IP, de Araújo MLG, Almeida PC, Alves-Gomes JA. 2012. Phylogeography and conservation genetics of the Amazonian freshwater stingray *Paratrygon aiereba* Müller & Henle, 1841 (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Neotropical Ichthyology **10**: 71-80.

Fyler CA, Caira JN. 2006. Five new species of *Acanthobothrium* (Tetraphyllidea: Onchobothriidae) from the freshwater stingray *Himantura chaophraya* (Batoidea: Dasyatidae) in Malaysian Borneo. The American Society of Parasitologists **92:** 105 ï 125.

Hubbs CL, Ishiyama R. 1968. Methods for the taxonomic study and description of skates (Rajidae). Copeia **1968**: 483 ï 491.

IUCN. 2013. Lista på familjen Potamotrygonidae. WWW-dokument 2013-02-01:

http://www.iucnredlist.org/search. Hämtad 2014- 02-12.
Loboda TS, Carvalho MR. 2013. Systematic revision of the *Potamotrygon motoro* (Müller & Henle, 1841) species complex in the Paraná-Paraguay basin, with description of two new ocellated species (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Potamotrygonidae). Neotropical Ichthyology **11**: 693 ï 737.
Lovejoy NR, Bermingham E, Martin AP. 1998. Marine incursion into South America. Nature **396:** 421 ï 422.
Marques FPL, 2000. Evolution of neotropical freshwater stingrays and their parasites: Taking into account space and time. PhD-thesis. University of Toronto.
Müller J, Henle FGJ. 1841. Systematische beschreibung des Plagiostomem. Vertag von Veit. Berlin.
Nishida K. 1990. Phylogeny of the suborder Myliobatidoidei. Hokkaido University **37**: 1 ï 108.
Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJJR. 2003. Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. 1:a uppl. Edipucrs, Porto Alegre.
Rosa RS. 1985. A systematic revision of the South American freshwater stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). PhD-thesis. The college of William and Mary in Virginia.
Rosa RS. 1990. *Paratrygon aiereba* (Müller & Henle, 1841): The senior synonym of the freshwater stingray *Disceus thayeri* Garman, 1913 (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Revista Brasileira de Zoologia **7**: 425 ï 437.
Rosa RS, Carvalho MR, Wanderley CA. 2008. *Potamotrygon boesemani* (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Potamotrygonidae), a new species of neotropical freshwater stingray from Surinam. Neotropical Ichtyology **6**: 1 ï 8.
Rosa RS, Castello HP, Thorson TB. 1987. *Plesiotrygon iwamae*, a new genus and species of neotropical freshwater stingray (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). American society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH) **1987**: 447 ï 458.
Shibuya A, Zuanon J, de Araújo MLG, Tanaka S. 2010. Morphology of lateral line canals in neotropical freshwater stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) from Negro River, Brazilian Amazon. Neotropical Ichthyology **8**:867-876
Silva JPCB, Carvalho MR. 2011a. A taxonomic and morphological redescription of *Potamotrygon falkneri* Castex & Maciel, 1963 (Chondrichthyes: Myliobatiformes: Potamotrygonidae). Neotropical Ichthyology **9**:209-232.
Silva JPCB, Carvalho MR. 2011b. A new species of neotropical freshwater stingray of the genus *Potamotrygon* Garman, 1877 from the Río Madre de Díos, Peru (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Papéis Avulsos de Zoologia **51**: 139-154.
Thonhauser KE, Gutnick T, Byrne RA, Kral K, Burghardt GM, Kuba MJ. 2013. Social learning in cartilaginous fish (stingrays *Potamotrygon falkneri*). Animal Cognition **16**: 927- 932.
Thorson TB, Watson DE. 1975. Reassignment of the African freshwater stingray, *Potamotrygon garouensis*, to the genus *Dasyatis*, on physiologic and morphologic Grounds. Copeia **1975**: 701 ï 712.
Toffoli D, Hrbek T, de Araújo MLG, de Almeida MP, Almeida PC, Farias IP. 2008. A test of the utility of DNA barcoding in the radiation of the freshwater stingray genus *Potamotrygon* (Potamotrygonidae, Myliobatiformes). Genetics and Molecular Biology **31**: 324 ï 336.
William C. Hamlett. 1999. Sharks, skates and rays. 1:a uppl. The Johns Hopkins University

Press, Baltimore.
Wingerter K. 2013. Aquarium Fish: An overview of stingrays of the genus *Potamotrygon*, part two. WWW-dokument 2013-04-01: http://www.advancedaquarist.com/2013/4/fish. Hämtad 2014-03-05.

Appendix

Åren arterna blev beskrivna, utbredning med land och floder och hotbilder (Fishbase 2012, Google Earth 2012, IUCN 2013).

Art	Beskriven (År)	Land	Floder	Färg och numrering på utbredningskarta	Hotbild (IUCN)
Heliotrygon gomesi	2011	Brasilien	Övre Amazon	Ljusgrön, karta 1	Data ofullständiga
Heliotrygon rosai	2011	Brasilien	Amazon	Svart, karta 1	Data ofullständiga
Paratrygon aiereba	1841	Bolivia, Brasilien, Ecuador, Peru och Venezuela	Amazon, Ucayali, Solimões, Negro, Branco, Madeira, Tocantins och Orinoco	Gul, karta 1	Data ofullständiga
Plesiotrygon iwamae	1987	Brazil, Ecuador och Peru	Amazon, Napo, Solimões, och Pará	Vinröd, karta 1	Data ofullständiga
Plesiotrygon nana	2011	Peru	Pachitea och Ucayali	Orange, karta 1	Data ofullständiga
Potamotrygon amandae	2013	Argentina, Brasilien, Paraguay och Uruguay	Paraná-Paraguay	Gul-Grön-Brun eller òvissetgräsbrunò, karta 1	-
Potamotrygon boesemani	2008	Surinam	Corantijn	Mörkorange, karta 1	Data ofullständiga
Potamotrygon brachyura	1880	Argentina, Brasilien, Paraguay och Uruguay	Cuiabá, Paraná-Paraguay, Mato Grosso och Grande do Sul	Mörkt vinröd, karta 1	Data ofullständiga
Potamotrygon constellata	1880	Brasilien och Colombia	Amazon och Solimões	Mörkgrön, karta 1	Data ofullständiga
Potamotrygon falkneri	1963	Argentina, Brasilien, Paraguay och Uruguay	Paraná-Paraguay, Cuiabá, Piquiri och La Plata	Blå, karta 1	Data ofullständiga

Potamotrygon henlei	1855	Brasilien	Tocantins och Araguaia	Mörkblå, karta 1	Livskraftig
Potamotrygon humerosa	1913	Brasilien	-	-	-
Potamotrygon hystrix	1841	Argentina, Brasilien, Paraguay och Uruguay	Paraná-Paraguay	Lila, karta 1	Data ofullständiga
Potamotrygon leopoldi	1970	Brasilien	Xingu	Ljusturkos, karta 1	Data ofullständiga
Potamotrygon magdalenae	1865	Colombia	Magdalena, Cauca, San Jorge, Atrato och Catatumbo	Röd, karta 2	Svag
Potamotrygon marinae	2006	Franska Guyana	Oyapock och Maroni	Ljusgrön, karta 2	Data ofullständiga
Potamotrygon motoro	1841	Argentina, Brasilien, Paraguay, Peru och Colombia	Paraná-Paraguay, Uruguay, de la Plata, Pilcomayo, Bermejo, Guapore, Negro, Branco, de Janeiro och Orinoco	Ljusturkos, karta 2	Data ofullständiga
Potamotrygon ocellata	1912	Brasilien	Pedreira och söder om Mexiana ön i Amazon floden	Blå, karta 2	Data ofullständiga
Potamotrygon orbignyi	1855	Bolivia, Brasilien, Colombia, Franska Guyana, Suriname och Venezuela	Amazon, Orinoco, Tocantins och Araguaia	Gul, karta 2	Livskraftig
Potamotrygon pantanensis	2013	Brasilien, Bolivia	Paraguay	Svart, karta 2	-

		Paraguay			
Potamotrygon schroederi	1957	Bolivia, Brasilien och Venezuela	Apure (Orinoco) och Negro (Amazon)	Vit, karta 2	Data ofullständiga
Potamotrygon schuhmacheri	1964	Argentina och Paraguay	Paraná-Paraguay (Colastiné)	Lila, karta 2	Data ofullständiga
Potamotrygon scobina	1913	Brasilien	Amazon, Tocantins, Pará och Trombetas	Brun, karta 2	Data ofullständiga
Potamotrygon signata	1913	Brasilien	Parnaíba	Grön, karta 2	Data ofullständiga
Potamotrygon tatianae	2011	Peru	Madre de Dios och övre Madeira	Grå, karta 2	Data ofullständiga
Potamotrygon tigrina	2011	Peru	Nanay	Orange, karta 2	Data ofullständiga
Potamotrygon yepezi	1970	Bolivia, Colombia och Venezuela	Catacumbo och flodutlopp till Maracaibo sjön	Rosa, karta 2	Data ofullständiga