

Thiago Silva Loboda

**Revisão taxonômica e morfológica do gênero**  
***Paratrygon* Duméril (1865) (Chondrichthyes:**  
**Myliobatiformes: Potamotrygonidae)**

Taxonomic and morphological revision of the genus

*Paratrygon* Duméril (1865) (Chondrichthyes:  
Myliobatiformes: Potamotrygonidae)

(Versão simplificada)

São Paulo

2016

## **Resumo.**

O gênero *Paratrygon* Duméril (1865) até então reconhecido como único gênero monotípico da família Potamotrygonidae, apresenta uma diversidade consideravelmente alta e já apontada previamente por estudos moleculares que indicavam sua única espécie *P. aiereba* como um possível complexo de espécies. Oitos novos grupos específicos foram aqui reconhecidos através de dados morfológicos e morfométricos: *P. sp.1* e *P. sp.2* endêmicos e simpátricos da bacia do Orinoco, *P. sp.3* endêmico do Rio Branco, *P. sp.4* endêmico do Rio Negro, *P. sp.5* endêmico do Rio Tapajós, *P. sp.6*, endêmico do Rio Araguaia, *P. sp.7*, endêmico do Rio Tocantins e *P. sp.8* endêmico do Rio Xingu. Distribuição de *P. aiereba* está restrita para bacia Amazônica. Todos os grupos específicos foram identificados e definidos através de caracteres como coloração, morfologia dos denticulos dérmicos, espinhos pontiagudos da cauda, distribuição dos canais ventrais da linha lateral, morfologia dos elementos esqueléticos e morfometria. Espécie nominal *Disceus thayeri* Garman (1913) foi confirmada como sinônimo junior para *P. aiereba* através da análise de seus espécimes-tipo (MCZ 297-S, 563-S, 606-S). Espécie nominal *Trygon stroglyopterus* Schomburgk (1843) foi correlacionada à um dos grupos específicos, *P. sp.3*, através de análise morfológica de seu espécime-tipo ZMB 4632 e portanto futuramente será revalidada. Por fim, os agrupamentos *Paratrygon* + *Heliotrygon* e *Potamotrygon* + *Plesiotrygon* são corroborados também através de caracteres morfológicos e dados morfométricos, e o reconhecimento taxonômico desses dois grandes grupos dentro da família Potamotrygonidae se vê necessário para melhor compreensão evolutiva dos potamotrygonídeos.

## **Abstract.**

The genus *Paratrygon* Duméril (1865) so far recognized as the unique monotypic genus of the family Potamotrygonidae, shows a considerable high diversity previously indicated by molecular studies which pointed *P. aiereba* (its unique species) as a possible species complex. Eight new specific groups were recognized here through morphological and morphometric data: *P. sp.1* and *P. sp.2* endemic and sympatric to Orinoco basin, *P. sp.3* endemic to Rio Branco, *P. sp.4* endemic to Rio Negro, *P. sp.5* endemic to Rio Tapajós, *P. sp.6*, endemic to Rio Araguaia, *P. sp.7*, endemic to Rio Tocantins, and *P. sp.8* endemic to Rio Xingu. Distribution of *P. aiereba* is restricted to Amazon basin. All specific groups were identified and defined through characters such as coloration, dermal denticles morphology, pointed caudal spines, distribution of ventral canals of lateral line, morphology of skeletal elements and morphometrics. Nominal species *Disceus thayeri* Garman (1913) was confirmed as junior synonymous of *P. aiereba* by analyzes of its type-specimens (MCZ 297-S, 563-S, 606-S). Nominal species *Trygon strogylopterus* Schomburgk (1843) was correlated to one of the specific groups, *P. sp.3*, by morphological analyzes of its type-specimen ZMB 4632 and therefore will soon be resurrected. Lastly, the clades *Paratrygon* + *Heliotrygon* and *Potamotrygon* + *Plesiotrygon* are also corroborated by morphological and morphometric data, and the taxonomic recognition of these groups inside the family Potamotrygonidae it turns out necessary to better understanding the evolution of neotropical freshwater stingrays.

## **Introdução.**

Atualmente a família Potamotrygonidae é composta por quatro gêneros e 28 espécies válidas: *Paratrygon* Duméril (1865), único gênero monotípico; *Potamotrygon* Garman (1877), gênero mais diverso com 23 espécies descritas; *Plesiotrygon* Rosa, Castello & Thorson (1987) e *Heliotrygon* Carvalho & Lovejoy (2011) com duas espécies descritas cada. A família é considerada monofilética por diversos autores, sendo as seguintes sinapomorfias as mais utilizadas para corroborar seu monofiletismo: processo pré-pélvico longo presente na porção anterior medial da cintura pélvica, glândula retal reduzida, e baixa concentração de uréia no sangue (Garman, 1913; Thorson *et al.*, 1978; Rosa, 1985; Lovejoy, 1996; Carvalho *et al.*, 2004). A distribuição dos potamotrigonídeos está restrita aos rios da América do Sul que deságuam no Caribe e Atlântico com exceção dos rios que estão entre a bacia do Parnaíba e o Rio de La Plata e os rios da Patagônia argentina (Compagno & Cook, 1995; Rosa *et al.* 2010).

Nos últimos dez anos uma série de revisões taxonômicas e descrições de espécies baseadas principalmente em trabalhos morfológicos aumentou consideravelmente a diversidade da família. Destes trabalhos resultaram sete novas espécies de *Potamotrygon*, uma nova espécie de *Plesiotrygon*, e um novo gênero, *Heliotrygon*, com duas novas espécies (Deynat, 2006; Rosa *et al.*, 2008; Carvalho & Lovejoy, 2011; Carvalho & Ragno, 2011; Silva & Carvalho, 2011b; Carvalho *et al.*, 2011; Loboda & Carvalho, 2013; Fontenelle *et al.*, 2014); além de importantes revisões (Silva & Carvalho, 2011a; 2015; Loboda & Carvalho, 2013), e de potenciais estudos à serem publicados (Loboda, 2010; Fontenelle, 2013) para o gênero *Potamotrygon*. No entanto, com relação ao gênero *Paratrygon*, trabalhos deste cunho

não são realizados desde a revisão feita por Rosa (1985) para a família Potamotrygonidae.

### **1.1. Gênero *Paratrygon* Duméril (1865) e *P. aiereba* (Müller & Henle, 1841).**

Duméril (1865) criou o subgênero *Paratrygon* exclusivamente para a espécie *Trygon aiereba* (Müller & Henle, 1841) e Günther (1870) elevou *Paratrygon* para nível genérico (Günther, 1870; Rosa, 1991). Após o trabalho de Garman (1877) onde o autor descreveu os gêneros *Disceus* e *Potamotrygon*, e até as revisões feitas por Rosa (1985a, 1985b; 1991; *et al.*, 1987) as principais discussões taxonômicas com relação à família sempre envolveram estes três gêneros mais o gênero nominal *Elipesurus* Schomburgk (1843) (Miranda Ribeiro, 1907; Garman, 1913; Fowler, 1951; Castex, 1964; Bailey, 1969). Porém após as revisões de Rosa (1985a; 1985b; *et al.*, 1987) os gêneros *Potamotrygon*, *Paratrygon* e (na época recém criado) *Plesiotrygon* foram amplamente reconhecidos e aceitos como os únicos válidos para a família. Já com relação ao gênero *Paratrygon*, Rosa (1985b; 1991) expõe muito bem a problemática da história dos nomes sinônimos envolvidos e reconhece *Paratrygon* como sinônimo sênior de *Disceus*, e *Elipesurus* como *nomina dubia* (Rosa 1985b; 1991; Carvalho *et al.*, 2003).

A história taxonômica da espécie *P. aiereba* também foi examinada por Rosa (1991), que analisou os tipos de *Trygon stroglypterus* Schomburgk, 1843 (ZMB 4632) e *Disceus thayeri* Garman, 1913 (MCZ 297-S and MCZ 563-S). Rosa (1991) concluiu que *P. aiereba* é sinônimo senior de *T. stroglypterus* e *D. thayeri*, e também determinou que o tipo de *P. aiereba* (originalmente depositado no Museu de Zoologia de Munique (ZSM), Alemanha) descrito por Müller & Henle (1841) foi perdido, muito provavelmente durante a Segunda Guerra Mundial.

## 1.2. *Paratrygon aiereba*: um complexo de espécies?

Hoje a distribuição de *P. aiereba* está estabelecida para as duas maiores bacias hidrográficas da América do Sul, Amazonas e Orinoco (Rosa, 1985; Carvalho *et al.*, 2003; Rosa *et al.*, 2010). Porém várias populações da espécie apresentam uma série de variações em caracteres morfológicos que podem ser indicativos de isolamento entre estas, e que na realidade *P. aiereba* possa tratar-se de um possível complexo de espécies (Carvalho *et al.*, 2003; Rosa *et al.*, 2010). Frederico *et al.* (2012) mostrou através de dados moleculares (ATPase 6 e Cytochrome Oxidase I, COI) uma divergência genética entre populações de *P. aiereba* dos rios Xingu, Tapajós, Araguaia, Negro, e no canal principal do rio Solimões-Amazonas.

Apesar de ser uma das primeiras espécies descritas dos potamotrigonídeos, *P. aiereba* não possui uma extensiva literatura própria a seu respeito. Os dois trabalhos mais relevantes sobre sua morfologia são Garman (1913, como *Disceus thayeri*) e Rosa (1985a), este último um trabalho de revisão da família Potamotrygonidae. Alguns outros trabalhos que abordaram a morfologia da espécie foram Lovejoy (1996) e Shibuya *et al.* (2010) com dados sobre os canais ventrais da linha lateral, Lovejoy (1996), Carvalho *et al.* (2004) e Carvalho & Lovejoy (2011) com dados a respeito de componentes do esqueleto e musculatura. Taniuchi & Ishihara (1990) descreveram a morfologia externa e interna dos componentes do cláasper. Lasso *et al.* (1997) e Araújo (2011) abordaram dados a respeito da reprodução, alimentação e desenvolvimento de *P. aiereba* nas respectivas bacias do Orinoco (rio Apure) e Amazonas (médio rio Negro). Desde Rosa (1985a) foram elaboradas filogenias com os gêneros da família Potamotrygonidae, sendo que *Paratrygon* passou de grupo irmão de *Potamotrygon* (Rosa, 1985a) para uma posição mais basal (Lovejoy, 1996,

Carvalho *et al.*, 2004, Carvalho & Lovejoy, 2011) com relação à *Potamotrygon* e *Plesiotrygon*, e atualmente é reconhecido como grupo irmão do gênero *Heliotrygon* (Carvalho & Lovejoy, 2011). Importante ressaltar que todos os trabalhos acima descrevem características morfológicas de *Paratrygon* apenas para fornecer uma comparação com outros membros da família Potamotrygonidae, sendo que uma revisão morfológica e taxonômica exclusiva do gênero ainda não foi realizada.

Por fim, viu-se necessário investigar os atuais sinônimos e espécimes envolvidos na história taxonômica de *P. aiereba*: *Trygon stroglyopterus* Schomburgk (1843) e *Disceus thayeri* Garman (1913). Mesmo após Rosa (1991) que expôs muito bem esta discussão, fica evidente que estas espécies nominais foram sinonimizadas baseadas apenas nos caracteres diagnósticos do gênero *Paratrygon*. Estes caracteres nunca foram interpretados mais apuradamente, como podendo representar diferenças morfológicas entre populações distintas de *Paratrygon*, e Rosa (1991) não menciona caracteres com diferenças mais evidentes, como padrões de coloração ou fileiras de espinhos na cauda. Mesmo as localidades tipo destas espécies nominais podem auxiliar na revisão destes nomes com possíveis populações distintas de *P. aiereba*.

## **Conclusão.**

A revisão taxonômica do gênero *Paratrygon* demonstrou o potencial de diversidade da família Potamotrygonidae com a descrição de mais oito novos grupos específicos para o gênero, desmembrando até então sua única espécie *P. aiereba* e corroborando autores prévios que apontavam a espécie como um possível complexo. *Paratrygon aiereba* está restrita à bacia Amazônica, sendo sua distribuição ocorrendo na parte alta da bacia (Peru, Bolívia, Equador, e parte da Colômbia e Brasil) e na calha principal do Rio Solimões/Amazonas, adentrando as partes baixas dos principais afluentes (como os rios Madeira, Tapajós, Xingu, Tocantins). *Disceus thayeri* foi reconfirmada através da análise de seus espécimes-tipos (MCZ 297-S, 563-S, 606-S) como sinônimo junior de *P. aiereba* como previamente apontado. *Paratrygon* sp.1 é endêmica da bacia do Orinoco, possivelmente distribuída em boa parte dessa bacia. *Paratrygon* sp.2 também endêmica da bacia do Orinoco até então com ocorrência mais restrita a parte média da drenagem deste rio. *Paratrygon* sp.3 grupo específico endêmico da drenagem do Rio Branco, está taxonomicamente correlacionada ao espécime-tipo de *Trygon stroglyopterus* ZMB 4632 e portanto essa espécie nominal será futuramente revalidada. *Paratrygon* sp.4 grupo específico endêmico da drenagem do Rio Negro ocorre em praticamente toda extensão desse rio e seus afluentes. *Paratrygon* sp.5 grupo endêmico da parte média do Rio Tapajós, sendo não ocorrente na parte baixa desse rio, e possivelmente distribuído também em sua parte alta. *Paratrygon* sp.6 grupo endêmico do Rio Araguaia, ocorrente na drenagem média e alta deste rio. *Paratrygon* sp.7 grupo endêmico do Rio Tocantins, sendo amplamente distribuído na drenagem deste rio com exceção da sua parte baixa. *Paratrygon* sp.8 grupo endêmico do Rio Xingu, ocorrente nas porções média e alta desse rio. Também foi demonstrado o potencial taxonômico de caracteres

morfológicos como processo espiracular, dentículos dérmicos, fileiras caudais de espinhos pontiagudos, distribuição dos canais ventrais, e coloração para auxiliar na identificação de possíveis novos grupos específicos do gênero *Paratrygon*. Por fim, este estudo também corrobora os agrupamentos *Paratrygon* + *Heliotrygon* e *Potamotrygon* + *Plesiotrygon* através de caracteres morfológicos e dados morfométricos, sendo alguns destes inéditos, além de discutir o necessário reconhecimento taxonômico desses dois grandes grupos afim de facilitar a compreensão evolutiva dos táxons da família Potamotrygonidae.

## **Bibliografia.**

**Aschliman, N.C., K.M. Claeson & J.D. McEachran. 2011.** Phylogeny of Batoidea, pp. 57-96. *In*: Carrier, J.C., J.A. Musick and M.R. Heithaus (eds.) *Biology of Sharks and Their Relatives*. Second edition. CRC Press. Boca Raton, Florida.

**Aschliman, N.C., M. Nishida, M. Miya, J.G. Inoue, K.M. Rosana & G.J.P. Naylor. 2012.** Body plan convergence in the evolution of skates and rays (Chondrichthyes: Batoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63 (2012): 28-42.

**Bigelow, H.B. & W.C. Schroeder. 1953.** The fishes of western north atlantic, part II. Sawfishes, Skates and Rays and Chimaeroids. *Memoirs of Sears Foundation for Marien Research*, 2: XV, 1-588.

**Bloom, D.D. & N.R. Lovejoy. 2011.** The biogeography of marine incursions in South America. *In*: J.S. Albert & R.E. Reis (eds.) *Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes*. Pp. 137-144. University of California Press, Los Angeles.

**Brito, P.M. & P. Deynat. 2004.** Freshwater stingrays from the Miocene of South America with comments on the rise of potamotrygonids (Batoidea, Myliobatiformes). *In*: Arratia, G., M.V.H. Wilson & R. Cloutier (eds.) *Recent advances in the origin and early radiation of Vertebrates*, pp. 575-582. München, Germany.

**Brooks, D.R., T.B. Thorson & M.A. Mayes. 1981.** Freshwater stingrays (Potamotrygonidae) and their helminth parasites: testing hypotheses of evolution and coevolution, pp. 147-175. *In*: Funk, V.A. and D.R. Brooks (eds.). *Advances in cladistics. Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*. New York Botanical Garden, New York.

**Cappetta, H. 2012.** Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. *In:* H.P. Schultze (ed.) Handbook of Paleichthyology Volume 3E. 512 págs. München, Germany.

**Carvalho, M.R. & N.R. Lovejoy. 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, M.R.de., N.R. Lovejoy & R.S. Rosa. 2003.** Potamotrygonidae. Pp. 22-29. *In:* Reis, R.E., C.J. Ferraris Jr. & S.O. Kullander (Eds.). Checklist of freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, EDIPUCRS, 729 p.

**Carvalho, M.R. de, J.G. Maisey & L. Grande. 2004.** Freshwater stingrays of the Green River Formation of Wyoming (Early Eocene), with description of a new genus and species and an analysis of its phylogenetic relationships (Chondrichthyes: Myliobatiformes). *Bulletin of American Museum of Natural History*, 284: 1-136.

**Compagno, L.J.V. & S.D. Cook. 1995.** The exploitation and conservation of freshwater elasmobranches: status of taxa and prospects for the future. *In:* M.I. Oetinger and G.D. Zorzi (eds.). The biology of freshwater elasmobranchs, a symposium to honor Thomas B. Thorson. *Journal of Aquaculture & Aquatic Sciences*, vol. VII: 62-90.

**Deynat, P. & P.M. Brito. 1994.** Révision des tubercules cutanés de raies (Chondrichthyes, Elasmobranchii, Batoidea) du Bassin de Paraná, tertiaire d'Amérique du Sud. *Ann. Paléontol.*, 80(4), pp. 237-251.

**Duméril, A.H.A. 1865.** Histoire naturelle des poissons ou ichthyologie générale. Tome Premier. I. Elasmobranches. Plagiostomes et Holocéphales ou Chimères. 720p., Atlas: pp. 1-8, pls. 1-14.

**Fontenelle, J.P. & M.R. de Carvalho. 2015.** Systematic implications of Brain Morphology in Potamotrygonidae (Chondrichthyes: Myliobatiformes). *Journal of Morphology*, 1-12.

**Frederico, R.G. 2006.** Filogenia e conservação de *Paratrygon aiereba* Dumeril (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) na região Amazônica. Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Brasil.

**Frederico, R.G., I.P. Farias, M.L.G. de Araújo, P. Charvet-Almeida & J.A. Alves-Gomes. 2012.** Phylogeography and conservation genetics of the Amazonian freshwater stingray *Paratrygon aiereba* Müller & Henle, 1841 (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). *Neotropical Ichthyology*, 10(1): 71-80.

**Garman, S. 1888.** On the lateral canal system of the Selachia and Holocephala. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 17, 57-119.

**Garman, S. 1913.** The Plagiostomia (sharks, skates and rays). *Memoirs of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College*, 17: 57-119.

**Günther, A. 1870.** Catalogue of the fishes in the British Museum. Vol. 8. London: British Museum (Natural History).

**Jardine, W. 1843.** The natural history of fishes of Guiana. Part II. The Naturalists' Library. Vol. 5. W. H. Lizars, Edinburgh.

**Larrazet, M. 1886.** Des pièces de la peau de quelques sélaciens fossiles. *Bulletin Soc. Géol. France* (3), 14, pp. 255-257.

**Lasso, C.A., R.S. Rosa, P. Sánchez-Duarte, M.A. Morales Betancourt & E. Agudelo-Córdona (eds). 2013.** IX. Rayas de agua Dulce (Potamotrygonidae) de Suramerica. Parte I. Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Brasil, Guyana, Surinam Y Guayana Francesa: diversidad, bioecología, uso y conservación. Serie Editorial

Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAVH). Bogotá, D.C. Colombia 368 pp.

**Lovejoy, N.R. 1996.** Systematics of myliobatoid elasmobranchs: with emphasis on the phylogeny and historical biogeography of neotropical freshwater stingrays (Potamotrygonidae: Rajiformes). *Zoological Journal of Linnean Society*, 117: 207-257.

**Lovejoy, N.R., J.S. Albert & W.G.R. Crampton. 2006.** Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 5-13.

**Lovejoy, N.R., E. Birmingham & A.P. Martin. 1998.** South American rays came in the sea. *Nature*, 396: 421-422.

**Lundberg, J.G. 1998.** The temporal context for the diversification of Neotropical fishes. Pp. 49-68. *In*: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena and C.A.S. Lucena (eds.) *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs. Porto Alegre.

**McEachran, J.D. & N. Aschliman. 2004.** Phylogeny of Batoidea. *In*: Carrier, J.C., Musick, J.A. and Heithaus, M.R. (Eds). *Biology of sharks and their relatives*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 79-113.

**McEachran, J.D., K. Dunn & T. Miyake. 1996.** Interrelationships of batoid fishes. *In*: M.L.J. Stiassny, G.D. Johnson & L. Parenti (editors), *Interrelationship of fishes*: 63-84. San Diego: Academic Press.

**Müller, J & F.G.J. Henle, 1841.** Systematische Beschreibung der Plagiostomen. Berlin. xxii + 200 p., 60 pls.

**Müller, J. & F.H. Troschel. 1848.** Reisen in British-Guiana in den Jahren 1840-1844. In Auftrag Sr. Majestät des Königs von Preussen Ausgeführt von Richard Schomburgk. Versuch einer Fauna und Flora von Britisch-Guiana. Fische, Vol, III, 618-644.

**Naylor, G.J.P., J.N. Caira, K. Jersen, K.A.M. Rosana, N. Straube & C. Lakner. 2011.** Elasmobranch Phylogeny: A Mitochondrial Estimate Based on 595 Species. Pp. 31-56. *In*: Carrier, J.C., J.A. Musick and M.R. Heithaus (eds.) *Biology of Sharks and Their Relatives*. Second edition. CRC Press. Boca Raton, Florida.

**Naylor, G.J.P., J.N. Caira, K. Jersen, K.A.M. Rosana, W.T. White & P.R. Last. 2012.** A DNA sequence-based approach to the identification of shark and ray species and its implications for global elasmobranch diversity and parasitology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* (367): 262 págs.

**Nishida, K. 1990.** Phylogeny of the suborder Myliobatoidei. *Mem. Fac. Fish., Hokkaido University*. 37, 1-108.

**Neumann, D. 2006.** Type catalogue of the Ichthyological Collection of the Zoologische Staatssammlung München. Part I: Historie type material from the “Old Collection”, destroyed in the night 24/25 April 1944. *Spixiana*, 29(3): 259-285.

**Paepke, H.J. & K. Schmidt. 1988.** Kritischer Katalog der typem der Fischesammlung des Zoologischen Museums Berlin. Teil 2: Agnatha, Chondrichthyes, *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 64(1): 155-189.

**Rosa, R.S. 1985a.** A systematic revision of the South American freshwater stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Unpubl. PhD. Diss., The College of William and Mary, Virginia.

- Rosa, R.S. 1985b.** Further comment on the nomenclature of the freshwater stingray *Elipesurus spinicauda* Schomburgk, 1843 (Chondrichthyes, Potamotrygonidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 3 (1): 27-31.
- Rosa, R.S. 1991.** *Paratrygon aiereba* (Müller & Henle, 1841): the senior synonym of the freshwater stingray *Disceus thayeri* Garman, 1913 (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 7(4): 425-437.
- Rosa, R.S., H.P. Castello & T.B. Thorson. 1987.** *Plesiotrygon iwamae*, a new genus and species of neotropical freshwater stingray (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). *Copeia* 1987(2): 447-458.
- Rosa, R.S., P. Charvet-Almeida & C.C.D. Quijada. 2010.** Biology of the South American potamotrygonid stingrays. In: Carrier, J.C., J.A. Musick & M.R. Heithaus (eds.). *Sharks and their relatives II: biodiversity, adaptative physiology and conservation*. Pp. 241-281.
- Taniuchi, T. & Ishihara, H. 1990.** Anatomical comparison of claspers of freshwater stingrays (Dasyatidae and Potamotrygonidae). *Japanese Journal of Ichthyology*, 37(1), 10-16.
- Thorson, T.B. 1970.** Freshwater stingrays, *Potamotrygon* spp.: failure to concentrate urea when exposed to saline médium. *Life Sci.*, 9: 893-900.
- Thorson, T.B., D.R. Brooks and M.A. Mayes. 1983.** The evolution of freshwater adaptation in stingrays. *National Geographic Research Reports*, 15: 663-694.
- Thorson, T.B., C.M. Cowan & D.E. Watson. 1967.** *Potamotrygon* spp.: elasmobranchs with low urea content. *Science*, 158: 375-377.
- Thorson, T.B., R.M. Wotton & T.D. Georgi. 1978.** Rectal gland of freshwater stingrays, *Potamotrygon* spp. (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). *Biol. Bull.*, 154(3): 508-516.

**Wesselingh, F.P. & C. Hoorn. 2011.** Geological development of Amazon and Orinoco Basins. *In:* J.S. Albert & R.E. Reis (eds.) Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes. Pp. 59-68. University of California Press, Los Angeles.