

Especificidade das descargas do órgão elétrico em espécies de Gimnotóides simpátricos do rio Negro.

Walter Heiligenberg (1)

Joseph Bastian (2)

Resumo

Descargas do órgão elétrico (EODs) de seis espécies simpátricas, habitantes de lama de gimnotóides do rio Negro ocupam áreas não sobrepostas de picos de frequência e taxa de repetição. Como os eletorreceptores são conhecidos como os mais sensíveis dentro do pico de frequência da espécie, a evolução da EODs com espectros específicos para espécie minimizaria a conversação cruzada das espécies na comunicação social.

INTRODUÇÃO

Os gimnotóides elétricos são muito abundantes em águas da Amazônia. O sentido elétrico deles permite comunicação social através das descargas do órgão elétrico típicas para as espécies (cf. Hopkins, 1972a, b; 1974a, b, c) e a "eletrolocalização" de objetos no ambiente ao redor (Lissmann, 1958; Bullock, 1968; Heiligenberg, 1977). Desta maneira, os gimnotóides desfrutam de uma vantagem especial em águas de pouca visibilidade e, por serem mais ativos durante a noite, minimizam a predação por inimigos visuais (Cf. Hopkins, 1972a).

Os peixes elétricos são geralmente classificados com relação as suas descargas do órgão elétrico (EODs) como espécie do tipo pulso ou do tipo onda (Cf. Lissman, 1958; Bullock, 1974; Hopkins, 1974a). As espécies do tipo pulso disparam o órgão elétrico em discretos pulsos que são curtos comparados com o intervalo entre pulsos. A taxa de repetição de EOD comumente progride em condições novas. Espécies do tipo onda disparam o órgão elétrico, em uma maneira, em forma de onda contínua e em frequências altamente estáveis. Dos gêneros e famílias mencionados neste texto, são do tipo pulso: *Hypopomus*, *Hipopy-*

gus, *Steatogenys*, *Rhamphichthys*, *Gymnorhamphichthys*; os tipos onde são *Sternopygus*, *Eigenmannia*, *Rhabdolichops*, *Distocyclus* e todos os Apternotídeos.

As espécies dos gêneros *Hypopomus* e *Hipopygus* vivem em fundos lamacentos e em fundos com folhas submersas de águas rasas. Eles são excelentemente camuflados por vários padrões de cores que, face à sua considerável variabilidade, torne difícil distinguir, com exatidão, as espécies somente com base na sua aparência visual. Contudo, como será demonstrado neste trabalho, todas as espécies podem ser prontamente distinguidas com base em sua atividade elétrica que, provavelmente como uma consequência de seu papel na comunicação social, mostra considerável variabilidade entre espécies, porém constância dentro de cada espécie.

O presente trabalho centraliza-se em 5 espécies de *Hypopomus* e uma espécie de *Hipopygus* entre as quais todas vivem simpatricamente em substratos lamacentos do sistema do rio Negro (Tabela 1). Nenhuma informação útil pode ser obtida da maioria da literatura mais antiga sobre peixes amazônicos, tais como Ellis (1911), para identificar estas espécies. Com a gentil assistência do Dr. F. Mago Leccia as espécies de *Hypopomus*, que são numeradas de H.1 a H.5 neste trabalho (Cf. fig. 1) foram experimentalmente identificadas como se segue:

H.1 é *Hypopomus brevirostris*, descrita por Steindachner (1868) como *Rhamphichthys brevirostris*. Esta espécie é idêntica em aparência e comportamento elétrico à espécie do Suriname que erroneamente foi denominada *Hypopomus artedi* (Hopkins & Heiligenberg, s.d.);

(1) — Scripps Institution of Oceanography, UCSD, La Jolla, California.

(2) — Dept. of Zoology, U. of Oklahoma, Norman, Oklahoma.

TABELA 1 — Gimnotóideos do tipo pulso do rio Negro

Espécies	Pico de frequência EOD		Taxa de repetição de EOD		Comprimento total (cm)	N.º de espécimes coletados	Habitat geral: águas pretas do sistema rio Negro, Anavilhanas, Tarumã Grande, Tarumã Mirim, Cuieiras pH. 4.5, resistência 100-150 K cm, temperatura 26° - 29°C
	média (Hz)	DP (N) (Hz)	média menor (Hz)	média maior (Hz)			
Hypopomus	H.1	565.	65.(13)	11	43	12-30	40
	H.2	878.	(1)	30	60	11	2
	H.3	2710.	259.(3)	27	63	8-10	3
	H.4	198	22.(6)	3	30	8-12	15
	H.5	412	89.(23)	66	76	6-10	40
Hypopygus		1400.	196.(14)	46	62	4.5-7.5	30

Substratos do fundo de lama macia e camada de folhas

animais solteiros ou em pares, separados por 1 m ou mais

Todas as 5 espécies em comunidades misturadas, freqüentemente distribuição em grupos

mesmo que acima, com preferência por camada de folha e radículas densas, gregório, simpátrico com as espécies acima

H.2 é *Hypopomus beebei*, como descrito por Schulz (1949) e também referida do Suriname (Hopkins & Heiligenberg, s.d.);

H.3 é *Hypopomus artedi*, provavelmente a espécie descrita como *Rhamphichthys artedi* por Kaup (1856). Esta espécie é idêntica em aparência e comportamento elétrico à espécie do Suriname que erroneamente foi denominada *Hypopomus brevirostris* (Hopkins & Heiligenberg, s.d.);

H.4, da qual espécimes maduros de ambos os sexos foram coletados, é uma nova espécie que logo será descrita por Mago Leccia;

H.5 é *Hypopomus bilineatus*, descrita como *Microsternarchus bilineatus* por Fernando Yepes (1968).

A única espécie de *Hypopygus* é idêntica à *Hypopygus lepturus* do Suriname (Hoedeman, 1962; Nijssen & Isbrücker, 1972), embora seu comportamento elétrico seja ligeiramente diferentes. (Ver resultados).

Os espécimes de todas as espécies estão preservados no INPA/Manaus, Brasil. Os respectivos códigos são dados na legenda da fig. 1.

MÉTODOS

Águas rasas dos rios Negro e Solimões foram estudadas em duas visitas ao INPA, em Manaus-Brasil, em fevereiro-março e novembro-dezembro de 1976, respectivamente. Um total de 4 semanas foi gasto em diferentes partes do rio Negro, isto é, Anavilhanas, rios Cuieiras, Tarumã-Mirim e Tarumã-Grande. Somente 3 dias foram gastos durante dezembro no lago Janauacá/Solimões.

Os animais foram descobertos com um "detector de peixes" especial, um par de eletrodos colocados na ponta de uma vara, aproximadamente 15 cm separados um do outro. O sinal destes eletrodos foram diferencialmente gravados e audioamplificados. As descargas do órgão elétrico (EODs) eram, desta maneira, detectadas acusticamente e, com algum treino, as espécies podiam comumente ser identificadas com base neste sinal somente. Dependendo da espécie e tamanho do espécime, os ani-

mais podiam ser detectados a uma distância de uns poucos decímetros até uns poucos metros. Os eletrodos, colocados na ponta de uma vara, permitia uma rápida e fácil sondagem dos substratos do fundo, buracos e sistemas de raízes impenetráveis, enquanto o pesquisador viajava em um barco ou vadeava e nadava na água.

Após a localização de um peixe ter sido determinada pela zeragem sobre o centro da "fonte de som", uma quantidade suficientemente grande de substrato era raspada com uma rede em mão. O conteúdo da rede era então testado com o mesmo detector, o material do substrato cuidadosamente removido, enquanto um controle contínuo da presença de peixes era feito até que ele pudesse ser encontrado visualmente. O peixe era capturado com uma chance de mais de 90% na primeira tentativa e com certeza em tentativas subseqüentes se ele não tivesse saído mais que alguns metros e pudesse ser novamente localizado. Em algumas ocasiões, o peixe desligava sua EOD em resposta a súbitos distúrbios, mas recomeçava sua atividade elétrica dentro de menos de um minuto depois. A captura de peixe foi dificultada em áreas destruídas por galhos submersos e denso sistema de raízes, requerendo grande trabalho para limpar o substrato do fundo em tais casos.

Em quase todas as ocasiões todos os peixes elétricos em uma dada área eram capturados por sondagem sistemática de toda a área do fundo para estimar-se a distribuição da espécie. O número total de espécimes capturados é dado na coluna 7 da tabela 1 e grosseiramente reflete abundância da espécie no *habitat* particular.

Os EODs de muitos espécimes foram gravados em pequenos aquários, cheios com água de seus *habitats*, com o eletrodo positivo em frente da cabeça do animal e o eletrodo negativo atrás da ponta da cauda. O sinal da EOD era amplificado por um Grass P 15 na máxima faixa de frequência e mostrado em um osciloscópio ou gravado em um gravador de fita Uher 4200. Consideráveis variações na forma da EOD são encontradas se os eletrodos de gravação são colocados em diferentes arranjos perto da superfície do corpo do animal (Cf.

Bastian, 1977). Isto é devido ao fato de que órgão elétrico em algumas espécies não é acionado em estrita sincronia e que o escoamento local em seu isolamento causa diferentes padrões de corrente ao longo da superfície do corpo do animal. Medidas da cabeça (+) à cauda foram usadas neste trabalho como um método padronizado para comparar espécies. Espécimes de todas as espécies foram transportados vivos para o laboratório para posteriores estudos de comportamento e eletrofisiológicos. Suas EODs não mudaram em condições de aquário que imitava os valores de pH e resistência específica de seus *habitats* naturais tanto quanto possível. A amplitude e fases de espectros apresentadas na fig. 2 foram obtidas de EODs gravadas e digitadas em linha por um computador PDP 11/40, com uma taxa de amostragem de 50 KHz e precisão de 12 "bit". EODs únicas eram processadas por análise de captura transitória de Fourier, com a EOD centralizada em torno do tempo = 0.

Em um sistema de gravação padronizado, as EODs de um determinado indivíduo são altamente estereotipados. Elas variam pouco entre indivíduos de uma determinada espécie e assim fornecem um palpite seguro para a identificação de espécies (Cf. figs. 3 e 4). No entanto, espécimes machucados podem apresentar EODs distorcidas que gradualmente se normalizarão enquanto o animal se recupera e se regenera. Todas as EODs apresentadas neste trabalho foram gravadas de espécimes intactos.

RESULTADOS

Cinco espécies de *Hypopomus*, referidas como H.1 a H.5, e uma espécie de *Hypopygus* vivem simpatricamente em fundos lamacentos de águas negras do sistema do rio Negro. Em contraste com *Hypopomus*, que geralmente também ocorre em lama livre de quantidades substanciais de folhas submersas, *Hypopygus* só ocorre em áreas cobertas com camadas de folhas e freqüentemente agregados em densas radículas. A fig. 1 mostra fotografias de espécimes vivos destas espécies, e a fig. 2 mostra suas EODs e espectro Fourier. A freqüência espectral com a mais alta amplitude será refe-

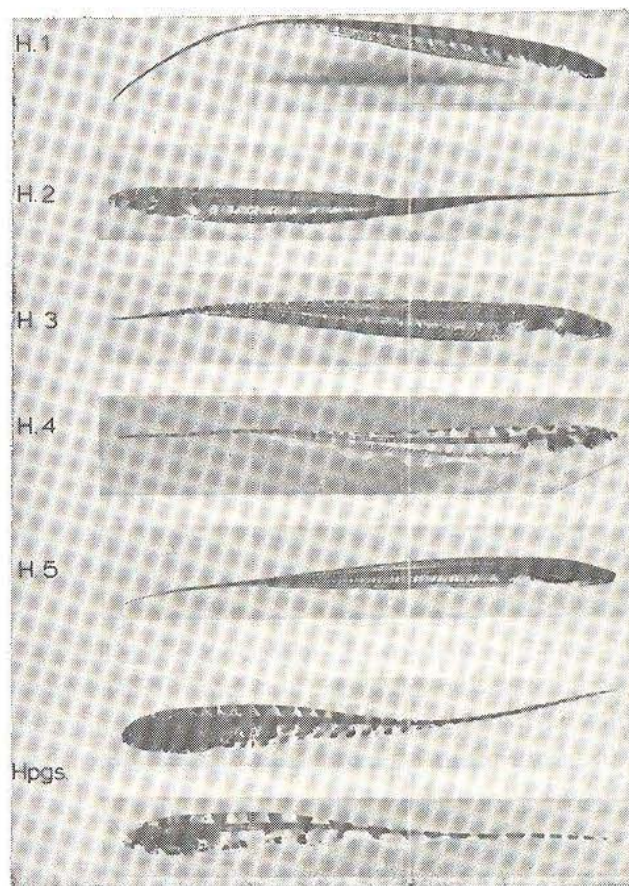


Fig. 1 — Fotografias de espécimes vivos de cinco espécies de *Hypopomus*, H.1 a H.5, e de *Hypopygus lepturus* (Hpgs.). Números do catálogo do INPA são dados em parênteses: H.1) — Presumivelmente *Hypopomus brevirostris*, comprimento total 14cm. Faixas largas de marrom acinzentado em fundo amarelado. Lado anterior esbranquiado (INPA 1976, 11.30.1); H.2) — *Hypopomus beebei*, comprimento total 11cm. Listras finas verticais protas em fundo bege amarronzado. Lado torna-se enegrecido, se o animal vive em substrato escuro (INPA 1976, 11.30.2). Observar cauda regenerada; H.3) — Provavelmente *Hypopomus artedi*, comprimento total 10cm. Coloração marrom bege clara com pontilhado grosseiro escuro no dorso e lados sarapintados. Corpo menos transparente e pico de freqüência mais alta de EOD diferença H.3 de H.5 (INPA 1976, 11.30.3); H.4) — Espécie nova, comprimento total 10cm. Corpo esbranquiado semitransparente com largas listras enegrecidas, e manchado. Padrões escuro polido se o animal é mantido em fundo claro (INPA 1976, 11.30.4); H.5) — *Hypopomus bilineatus*, comprimento total 9,5cm. Corpo acinzentado semitransparente com vistoso pontilhado enegrecido e no dorso da maioria dos indivíduos. Uma fina linha preta corre paralela em cada lado do dorso do animal, daí seu nome "bilineatus". Corpo mais transparente e delgado e pico de freqüência de EOD menor distingue H.5 de H.3 (INPA 1976, 11.30.5); Hpgs) — *Hypopygus lepturus*. Espécime superior: comprimento total 7cm. Listagem marrom escuro irregular em fundo marrom claro. Alto, corpo em forma de faca e filamento caudal fino e longo além do fim do nadadeira anal distingue o gênero *Hypopygus* do gênero *Hypopomus* que é mais em forma de verme. Espécime inferior: comprimento total 5cm. Provavelmente forma jovem da forma superior. Listagem mais distinta e separada que na forma superior. Mesma EOD (INPA 1976, 11.30.6).

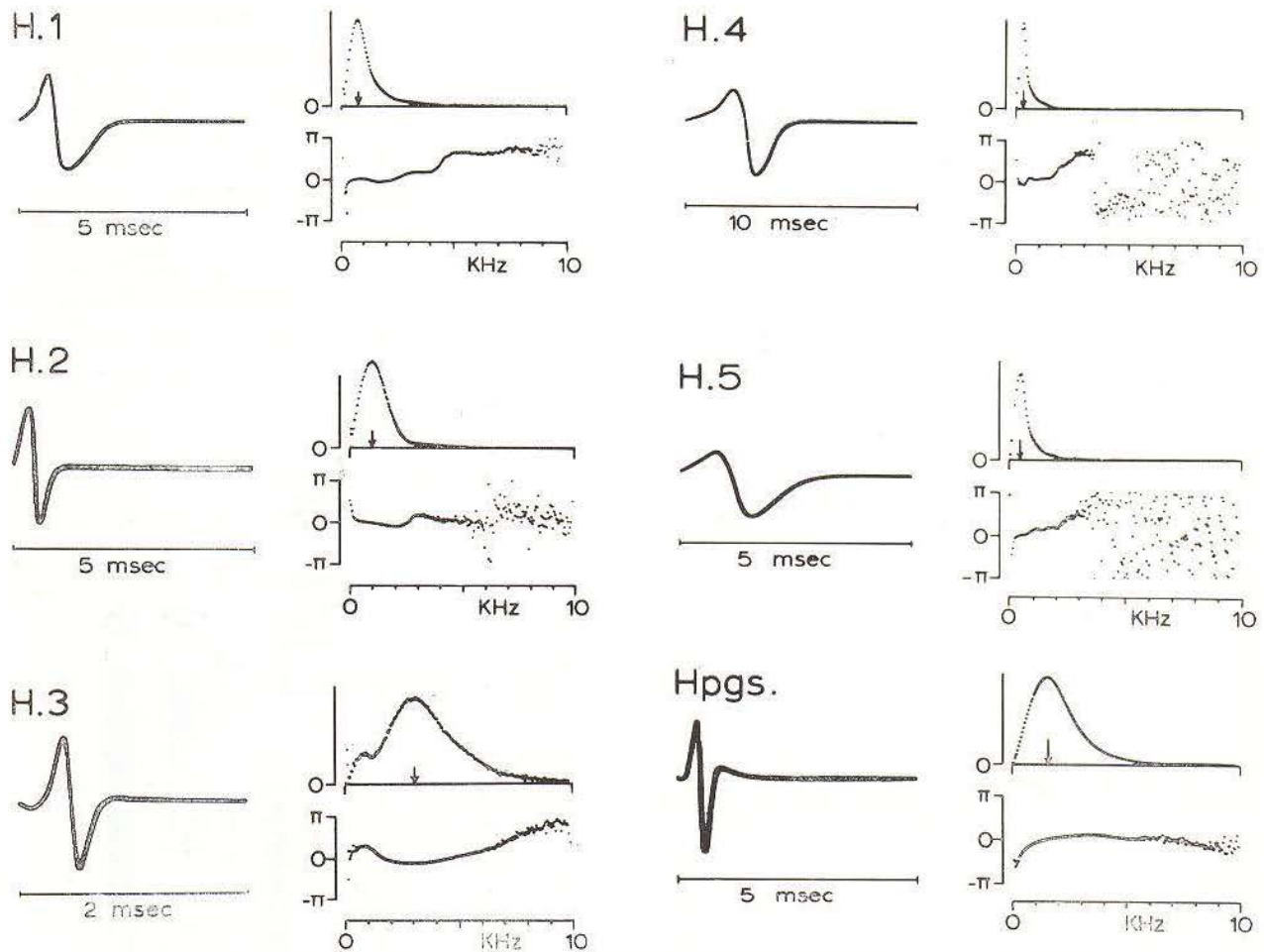


Fig. 2 — Descargas do órgão elétrico (EODs) e seus espectros Fourier das espécies de *Hypopomus*, H.1 e H.5, e de *Hypopygus lepturus* (Hpgs.). Cada diagrama mostra EOD e tempo de calibração na esquerda (polaridade positiva, cabeça, para cima) e espectro Fourier da EOD na direita, com o espectro superior sendo o espectro de amplitude linear (seta vertical indica o pico de frequência) e o espectro inferior sendo a função de fase.

rida como “pico de frequência” nas descrições subseqüentes. A tabela 1 resume várias características destas espécies.

Para demonstrar o grau de variabilidade da EOD dentro de uma determinada espécie, EODs de seis espécimes de H.1 e H.5 respectivamente, estão mostradas na fig. 3. As EODs de H.5 foram as mais variáveis de todas as espécies estudadas.

A espécie de *Hypopygus* do rio Negro parece-se muito com *Hypopygus lepturus* do Suriname (Hoedeman, 1962). Suas EODs são muito semelhantes na forma. Contudo, elas diferem significativamente com respeito a seus picos de frequência que dão em média 1400 Hz (EP=195) no rio Negro e 2440 Hz (EP=73) no Suriname (Hopkins & Heiligenberg, s.d.).

Diferenças tão drásticas não foram encontradas entre as EODs dos representantes das espécies de *Hypopomus* brasileiros e surinamenses, H.1, H.2, e H.3 (Cf. introdução para suas identificações).

As espécies habitantes de lama do rio Negro diferem não somente com respeito a seus picos de frequência mas também em suas taxas de repetições da EOD que cobrem diferentes amplitudes de baixas taxas, gravadas quando o animal está descansando, à altas taxas, gravadas durante grande atividade. A fig. 4 resume estes dados e demonstra que estas 6 espécies simpátricas estão organizadas em áreas não sobrepostas do parâmetro espacial bidimensional. A significância desta característica com respeito à comunicação social será discutida mais adiante.

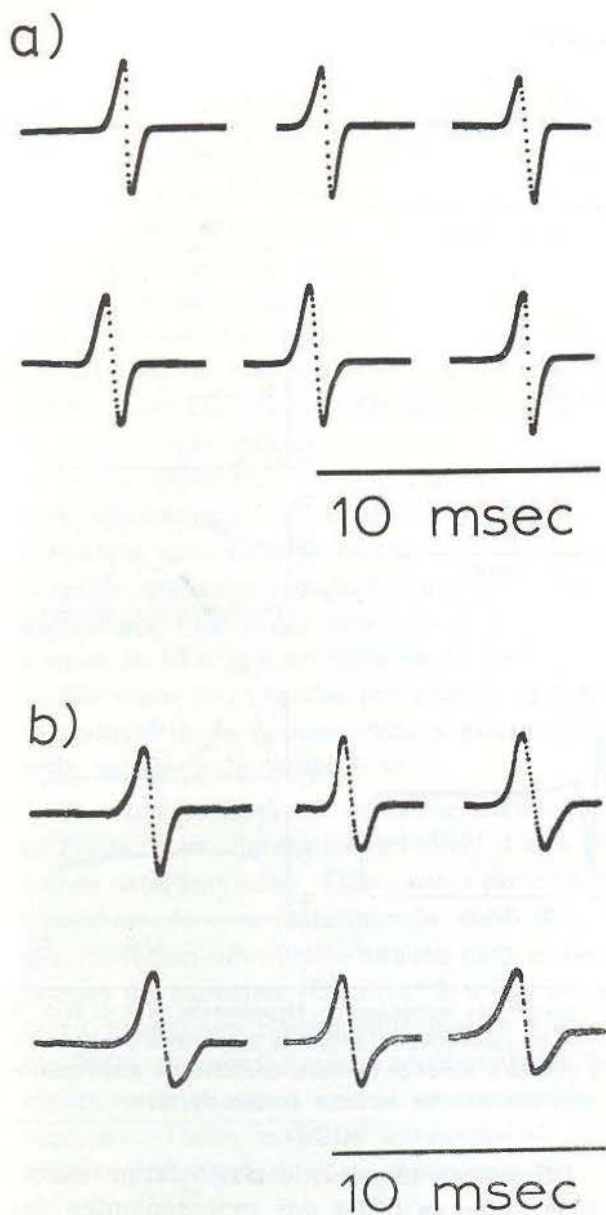


Fig. 3 — EODs únicas de seis indivíduos de *Hypopomus* H.1(a) e de seis indivíduos de *Hypopomus* H.5(b) para mostrar a variação interindividual. Variações são maiores em H.5 (Cf. tamanho do desvio padrão do pico de frequência como expressa pela largura das colunas na fig. 4).

Nenhuma outra espécie de gymnotoídeo foi encontrada nestes habitats durante o dia. No entanto, à noite, muitas outras espécies, tais como *Steatogenys* e várias espécies com os EODs do tipo onda, como *Eigenmannia Sternopygus* e vários apteronotídeos invadem estas águas. Seus rápidos deslocamentos tornavam a captura com rede em mão impossível.

Uma espécie de gymnotoídeo adicional do rio Negro, *Gymnorhamphichthys hypostomus*, foi encontrada enterrada em praias de areia durante o dia. Nenhuma outra espécie compartilhava deste habitat durante o dia, ao passo que numerosas espécies passavam por lá, à noite. A ecologia e comportamento desta espécie foi amplamente estudado por Schwassmann (1976). Esta espécie parece ser idêntica à do Suriname (Hopkins & Heiligenberg, s.d.).

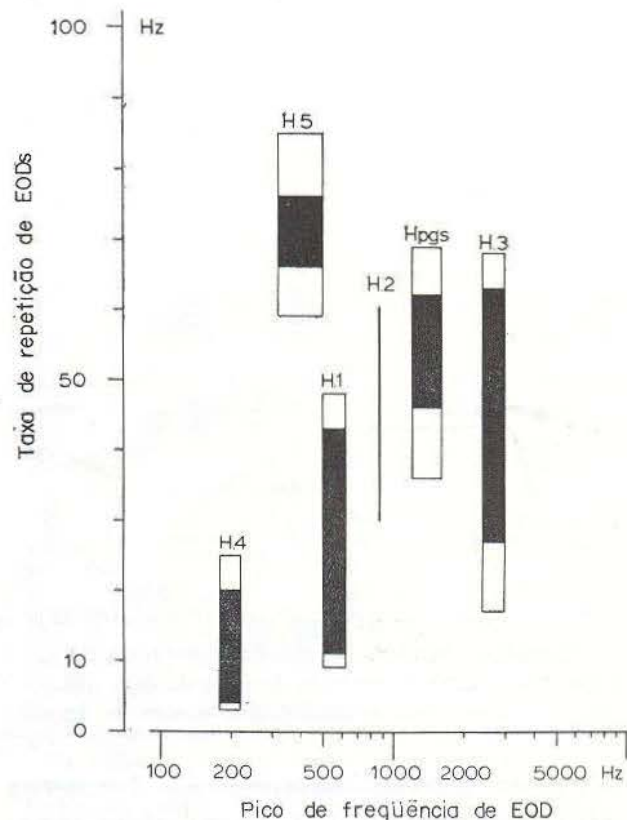


Fig. 4 — Taxas de repetição e picos de frequências de seis gymnotoídeos simpátricos habitantes de fundo lamacento do rio Negro, espécies de *Hypopomus*, H.1 e H.5, e *Hypopygus lepturus* (Hpgs). A amplitude do desvio padrão para quaisquer dos lados do pico de frequência média é indicada pela largura de cada coluna preta. As pontas inferior e superior de cada coluna preta indicam as taxas de EOD médias menores e maiores respectivamente. As colunas cobertas em qualquer parte das colunas pretas indicam amplitude de um desvio padrão além da respectiva taxa de EOD média. Somente um espécime de H.2 estava disponível. O traço vertical negro indica seu pico de frequência e varia de menor a maior taxa de EOD. Os números de indivíduos de H.1, H.3, H.4, H.5 e Hpgs, medidos foram 13, 3, 6, 23 e 14 respectivamente. Observe-se a não sobreposição de características de EOD nestas espécies simpátricas.

DISCUSSÃO

Hopkins (1972, 1974) demonstrou a significância das EODs típicas para espécies no contexto da comunicação social. Ele demonstrou que as frequências fundamentais de EOD de três espécies simpátricas na Guiana, com EODs contínuas do tipo onda, denominadas *Sternopygus macrurus*, *Eigenmannia virescens* e *Apteronotus albifrons* ocupavam diferentes faixas de frequência e que eletrorreceptores eram mais sensíveis na frequência fundamental da EOD respectiva da espécie (Hopkins, 1976). Bastian (1976, 77) e Hopkins & Heiligenberg (s.d.) também deram evidência que os eletrorreceptores de gymnotóideos com EODs do tipo pulso são sintonizados no pico de frequência da EOD da espécie e que os animais devem assim ser mais sensíveis às suas específicas descargas. Três espécies de *Hypopomus* simpátricos no Suriname, *H. artedi*, *H. beebei* e *H. brevirostris*, mais provavelmente idênticas a H.3, H.2 e H.1, respectivamente, neste trabalho, foram comprovadas ter diferentes picos de frequência e eletrorreceptores sintonizados adequadamente (Hopkins & Heiligenberg, s.d.). Os dados apresentados para seis espécies sim-

pátricas do tipo pulso do rio Negro (Fig. 4) sugerem uma situação semelhante. Estudos eletrofisiológicos são necessários para determinar as características de frequência de resposta de eletrorreceptores nestas espécies. Estes dados indicarão em que intensidade a EOD de uma dada espécie será perceptível por outras espécies, em particular, quanta "conversa cruzada" pode ocorrer entre as espécies H.1 e H.5 de *Hypopomus*. Porém mesmo se os picos de frequência destas duas espécies não estão separados suficientemente para evitar conversação cruzada entre as espécies, suas claras diferenças na taxa de repetição de EOD fornecem uma sugestão adicional para a identificação das espécies. Experimentos de comportamento ainda tem que demonstrar a significância das EODs típicas da espécie para a comunicação social em *Hypopomus* e *Hypopygus*.

Um desafio mais óbvio para a suposição de que espécies simpátricas exploram diferentes faixas de frequência foi encontrado durante uma visita de três dias no lago de Janauacá que é parte do sistema Solimões (água branca, pH 7, resistência 10 KOhm cm). Pescadores do INPA capturaram muitos gymnotóideos com

TABELA 2 — Gimnotóideos do tipo onda do lago Janauacá/Solimões

Espécies	Menor e maior frequência fundamental de EOD em n indivíduos	n
<i>Sternopygus macrurus</i>	60 a 150 Hz	20
<i>Eigenmannia virescens</i> (?)	430 a 660 Hz	8
<i>Distocyclus conirostris</i>	180 a 250 Hz	3
<i>Rhabdolichops troscheli</i>	580 a 1000 Hz	11
<i>Adontosternarchus saxi</i>	950 a 1250 Hz	20
<i>Adontosternarchus spec.</i>	710 a 1330 Hz	5
<i>Apteronotus anas</i>	1080 a 1250 Hz	3
<i>Apteronotus spec.</i>	1080 a 1170 Hz	4
<i>Sternarchorhynchus oxyrhynchus</i>	1400 a 1800 Hz	5
<i>Porotergus terminalis</i>	1280 a 1700 Hz	9

uma grande malhadeira, com aproximadamente 40 m de comprimento e 12 m de altura, com tamanho de malha de 0.5 cm, durante excursões noturnas em águas abertas do lago. Mesmo que a maioria dos espécimes estivessem feridos, eles viveram o suficiente para permitir a gravação de EOD na maioria dos casos. Dois gymnotóideos do tipo pulso, *Rhamphichthys* e *Steatogenys* e muitas espécies do tipo onda, catalogados na tabela 2, foram capturados desta maneira. Como pode ser lido desta tabela, *Sternopygus*, *Distocyclus*, *Eigenmannia* e *Rhabdolichops* mostram pequena sobreposição nas suas freqüências de EOD fundamental e assim seguem o padrão descrito por Hopkins (1976) para espécies simpátricas do tipo onda na Guiana. Contudo, considerável sobreposição nas freqüências de EOD é encontrada entre os apternotóideos, com, pelo menos, quatro espécies cobrindo a mesma faixa de freqüência, 1000 a 1200 Hz.

Nada é conhecido sobre os hábitos reprodutivos destas espécies, especialmente se eles se reproduzem em diferentes *habitats* ou se aumentam o reconhecimento da espécie por modulação específica da espécie de suas freqüências de EOD durante encontros de combate ou corte. O lago de Janauacá face à sua abundância de gymnotóideos, pode ser uma área mais adequada para estudar os problemas de identificação de espécies em peixes elétricos.

AGRADECIMENTOS

Somos muito grato ao INPA em Manaus/Brasil pela generosíssima assistência em nossa pesquisa de campo. Este trabalho foi financiado pela subvenção da NSF BMS 74-18640 dada a W. H. e uma subvenção de viagem dada a J. B. pela University of Oklahoma. Tom Uter gentilmente construiu nosso detetor eletrônico de peixe. Carl Hopkins deu valiosa opinião na preparação deste manuscrito. Francisco Mago Leccia generosamente auxiliou na identificação das espécies.

SUMMARY

Electric organ discharges (EODs) of six sympatric, mud-dwelling gymnotoid fish species of the Rio Negro occupy non-overlapping ranges of peak power frequen-

cies and repetition rates (fig. 4). Since electro-receptors are known to be most sensitive at the species' peak power frequency the evolution of EODs with species specific spectra should minimize species "cross talk" in social communication.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BASTIAN, J.
 1976 — Frequency response characteristics of electroreceptors in weakly electric fish (Gymnotoidei) with a pulse discharge. *J. Comp. Physiol.*, 112: 165-180.
 1977 — Variation in the frequency response of electroreceptors dependent on receptor location in weakly electric fish (Gymnotoidei) with a pulse discharge. (In preparation).
- BULLOCK, T.H.
 1968 — Biological sensors. In: *Vistas in Science*. Albuquerque: Univ. of New Mexico Press.
 1974 — *General introduction to handbook of sensory Physiology*, 111/3. Ed. A. Fessard. Berlin, Springer Verlag.
- ELLIS, M.M.
 1911 — The Gymnotoid cels of tropical America. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 6 (3): 109-195.
- FERNANDO YEPES
 1968 — Contribucion al conocimiento de los peces gymnotiformes. *Evencias*, 20.
- HEILIGENBERG, W.
 1977 — Principles of electrolocation and jamming avoidance in electric fish. In: *Studies of Brain Function*. v. 1.
- HOEDEMAN, J.J.
 1962 — Notes on the ichthyology of Surinam and other Guianas, 9 and 11. *Bull. of Aquatic Biol.*, 3: 26, 53-60 and 3: 30, 97-108.
- HOPKINS, C.D.
 1972a— *Patterns of electrical communication among gymnotoid fish*. Ph.D. Theses. Rockefeller University, N.Y.
 1972b— Sex differences in electric signaling in an electric fish. *Science*, 176: 1035-37.
 1974a— Electric communication: Functions in the social behavior of *Eigenmannia virescens*. *Behavior*, 50: 3-4, 270-305.
 1974b— Electric communication in fish. *American Scientist*, 62: 4, 426-437.
 1974c— Electric communication in the reproductive behavior of *Sternopygus macrurus* (Gymnotoidei) *Z. Tierpsychol.*, 35: 518-535.

- 1976 — Stimulus filtering and electroreception: tuberous electroreceptors in three species of gymnotoid fish. **J. comp. Physiol.**, 3: 171-207.
- HOPKINS, C.D. & HEILIGENBERG, W.
s.d. — **Electrical Communication by Gymnotoid fish from Coastal Surinam** (in prep.).
- KAUP
1856 — **Catalogue of apodal fish in the collection of the British Museum**. London, p. 128-129.
- LISSMANN, H.W.
1958 — On the function and evolution of electric organs in fish. **J. exp. Biol.**, 35 (1): 156-191.
- NIJSSEN, H. & ISBRÜCKER, I.J.H.
1972 — **Hypopygus lepturus**, a little known dwarf gymnotoid fish from South America. **Zool. Mededelingen**, 47: 160-176.
- SCHULTZ, L.P.
1949 — A further contribution to the ichthyology of Venezuela. **Proc. US Nat. Mus.**, 99: 1-211.
- SCHWASSMANN, H.O.
1976 — Ecology and taxonomic status of different geographic populations of **Gymnorhamphichthys hypostomus** Ellis. **Biotropica**, 8 (1): 25-40.
- STEINDACHNER, F.
1868 — Die Gymnotidae des K.K. Hof — Naturalienkabinetts zu Wien. **Sitzb. der K. Akademie der Wissenschaften zu Wien**, 58 (1): 249-264.

(Aceito para publicação em 08/07/80)