

Alimentación de *Gymnotus omarorum* (Gymnotiformes: Gymnotidae) en Laguna Blanca (Parque Nacional Río Pilcomayo), Formosa, Argentina

Ricardo A. FERRIZ & Juan M. IWASZKIW

División Ictiología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN-CONICET), Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJH, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina, rferriz@macn.gov.ar; jiwaszkiw@yahoo.com

Abstract: Diet of the electric knife-fishes, *Gymnotus omarorum*, is described in Laguna Blanca Río Pilcomayo National Park, Formosa province. Samples were collected monthly from September 2012 to July 2013. For the analysis of stomach contents, frequency methods, volume fraction, percentage and numerical abundance index (AI) were used. Preys ingested generally belong to invertebrates and fish that live under the floating plants. The specimens of smaller sizes to 200 mm total length (TL) had a carnivorous diet with greater specialization, while in larger sizes from 201 mm TL, was carnivorous diet of the generalist type. Increased consumption of fish and decapods with increasing LT was observed. Insects in general and in particular Odonata nymphs, dominate in small and medium sizes. Significant differences were observed in the diet of this species throughout the period considered, correlating the same with changes in biomass of floating plants. The results allow characterizing the diet of *Gymnotus omarorum* as a generalist.

Keywords: electric fish, diet, wetland, subtropical.

Resumen: Se describe la dieta de la morena, *Gymnotus omarorum*, en Laguna Blanca Parque Nacional Río Pilcomayo, Formosa. Se realizaron 8 muestreos desde septiembre de 2012 hasta julio de 2013. Para el análisis de los contenidos estomacales se utilizaron métodos de frecuencia, porcentaje volumétrico, porcentaje numérico e índice de abundancia (IA). Las presas ingeridas pertenecen generalmente a invertebrados y peces que viven al amparo de las plantas flotantes. Los ejemplares de tallas menores a 200 mm de longitud total (LT) presentaron una dieta carnívora con mayor especialización mientras que en tallas mayores a 201 mm de LT la dieta fue carnívora del tipo generalista. Se observó un aumento del consumo de peces y decápodos con el incremento del LT. Los insectos en general, y en particular las ninfas de Odonata, dominan en las tallas pequeñas y medias. Se observaron diferencias significativas en la dieta de esta especie a lo largo del período considerado, relacionándose la misma con los cambios de biomasa de las plantas flotantes. Los resultados permiten caracterizar a la dieta de *Gymnotus omarorum* como una especie carnívora generalista.

Palabras clave: peces eléctricos, dieta, humedal, subtropical.

INTRODUCCIÓN

El orden Gymnotiformes presenta un amplio rango de distribución en aguas neotropicales. A estos “peces eléctricos” se los encuentra desde el sur de México hasta Argentina, y también en la isla Trinidad en el Caribe (Mago-Leccia, 1994; Richer-de-Forges *et al.*, 2009). El género *Gymnotus* se distribuye desde el sur de México hasta la cuenca del Río Salado en Argentina presentando con 34 especies que ocupan diversos ambientes dulceacuícolas (Albert, 2001; Richer-de-Forges *et al.*, 2009). En la Argentina se encuentran cuatro especies, *G. inaequilabiatus*, *G. omarorum*, *G. pantanal* y *G. sylvius* (Casciotta *et*

al., 2013), las tres últimas viven en general en ambientes lénticos como humedales, pantanos o estanques con una densa vegetación acuática flotante y agua poco oxigenada.

Distintas especies de *Gymnotus* y de otros gymnotídeos como *Brachyhypopomus* son capturados para la venta como cebo vivo para la pesca deportiva en la Argentina y se los comercializa entre US\$ 30 a 80 por docena de morenas según la demanda, época del año y el tamaño del pez (Casciotta *et al.*, 2013).

Se conocen pocos trabajos sobre la dieta y hábitos tróficos de especies de *Gymnotus* en el sur de Brasil, Uruguay y Argentina, y en cambio son relativamente más conocidos en el norte

del continente (Bonetto *et al.*, 1978; Barbieri & Barbieri, 1984; Menin, 1989; Grossi & Hoffling, 1992; Bulla *et al.*, 2011).

Los estudios sobre el régimen alimenticio y las relaciones tróficas de peces indican un aspecto del flujo de energía, muestran las relaciones presa-depredador y los cambios de la dieta; lo cual permite una mejor interpretación de la dinámica de las poblaciones en estudio (Ulyel *et al.*, 1990; Arenas-Granado & Acero, 1992). Ringuélet *et al.* (1980) estiman que el conocimiento de las relaciones tróficas es un indicador indirecto para el manejo de un recurso.

Los humedales presentan un mosaico de biotopos, en sus áreas litorales existen densas matas de macrófitas que contribuyen al incremento de la heterogeneidad del hábitat (Dibble & Thomaz, 2009). Insectos y otros invertebrados acuáticos como así también pequeños charácidos viven asociados a las raíces y partes flotantes de las macrófitas sirviendo de alimento a peces que viven asociados a estos vegetales (Neiff & Carignan, 1997; Rossi & Parma de Croux, 1992).

El objetivo del presente trabajo consiste en caracterizar la biología alimentaria de *Gymnotus omarorum* en un ambiente léntico de la provincia de Formosa, a través de la variación mensual de la dieta y del análisis de la variación de la misma a lo largo de su desarrollo.

Área de estudio

La Laguna Blanca se encuentra en el Parque Nacional Río Pilcomayo, en el sureste de la provincia de Formosa (25° 09' 56,80" S - 58° 14' 21,28" W), es un cuerpo de agua permanente y que tiene una superficie aproximada de 800 ha. Presenta cambios en sus dimensiones atribuidos a variaciones hidrológicas vinculadas a importantes precipitaciones o períodos de sequías estacionales. Las crecientes se producen al final del verano, y las bajantes más intensas hacia fin del invierno o en primavera (Neiff, 1981).

La vegetación flotante dentro del espejo de agua se distribuye en forma de manchones irregulares o en bandas. Las especies dominantes son los camalotes *Eichhornia crassipes* (camalote o aguapé), en menor medida están presentes el repollito de agua (*Pistia stratiotes*), el acordeón de agua (*Salvinia* sp.), los helechitos de agua (*Azolla* sp.) y las lemnáceas (lentejas de agua). *Eichhornia crassipes* es en esta oportunidad la especie vegetal a tener en cuenta para la actividad pesquera de carnada, ya que es el refugio ideal de los gimnótidios y para algunas otras especies acompañantes.

MATERIAL Y MÉTODOS

La captura de los peces se llevó a cabo mediante una red denominada "red de cuadros" de malla tipo mosquetero comúnmente utilizada por los pescadores de morenas, cuya dimensión es de 2,0 m por 2,5 m, la cual se adapta perfectamente para la captura de los peces en los camalotes litorales de *Eichhornia crassipes*. Los muestreos fueron realizados en diferentes estaciones de pesca y durante distintos meses del año (septiembre de 2012 hasta julio de 2013) los que permitieron evaluar las variaciones estacionales de la dieta de los Gymnotidos presentes en la laguna.

Los contenidos estomacales de *Gymnotus omarorum* (Richer-de-Forges *et al.*, 2009) fueron analizados por los métodos gravimétricos y de ocurrencia. Dado que cualquiera de estas técnicas por sí solas no son suficientes para completar el cuadro de importancia de una dieta (Windell & Bowen, 1978; Berg, 1979; Hyslop, 1980) se utilizó el índice alimentario "IA" modificado, donde el peso es reemplazado por volumen (Lauzanne, 1975) donde:

$$IA = (\%Ocurrencia \times \%Volumen) / 100$$

Donde % O es porcentaje de frecuencia de un determinado ítem alimenticio y % V es el porcentaje del volumen de cada ítem de la dieta. El volumen (V) de cada ítem alimentario se determinó a través de una cámara milimetrada de 2 cm² de superficie por 1 mm de altura.

Se determinó el ancho del nicho trófico con el coeficiente de diversidad de Shannon-Wiener, siendo $H' = -\sum p_i \ln(p_i)$, donde p_i es la abundancia relativa de cada categoría alimentaria (Pielou, 1974). La amplitud del nicho es una medida del rango o diversidad de los recursos usados por una especie en su condición local (Crowder, 1990).

Para determinar las variaciones ontogénicas de la dieta, los ejemplares estudiados se dividieron en cuatro grupos: menores o iguales a 150 mm de longitud total (Lt), entre 151 y 200 mm de Lt, entre 201 y 250 mm de Lt y mayores a 251 mm de Lt. El análisis de la estrategia alimentaria de cada uno de los grupos de tallas considerados se graficó de acuerdo a lo propuesto por Amundsen *et al.* (1996). Este análisis gráfico consiste en representar, para cada componente de la dieta, su frecuencia de ocurrencia (Fi) frente a su abundancia específica (Pi). A través de las siguientes fórmulas:

$$\%Pi = (\sum Si / \sum Sti) \times 100$$

Donde, Si = número de estómagos que contienen la presa *i* como alimento único, Sti = total de estómagos donde la presa *i* se encuentra presente.

$$\%Fi = (Ni/N) \times 100$$

Donde, Ni = número de predadores con la presa *i* en su estómago, N = total de predadores con contenido estomacal.

A través de este tipo de gráfico se puede interpretar la importancia de cada presa, la estrategia alimentaria y la contribución intra e interfenotípica a la amplitud del nicho trófico. También la importancia de las presas y la estrategia trófica en términos de especialización y generalización a nivel individual y poblacional.

Se construyó una matriz de similitud con la cual se elaboró un dendrograma con el método de agrupamiento UPGMA. Se utilizó el coeficiente de Morisita modificado por Horn (1966) para describir la superposición estacional de la dieta de *Gymnotus omarorum* mediante el empleo del porcentaje del IA (% IA) de cada ítem alimentario. Para detectar las diferencias mensuales de la dieta, en los cuatro grupos de tallas, se utilizó el método no paramétrico de diferencias significativas (ANOSIM) mediante el empleo del índice de similaridad de Morisita. La importancia de cada presa fue evaluada a través del método de evaluación del porcentaje de similitud (SIMPER), procedimiento que determina las categorías de presas responsables del agrupamiento del cluster. Los análisis multivariados se realizaron con el paquete estadístico PAST (versión 1.99, Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Se analizaron 164 ejemplares de *Gymnotus omarorum* comprendidos entre los 114 y los 355 mm de longitud total. En la Tabla 1 se indican las tallas promedio y los estómagos vacíos registrados en cada uno de los meses estudiados.

El alimento dominante de *Gymnotus omarorum* a lo largo de los meses estudiados fue exclusivamente de origen autóctono (Tabla 1 y Fig. 1). En octubre y noviembre se registraron los mayores valores de nicho trófico ($H' = 1,87$ y $1,84$ respectivamente) siendo los meses de marzo y diciembre los que presentaron valores más bajos ($H' = 0,82$ y $1,03$ respectivamente).

En el mes de septiembre el alimento dominante estuvo compuesto, casi exclusivamente, por fragmentos de insectos autóctonos, al igual

que en el mes de noviembre, manteniendo una presencia secundaria en el resto de los meses considerados. Las ninfas de Odonata presentaron una alta incidencia en las ingestas del mes de julio, en el resto de los meses resulta un alimento secundario. Las larvas de Trichoptera y los Heteroptera estuvieron presentes en las ingestas de casi todos los meses, aunque representan un grupo secundario en la dieta de este pez. El anfípodo *Hyalella* sp. fue un alimento de importancia en los meses de abril y julio. Los decápodos *Macrobrachium* spp. y *Trichodactylus borellianus* dominaron en la dieta de los meses de noviembre, enero y marzo; *Trichodactylus borellianus* fue importante en octubre. La ingesta de peces presentó su máxima presencia en octubre y enero, estando presente en forma secundaria en las capturas de los meses de noviembre y marzo.

En la figura 3 se observa el ordenamiento obtenido a través del método de agrupamiento UPGMA. Anosim, muestra diferencias significativas mensuales en la dieta de los peces analizados ($R = 0,6875$; $p = 0,0195$). En el grupo I, formado por el mes de marzo indica a través del Simper a *Macrobrachium* spp. como el alimento ingerido en forma casi exclusiva seguido del consumo de insectos. El grupo II, que reúne a los meses de octubre, diciembre y abril, muestra a los vegetales, peces e insectos como el alimento dominante. En el grupo III, constituido por los meses de noviembre y enero, dominan las ingestas de *Macrobrachium* spp., vegetales y peces. El grupo IV (julio) presenta una dieta caracterizada por ninfas de Odonata, larvas de Coleoptera y *Hyalella* sp. En el mes de septiembre, en el grupo V predominan los fragmentos de insectos y las ninfas de Odonata.

Según el Anosim ($R = 1,167$; $p = 1$), hay diferencias significativas en la dieta durante el desarrollo de esta especie (Fig. 2). Se observa un aumento del consumo de peces y decápodos con el incremento de la talla. Los insectos en general dominan en las tallas pequeñas y medias, al igual que las ninfas de Odonata. El consumo de vegetales se mantiene con pocas variaciones en los cuatro grupos de tallas analizadas.

La diversidad del alimento ingerido fue más baja en los individuos menores de 150 mm de Lt ($H' = 1,686$), mientras que fue mayor para los ejemplares comprendidos entre 151-200 mm de Lt, el H' fue de 2,069. Para los ejemplares mayores de 251 mm de Lt el H' fue de 1,71 y para los comprendidos entre los 201-250 mm de Lt. el H' fue de 1,845.

Tabla 1: Composición mensual (IA) de la dieta de *Gymnotus omarorum* de la Laguna Blanca, Formosa. H': ancho del nicho trófico, A: adultos, L: larvas, P: pupas, N: ninfas, Lt: largo total, DE: desviación estándar.

Ítems/ Mes	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Marzo	Abril	Julio
Algae	0,04					0,01	0,11	
Fragmentos vegetales	0,61	7,8	5,32	22,8	12,2	0,57	7,87	5,92
Nematodes	0,31		0,05					
Hirudinea			0,29					
Copepoda				0,17				
Cladocera				0,1			0,05	
<i>Hyalella sp.</i>		0,55	0,25			0,16	3,24	5,26
<i>Macrobrachium spp.</i>			4,08	2,1	14,1	29,52		
<i>Trichodactylus b.</i>		1,53						
Pelecypoda		0,05				1,44		
<i>Biomphalaria sp.</i>			0,14					
Restos de moluscos						0,16		
Acari			0,05				0,05	
Diptera (L)	0,04	0,02		0,17				
Chironomidae (L)	0,17	0,09	0,19		0,1	0,01	0,38	1,95
Tabanidae (L)					0,4			
Trichoptera (L)	0,9	0,55	2,07	0,35	0,2	0,01	0,47	
Zigoptera (N)	3,27	0,41	0,58		2,4			10,58
Anisoptera (N)	1,79	0,16				1,89	0,42	
Ephemeroptera (N)				0,08				
Plecoptera (N)								
Coleoptera (L)	0,04			1				6,58
Coleoptera (A)		0,05					0,1	
Heteroptera	0,04		0,09	0,35	0,13	0,08		
<i>Astyanax sp.</i>		0,13						
<i>Hyphessobrycon sp.</i>					5,5	0,32		
<i>Odontostilbe sp.</i>		1,8						
<i>Hypoptopoma sp.</i>					1,77			
<i>Otocinclus sp.</i>			0,61		2,82			
<i>Brachyhypopomus sp.</i>		0,05						
<i>Synbranchus m.</i>		0,46						
Peces no identificados		4,39	0,38	0,17	0,23	1,27	0,14	
Restos de insectos	15,09	1,96	6,03	2,1	0,9		0,7	
Material no identificado	0,05		0,23	1		0,73	0,09	
Mucus		0,05						
H'	1,132	1,8660	1,8430	1,0340	1,7040	0,8203	1,3310	1,4990
Nº de individuos analizados	23	27	35	15	11	20	25	8
Vacíos	4 (17%)	2 (7,4%)	5 (14%)	2 (13%)	0%	1 (5%)	3(12%)	0%
Lt mínima y máxima	149-225	162-355	116-335	169-287	192-281	192-280	128-181	127-273
Lt media	180	227,039	192,029	206,6429	223,444	230,8125	147,6190	172,5214
DE	22,2568	41,9747	34,5036	27,9053	28,797	33,742	15,1452	62,4590

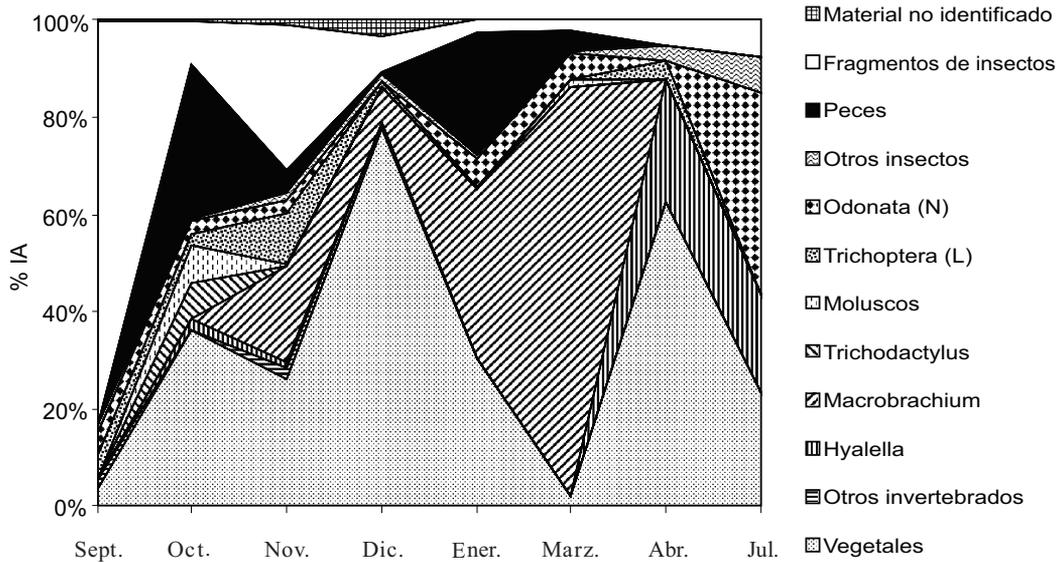


Fig. 1: Composición mensual de los distintos grupos tróficos encontrados en los estómagos de *Gymnotus omarorum* de la Laguna Blanca, Formosa.

DISCUSIÓN

La composición de la dieta de *Gymnotus omarorum*, en la Laguna Blanca, muestra la estrategia carnívora generalista de esta especie. Las presas ingeridas pertenecen generalmente a invertebrados y peces que viven al amparo de las plantas flotantes, en especial de *Eichhornia crassipes* (camalote o jacinto de agua). Esta es una planta flotante libre muy frecuente en la planicie de inundación de los grandes ríos sudamericanos; en el río Paraná cubre grandes extensiones en los humedales vinculados a la margen derecha aguas abajo de la confluencia con el río Paraguay.

Al igual que lo observado en la mayoría de los peces omnívoros tropicales y de aguas templadas (Kramer & Bryant, 1995), *Gymnotus omarorum* presentó cambios en la dieta durante el desarrollo ontogénico de los grupos de tallas analizadas (Fig. 2). Los ejemplares de tallas mayores a 201 mm (Fig. 4) presentaron una dieta carnívora del tipo generalista, con una amplitud de nicho trófico caracterizado por una alta competencia intrafenotípica. Lo que significa que los individuos de esta población participan o contribuyen cuantitativa y cualitativamente de forma similar al nicho trófico. No se registran especializaciones del tipo individual, es decir comen de todo un poco. En cambio en los individuos menores de 200 mm de longitud total, la dieta es carnívora pero con una mayor especialización, con un alto componente interfenotípico con preferencias sumamente variadas.

Estos resultados muestran que una pequeña parcela de individuos de una población que, de manera oportunista o por especialización individual, consumen larvas de quironómidos y microcrustáceos. Estos resultados refuerzan la teoría de que en una misma especie con hábitos alimentarios donde dominan algunos ítems tróficos, es posible observar variaciones individuales en el comportamiento alimentario (Amundsen *et al.*, 1996). Al respecto, Bolnick *et al.* (2003) argumentan que la incidencia de la especialización individual en el consumo de presas fue históricamente subestimada en el estudio de la dieta y ecología trófica de predadores como los peces. Además, en *G. omarorum*, la diversidad de la dieta aumenta con el incremento de la talla. La importante cantidad de alimento vegetal (básicamente restos de raíces) presente en todas las tallas analizadas y a lo largo del período analizado, fue ingerido accidentalmente durante la captura de invertebrados acuáticos y peces. Lo observado en este trabajo coincide con los cambios que ocurren en la dieta de otras especies de *Gymnotus* durante el desarrollo ontogénico, en los cuales la dieta de los juveniles estuvo dominada por insectos autóctonos y microcrustáceos, mientras que los adultos tienden a la ictiofagia y el consumo de grandes crustáceos (Barbieri & Barbieri, 1984; Winemiller, 1989; Winemiller & Adite, 1997; Lasso *et al.*, 1997; Casciotta *et al.*, 2003).

En el área de estudio, además de los cambios estacionales de la temperatura y el fotoperíodo,

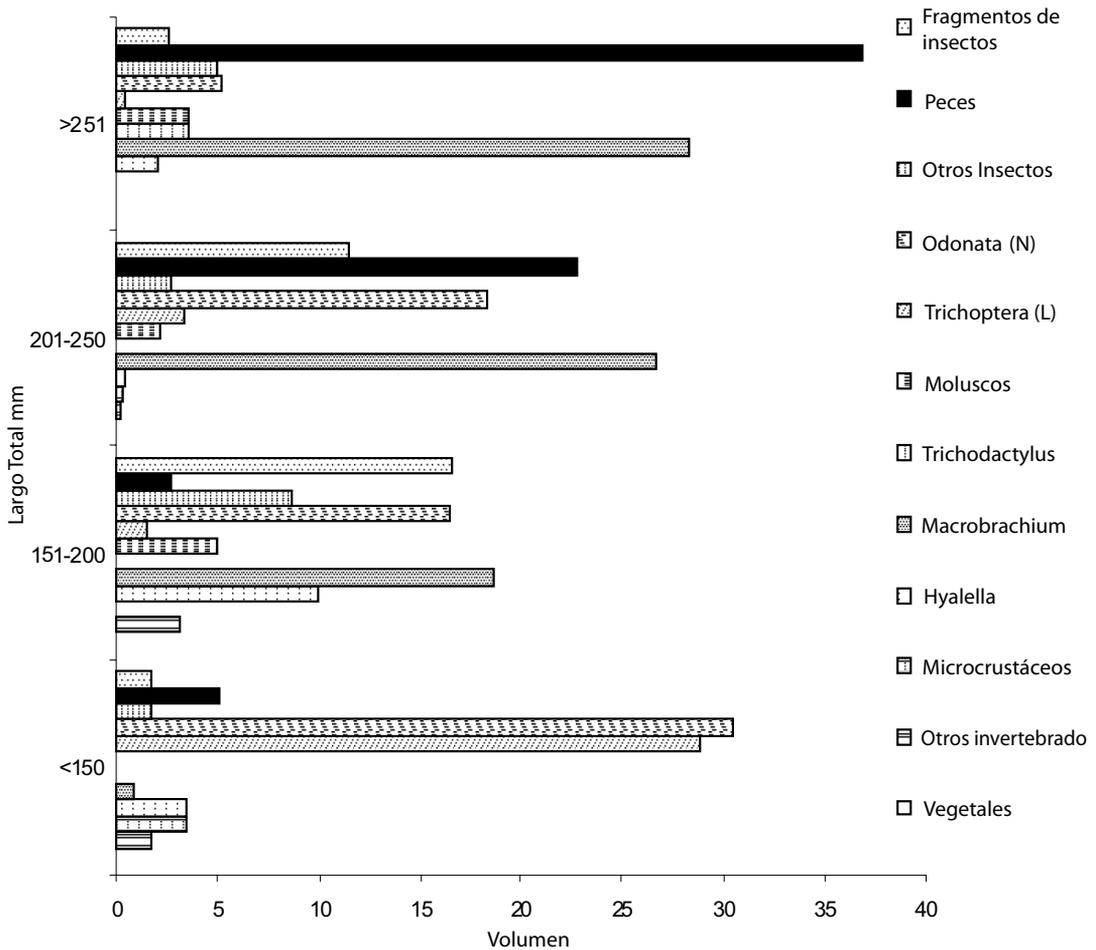


Fig. 2: Variación de la dieta según la talla de *Gymnotus omarorum* de la Laguna Blanca, Formosa.

las variaciones en la biomasa de las plantas flotantes es probablemente otro de los factores que afectan la distribución de las presas disponibles para *Gymnotus omarorum*. En el mes de julio, en donde se registra una menor biomasa de plantas flotantes (Neiff, com. per.) desaparecen de las ingestas los peces y los macrocrustáceos siendo reemplazados por microcrustáceos y estados preimaginales de insectos. En cambio en primavera y verano, con el aumento de la biomasa de plantas flotantes dominan en las ingestas los macrocrustáceos, peces y restos de insectos. Esto resulta razonable dado que en los períodos de menores lluvias (invierno) y de disminución de la biomasa de plantas, se reduce la disponibilidad trófica y se consumen los ítems alimentarios disponibles.

Gymnotus omarorum es un pez nocturno, territorial, que captura a sus presas en emboscadas o bien moviéndose activamente bajo las

raíces de la vegetación flotante. Las raíces de *Eichhornia crassipes* proveen un alto nivel de heterogeneidad ambiental permitiendo un importante desarrollo de macroinvertebrados y peces. El largo de estas raíces varía entre los 5 cm y 1 m, son estructuras similares a plumas suaves que forman un laberinto en la que el pez tiene que encontrar la presa sin la ayuda de la visión. Al igual que *Gymnotus cf. coropinae*, este gimnótido, captura sus presas por emboscada y/o acecho (Brejão *et al.*, 2013). Insectos, invertebrados acuáticos y peces se encuentran comúnmente asociados a las raíces y hojas de plantas acuáticas, y potencialmente sirven de alimento a buena parte de los peces asociados a las macrófitas (Neiff & Carignan, 1997), esta observación se encuentra respaldada con lo observado en este trabajo, el total del alimento consumido en este período de tiempo es de

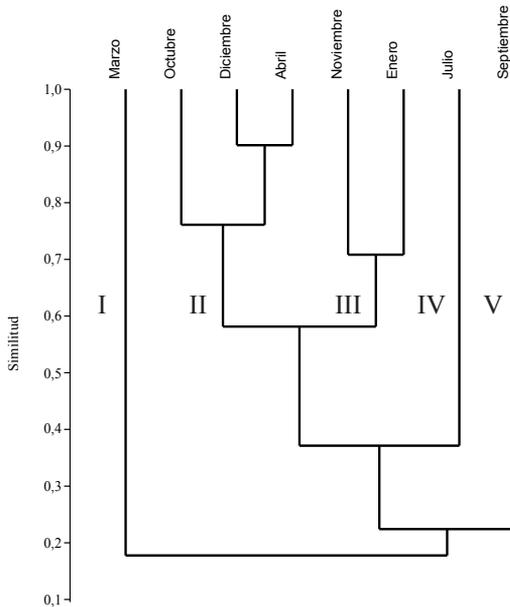


Fig. 3: Dendrograma de similitud de la dieta mensual de *Gymnotus omarorum* de la Laguna Blanca, Formosa. Coeficiente de correlación: 0,8342.

origen autóctono. Además la presencia en la capturas de formas juveniles y adultos indica la estrecha relación de la estrategia de vida de la especie con la vegetación acuática.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado dentro del marco del Proyecto BIRF 7520 – AR – Subcomponente DAS de la Administración de Parques Nacionales (APN). Los autores agradecen particularmente al Ing. Carlos Spagarino y a Luis Alejandro Jacobo por la captura de los peces y al Intendente del parque. Matias Carpinetto y al personal del PNRP por su colaboración en los muestreos.

BIBLIOGRAFIA

Albert, J.S. 2001. Species diversity and phylogenetic systematics of American knifefishes (Gymnotiformes, Teleostei). *Miscellaneous Publication Museum of Zoology. University of Michigan* 190:1-129.

Amundsen, P.A., H.M. Gabler & F.J. Staldvik. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48:607-614.

Arenas-Granados, P. & A. Acero. 1992. Organización trófica de las mojarra (Pisces:Gerridae) de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Caribe, Colombiano). *Revista de Biología Tropical* 40(3): 287-302.

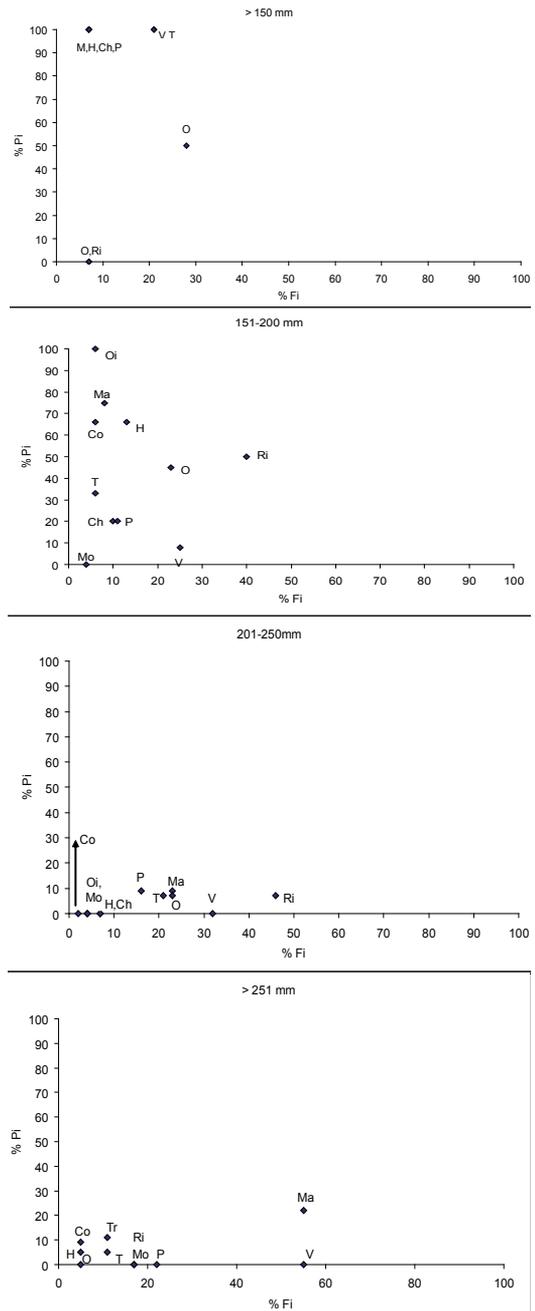


Fig. 4: Representación de las estrategias alimentarias según el método gráfico de Amundsen *et al.* (1996) para los cuatro grupos de tallas analizados de *Gymnotus omarorum* en Laguna Blanca. Fi: frecuencia de ocurrencia, Pi: abundancia específica de cada tipo de presa. Ch: larvas de Chironomidae, Co: Coleoptera, H: *Hyaella sp.*, M: macrocrustáceos, Ma: *Macrobrachium spp.*, Mo: Mollusca, O: ninfas de Odonata, Oi: otros invertebrados, P: Peces, Ri: restos de insectos; T: larvas de Trichoptera, Tr: *Trachdactylus sp.*, V: vegetales.

- Barbieri, G.M. & M.C. Barbieri. 1984. Note on nutritional dynamics of *Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758 from the Lobo reservoir, Sao Paulo State, Brazil. *Journal of Fish Biology* 24:351-355.
- Berg, J. 1979. Discussion on methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology* 50:263-273.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A. Yang, L.H. Davis, J.M., Hulsey, C. D. & Forister, M. L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161(1):1-28.
- Bonetto, A. A, M. A. Corrales, M.E. Varela, M. M. Rivero, C.A. Bonetto, R.E. Vallejos & Yalokar. 1978. Estudios limnológicos en la cuenca del Riachuelo (Corrientes, Argentina). II. Lagunas Totoras y González. *Ecosur, Corrientes, Argentina* 5(9): 17-55.
- Brejão, G.L., P. Gerhard, & J. Zuanon. 2013. Functional trophic composition of the ichthyofauna of forest streams in eastern Brazilian Amazon. *Neotropical Ichthyology* 11(2):361-373.
- Bulla, C.K, L.C. Gomes., E. Miranda & A.A. Agostinho. 2011. The ichthyofauna of drifting macrophyte mats in the Ivinhema River, upper Paraná River basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 9(2):403-409.
- Casciotta, J.R.; A.E. Almiron & J. Bechara. 2003. *Los peces de la Laguna Iberá*. Ediciones al Margen, Colección Universitaria. 203 pp.
- Casciotta, J.; A. Almirón, S. Sánchez, J. Iwaszkiw & M.C. Bruno (2013). The genus *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) in Argentina. How bad taxonomy results in poor regulations and no conservation. *Journal Applied of Ichthyology* 29:208 – 212.
- Cognato, D.P. & C.B. Fialho. 2006. Reproductive biology of a population of *Gymnotus* aff. *carapo* (Teleostei: Gymnotidae) from southern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 4(3):339-348.
- Crowder, L.B. 1990. Community ecology. En: C.B. Schreck & P.B. Moyle (eds.) *Methods for fish biology*. American Fisheries Society, Maryland, 684 pp.
- Dibble, E.D. & S.M. Thomaz. 2009. Use of fractal dimension to assess habitat complexity and its influence on dominal invertebrates inhabiting tropical and temperate macrophytes. *Journal of Freshwater Ecology* 24:93-102.
- Grossi, L.E.A. & J.C. Hoffling. 1992. Regime alimentar de *Gymnotus "aff" carapo* en una Lagoa do Ribeirao Pinhal. *Bioikos*, 1-2:18-35.
- Hammer, O., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.
- Horn, W.S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *American Naturalist* 100:420-424.
- Hyslop, E. 1980. Stomach contents analysis a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17:411-429.
- Kramer, D.L. & M.J. Bryant. 1995. Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet. The long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes* 42:129-141.
- Lasso, C.A., A.Rial & O. Lasso Alcola. 1997. Aspectos bioecológicos de las taxocenosis de peces eléctricos o cuchillos (Ostariophysi: Gymnotiformes) en los Llanos de Apure, Venezuela. *Acta Biológica Venezuéllica* 17(3):7-29.
- Lauzanne, L. 1975. Régime alimentaire d' *Hydrocyon forskalii* (Pisces Characidae) dans le lac Tchad et ses tributaires. *Cahiers. O.R.S.T.O.M., Série Hydrobiologie* 9(2):105-121.
- Mago-Leccia, F. 1994. *Electric fishes of the continental waters of América*. Caracas, Clemente Editores, 207 pp.
- Menin, E. 1989. Anatomía funcional do tubo digestivo de *Gymnotus carapo* Linnaeus, 1758 (Siluriformes, Gymnotoidei, Gymnotidae). *Revista Ceres* 36:435-457.
- Neiff, J.J. 1981. Panorama ecológico de los cuerpos de agua del Nordeste argentino. Pp 115-151. En: *Symposia*, VI Jornadas Argentinas de Zoología. Ramos Americana, La Plata.
- Neiff, A.P. & R. Carignan. 1997. Macroinvertebrates on *Eichornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia* 345:185-196.
- Pielou, E.C. 1974. *Population and communities ecology: principles and methods*. Gordon & Breach Science Publishers, New York, 422 pp.
- Richer-de-Forges, M.M., W.G.R. Crampton & J.S. Albert. 2009. A new species of *Gymnotus* (Gymnotiformes, Gymnotidae) from Uruguay: description of a model species in neurophysiological research. *Copeia* (3): 538-544.
- Ringuelet, R.A.; R. Iriart & A.H. Escalante. 1980. Alimentación del pejerrey (*Basilichthys bonaerensis bonaerensis*, Atherinidae) en laguna Chascomús (Buenos Aires). Relaciones ecológicas de complementación y eficiencia trófica del plancton. *Limnobiós* 1(10):447-460.
- Rossi, L.M. & M.J. Parma de Croux. 1992. Influencia de la vegetación acuática en la distribución de peces del río Paraná, Argentina. *Ambiente Subtropical* 2:65-75.
- Ulyel, A.P., F. Ollevier; R. Ceusters & T. Van Den Audenaerde. 1990. Régimen alimentaire des *Haplochromis* (Teleostei:Cichlidae) du Lac Kivu en Afrique. I. Relations interespecífiques. *Belgian Journal of Zoology* 120(2):143-155.
- Windell, J. & S.H. Bowen. 1978. Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. Pp 229-225. En: W. E. Ricker (ed.) *Methods for assessment of fish production in freshwaters*. Oxford and Edingburgh: Blackwell Scientific Publication.
- Winemiller, K.O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in Venezuelam llanos. *Environmental Biology in Fishes* 26:177-199.
- Winemiller, K.O. & A. Adite. 1997. Convergent evolution of weakly electric fishes from floodplain habitats in Africa and South America. *Environmental Biology in Fishes* 49: 175-186.