

**Análisis energético de las tasas de descargas débiles diurnas bajo condiciones naturales de *Electrophorus electricus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) en un arroyo de terra firme amazónico**

**Juan Diego Pyco Gutiérrez<sup>1</sup>, Jorge Alberto Molina Escobar<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Bogotá, DC, Colombia.

<sup>2</sup>Centro de Investigación en Microbiología y Parasitología Tropical (CIMPAT), Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Bloque A, Carrera 1No. 18A–12, Bogotá, DC, Colombia.

**Resumen**

Los Gymnotiformes son un orden de peces del nuevo mundo que poseen órganos productores y detectores de electricidad, que funcionan principalmente para la navegación, detección de objetos, presas y hasta para el reconocimiento intraespecífico. La anguila eléctrica, *Electrophorus electricus*, pertenece a los Gymnotiformes y se reconoce como la única especie suramericana capaz de generar descargas débiles y fuertes. El objetivo de este estudio es cuantificar el gasto energético de la tasa de descargas débiles únicamente durante el reposo de *Electrophorus electricus* en un ambiente natural. Para ello se realizaron grabaciones digitales en el arroyo Yahuaraca (Km 11 de la vía Leticia-Tarapacá) en donde se registraron las descargas débiles de diferentes individuos de esta especie. Las grabaciones se realizaron cada dos meses entre Septiembre de 2016 y Noviembre de 2017, analizado únicamente las grabaciones diurnas (horas de reposo de los individuos entre 7:00 am- 7:00 pm). En total se obtuvieron 61 horas de grabación diurnas para ser analizadas. Se encontró que las tasas de descarga fluctúan entre 0 Hz y 48 Hz, con incrementos significativamente mayores alrededor de aproximadamente 242 Hz hacia el atardecer. Se cree que este aumento en las tasas de descarga puede estar asociado con el aumento en actividad típico hacia el final del día por los hábitos nocturnos de este pez. Por último, en cuanto a la comparación de costos energéticos vemos que entre los Gymnotiformes la anguila es la que más

energía invierte en producción de señales eléctricas, pero ese gasto energético es menor en comparación con el de un homeotermo en reposo.

**Palabras clave:** Anguila eléctrica, Peces eléctricos, Electrorrecepción, Ectotermo, Homeotermo.

## **Introducción**

Los peces del orden Gymnotiformes poseen órganos productores y sistemas detectores de descargas eléctricas, haciendo de la electrorrecepción activa uno de los sistemas sensoriales más sobresalientes del reino animal (Hofmann et al. 2013). Este mecanismo funciona principalmente para la navegación, detección de objetos, detección de presas y para el reconocimiento intraespecífico (Bastian, 1994). Estos peces tienen la capacidad de generar señales de pulso y señales de onda, las cuales son dependientes de la frecuencia y regularidad de descarga del órgano productor de electricidad (Bastian, 1994; Albert & Crampton, 2005). Los peces de onda tienen una descarga constante, que no es variable en cuanto a su temporalidad, mientras que los de pulso tienen la capacidad de regular la tasa de sus descargas para que sea más rápida o más lenta (Bastian, 1994).

*Electrophorus electricus*, también conocido como la anguila eléctrica, es el único pez de este orden que presenta tres tipos de órganos de descarga (órgano principal, órgano de Hunter y órgano de Sach) que le permiten, además de producir señales eléctricas débiles de pulso, generar descargas fuertes para defenderse y capturar presas (Szabo, 1966; Bauer, 1979; Catania, 2014). El órgano principal es el encargado de generar las poderosas descargas de alto voltaje para la caza y defensa, mientras que los otros dos órganos emiten descargas de bajo voltaje y se reporta que están involucrados en la electrolocación (Souza et al. 2007). Se ha demostrado que este pez aturde a sus presas con descargas de pulso, que las hace entrar en un estado catatónico y luego las captura para finalmente comerlas (Bauer, 1979; Catania, 2014). Recientemente Catania (2014) encontró que este pez no solo utiliza sus descargas fuertes durante la captura de la presa, sino que además cuando está cazando en ambientes complejos, realiza un par o un trío de descargas de alto voltaje periódicamente para encontrar presas que se esconden o que son crípticas. Estas descargas causan en la presa pequeñas contracciones musculares

(al activar remotamente las neuronas motoras) o tensión muscular, lo que genera señales mecanosensoriales que la anguila detecta y usa para localizar a la presa. Seguido de esta señal la anguila genera su pulso de alta frecuencia y alto voltaje que lleva a la presa a quedar totalmente inmóvil y luego succionarla con su boca (Catania, 2014).

Desde el punto de vista ecológico se sabe que *E. electricus* se encuentra mayoritariamente en ambientes como los arroyos de *terra firme* (Galvis et al. 2006), planicies inundables (várzeas), y no se han registrado en ríos de canales profundos (Albert & Crampton, 2005). *Electrophorus electricus* es reconocida por sus hábitos nocturnos (Mendes-Junior et al. 2016), aunque en ocasiones ha sido reportado con actividad diurna (Westby, 1998).

Los arroyos de *terra firme* amazónicos se caracterizan principalmente por estar compuestos por sustratos mayoritariamente arenosos, con una riqueza de materia orgánica limitada y de origen alóctono, es decir que no pertenecen propiamente al sistema sino que ingresan de los bosques que los bordean a manera de polen, flores, hojas, frutos y artrópodos (Mendonça et al. 2005; Lobón-Cerviá et al. 2012). Con respecto a las propiedades fisicoquímicas, la conductividad eléctrica es extremadamente baja debido a la antigüedad geológica del suelo que prácticamente es libre de electrolitos (Lobón-Cerviá et al. 2012).

Tomando como base las características de los arroyos de *terra firme* antes mencionadas, teniendo en cuenta que las descargas eléctricas de estos peces son utilizadas a diario (Albert & Crampton, 2005), y que en otros Gymnotiformes, como *Brachyhypopomus pinnicaudatus*, la generación de señales eléctricas consume entre el 11- 22% de su energía total diaria en los machos de esta especie (Salazar & Stoddard, 2008); en este trabajo se buscan dos objetivos: Primero cuantificar el consumo energético debido a la tasa de descargas débiles durante el reposo diurno de *E. electricus* en un ambiente donde los recursos energéticos son limitados; y segundo, comparar el gasto energético en reposo diurno de *E. electricus* con otros peces del mismo orden y con un homeotermo (humano) como puntos de referencia.

## **Materiales y Métodos**

### **Lugar de estudio**

La presente investigación se llevó a cabo en el departamento del Amazonas, en el kilómetro 11 de la vía Leticia-Tarapacá, en la Reserva Tanimboca, arroyo Yahuaraca (Latitud: -4.128034/ Longitud: -69.953528). Esta zona se caracteriza por una temporada de lluvias (Noviembre-Mayo) seguida por una temporada seca (Junio-October), considerada así porque la intensidad y frecuencias de las lluvias es menor (Galvis et al. 2006).

El arroyo donde se realizó el presente estudio fue seleccionado puesto que tiene moderada o muy poca intervención humana (Mojica et al. 2014), se han registrado varias especies de Gymnotiformes en este arroyo (Galvis et al. 2006), y además es de fácil acceso para poder llevar a cabo este tipo de estudios.

### **Muestreo**

Se realizaron salidas de campo cada dos meses entre Septiembre del 2016 y Noviembre del 2017. En cada una de las salidas primero se hacía un barrido (de aguas arriba hacia aguas abajo) con los electrodos a lo largo y ancho de un segmento de 91 metros demarcados del arroyo con el fin de encontrar *Electrophorus electricus* y saber dónde estaban reposando. Una vez localizados los individuos se ubicaba el electrodo a una distancia prudente para evitar saturar las grabaciones y se procedía a registrar las señales eléctricas emitidas por los peces durante 24 horas.

Electrodos bipolares con una distancia de 25 cm entre cada polo y conectados a amplificadores de sonido (Radio Shack, modelo 2771008) y grabadoras MP3 (Transcend, TS8GMP330K) fueron utilizados. Las grabaciones se realizaron en mono con una tasa de muestreo de 32 kHz en formato WAV de 32 bits. En total se obtuvieron 7 grabaciones digitales de *E. electricus* con suficiente calidad para realizar los análisis (8,8 GB de datos distribuidos en Noviembre 2016 =1,64 GB, Julio 2017 = 3,17 GB, Septiembre 2017 = 3,97 GB).

Una aclaración importante es que en todos estos casos no es posible corroborar que las grabaciones correspondan al mismo individuo por tratarse de diferentes salidas.

### **Análisis de datos**

Una vez obtenido el total de los datos se procedió a analizarlos en el laboratorio utilizando Audacity® y LabChart8 (ADInstruments). El software Audacity se utilizó para asegurar que en las grabaciones no hubiera interferencia de otros peces, que no se registrara más de un *E. electricus* y que las grabaciones no hubieran quedado saturadas.

El software LabChart8 se utilizó para hacer un conteo del número de las descargas realizadas por el pez durante las horas diurnas por medio de la función Spike Histogram. Para ello se tomó un valor umbral mínimo de detección de 3 voltios, con el cual se esperaba eliminar señales que no pertenecieran a *E. electricus*.

### **Cálculo de gasto energético**

Con el dato de descargas para cada muestreo se procedió a determinar el gasto energético de *E. electricus* en reposo utilizando el valor de 370  $\mu\text{J}$ /pulso por descarga para una anguila de 60,0 cm en reposo (Brown, 1950). Con esta información de gasto energético y con el ánimo de realizar una comparación se utilizaron los datos de Salazar et al. (2013) obtenidos para otros Gymnotiformes (*Gymnotus carapo* =  $1,0 \times 10^{-17}$  MJ y *Apteronotus leptorhynchus* =  $1,0 \times 10^{-19}$  MJ) y de Purves et al. (2004) para un homeotermo (7,53 MJ, para un humano en reposo).

### **Análisis estadístico**

Se realizó una regresión lineal (Zar, 1986) para ver si existe alguna correlación entre el número de descargas totales que realiza *E. electricus* durante el reposo y el tiempo total de grabación para las diferentes fechas de registro.

## Resultados

### Patrones de descarga de *Electrophorus electricus* durante el reposo

Dos patrones básicos se encontraron en las tasas de descarga de *E. electricus* durante el reposo. El primero es tomando como referencia que el número de horas grabadas por día fueron variables (**Tabla 1**), se puede pensar entonces que hay una correlación entre el tiempo de grabación y el número total de descargas durante el reposo en *E. electricus*. Sin embargo dicha correlación no existe ( $P= 0,530$   $R^2=0,083$ ) (**Figura 1**).

De otro lado, el segundo patrón básico es que cuando se revisan los registros individuales de descargas totales se encuentra que todos los individuos muestreados (con excepción de Figura 2A) presentan un patrón muy claro de aumento en la tasa de descargas hacia el final del día (alrededor de las 6:00 pm) (**Figuras 2B-F**). Estos incrementos llevan a unas tasas promedio de descargas que son mayores al final del día en comparación con las horas diurnas de reposo (**Tabla 2**).

### Energía invertida por *Electrophorus electricus* en la producción de pulsos eléctricos

Para calcular los valores de energía invertida por *E. electricus* durante el reposo multiplicamos los valores diarios del total de descargas por individuo por el valor reportado en la literatura de 370  $\mu\text{J}$ /pulso asumiendo que las anguilas que registramos eran de aproximadamente 60,0 cm (Brown, 1950). Estos cálculos nos permiten obtener la cantidad de energía invertida por cada anguila en los diferentes días durante el reposo y al final de la tarde al acelerar la tasa de descargas (**Figura 3**).

Observamos que en cuatro de los seis casos registrados hay un mayor consumo de energía por la anguila hacia el final de la tarde (**Figura 3**). Este incremento en el consumo es más sobresaliente en algunos casos si tenemos en cuenta que a partir del aumento de las tasas de descarga solo se tiene aproximadamente una hora de grabación en todos los casos, y por lo tanto, cualquier comparación debe tener muy

en cuenta las diferencias en número de horas correspondientes a los dos momentos (reposo y post incremento).

### **Comparación de gasto energético con otros Gymnotiformes y con homeotermos**

Finalmente, para hacernos a una idea en términos energéticos de cuanto es el gasto de *E. electricus* mientras está en reposo, se puede observar en la **Tabla 3** que el consumo energético de *E. electricus* es muy superior al de las otras dos especies de Gymnotiformes. Sin embargo, en reposo *E. electricus* consume menos energía que un homeotermo. En este punto es importante recordar que aquí estamos teniendo en cuenta la energía que *E. electricus* emplea solamente en la producción de pulsos y no tenemos en cuenta la energía que es necesaria para su metabolismo completo.

### **Discusión**

En el presente estudio nos propusimos responder las siguientes dos preguntas para profundizar en el conocimiento de *E. electricus* en su ambiente natural: ¿Cuál es la tasa de descargas débiles en reposo diurno y en un ambiente natural de *E. electricus*? y ¿Cuál es el gasto energético en reposo diurno de *E. electricus* comparado con otros organismos?

En primer lugar, el método que aquí se utilizó para determinar el consumo energético durante el reposo diurno de *E. electricus* fue elegido debido a que nos permite cuantificar el número de descargas que el pez emite en cierto tiempo, nos permite entender el comportamiento del animal al ver cambios en sus patrones de descarga (Madacar & Silva, 2007), pero lo más importante es que todo lo anterior se realizó sin tener el más mínimo impacto en el comportamiento del pez (Hagedorn, 1988), lo que nos permite obtener información del comportamiento natural de este utilizando tan solo sus patrones de descarga.

Con respecto a las tasas de descarga durante las horas de reposo se puede observar que *E. electricus* no parece tener patrones o algún tipo de regularidad en la cantidad de descargas débiles que realiza durante el día, con excepción del

aumento muy marcado en la mayor parte las grabaciones a partir de aproximadamente 6:00 p.m. (**Ver Figura 2**). Al acercarse esta hora la anguila incrementa la frecuencia de emisión de sus descargas, muy seguramente por los hábitos nocturnos de esta especie (Mendes-Junior et al. 2016). Este mismo comportamiento de disminuir el gasto energético reduciendo la producción de señales eléctricas durante el día se ha reportado en otros Gymnotiformes como *Brachyhypopomus pinnicaudatus* (Salazar & Stoddard, 2008). En esta especie los machos invierten más energía en sus señales que las hembras, y además la mayor parte de ese gasto tiene lugar en las noches, donde se presentan la mayoría de las interacciones sociales entre individuos (Salazar & Stoddard, 2008).

Sabiendo que *E. electricus* tiene hábitos nocturnos y que parece ser que luego de las 6 p.m. este aumenta el gasto energético debido a un aumento en la actividad eléctrica, podemos pensar que en las noches es cuando este animal, de tamaño relativamente grande para el resto de especies de peces que en el arroyo se encuentran (Galvis et al. 2006) y del orden Gymnotiformes, alcanzando más de 2 metros de longitud (Albert & Crampton, 2005), encuentra el momento perfecto para alimentarse sin ser detectado. Se sabe que esta especie tienen una amplia dieta, que incluye pequeños tetrápodos, crustáceos, insectos acuáticos y terrestres, hasta frutos de la palma de Açaí (*Euterpe oleracea*) pero en mayor medida consume peces, por lo que se le clasifica generalmente como piscívora y/o carnívora generalista (Mendes-Junior et al. 2016). Entre los peces también se ha observado que existen interacciones predador-presa con otros Gymnotiformes como lo evidenció Westby (1988) entre *Electrophorus* y *Gymnotus carapo*. Si se tiene en cuenta que en las noches en este arroyo (Mojica et al. 2014) y en otros arroyos amazónicos (Costa & Nogueira 2016) hay un 20% más de especies de peces activas y que los invertebrados específicamente en este arroyo, tienen picos de deriva (transporte de organismos río abajo por corriente del arroyo) a partir de las 7 p.m. (Lobón-Cerviá et al. 2012), es entonces posible explicar el porqué de la actividad nocturna de esta especie.

Hay que recordar además que un ambiente oligotrófico como lo es este arroyo (Ramírez et al. 2015), en donde los recursos escasean y la red trófica depende



netamente de los recursos alóctonos que pueden entrar al sistema desde las orillas de los bosques maduros que bordean el arroyo (Mendonça et al. 2005), las oportunidades de obtener alimento son limitadas debido a la alta demanda del recurso por parte de las especies de peces depredadores (Lobón-Cerviá et al. 2012), así que las posibilidades de ser detectado deben ser reducidas al máximo, además de presentar estrategias de caza efectivas como la descrita por Catania (2014) en donde se demostró que *Electrophorus* genera en su presa pequeñas contracciones musculares que delatan su posición.

Con respecto a la pregunta del gasto energético diurno, se debe tener en cuenta que debido a la naturaleza de este trabajo en donde se quería estudiar al animal en un ambiente completamente natural, es difícil calcular el consumo energético completo de este animal, por lo que en este caso solo podemos hablar de un consumo energético en términos de descargas débiles. Sin embargo, si solo se hace una comparación de este gasto energético que *Electrophorus* hace en reposo con respecto a otros Gymnotiformes vemos que este es mucho mayor (**Tabla 3**). Si tenemos en cuenta que nuestros cálculos están realizados para animales de 60 cm (Brown, 1950) y que *E. electricus* puede llegar a medir más de 2 metros de longitud (Albert & Crampton, 2005), es muy posible que animales más grandes, y con órganos eléctricos de mayor área, simplemente vayan a tener un mayor gasto energético.

El valor reportado para un homeotermo (*H. sapiens*) en reposo es de 7.53 MJ, mientras que *E. electricus*, tan solo en producción de descargas débiles es de  $5,0 \times 10^{-2}$  MJ, para el día de mayor actividad eléctrica. Estas diferencias tienen dos posibles explicaciones: Primero, que vertebrados ectotérmicos se caracterizan por tener durante el reposo tasas metabólicas que pueden llegar a ser de 10 a 30 veces menores a la de los mamíferos (Brett & Groves, 1979); y segundo, que el valor reportado en este caso para el homeotermo es del metabolismo completo. Para tratar de hacer una comparación más equilibrada se debe calcular el gasto energético mínimo para un pez en el trópico a una temperatura de 26 grados centígrados, temperatura muy similar a la reportada por Lobón-Cerviá et al. (2012) para el arroyo en el que se realizó el estudio; y además solo en reposo, en este caso el valor a utilizar va a ser de 0,5 kcal/kg/hr (Brett & Groves, 1979). Si tomamos ese

valor para un pez de 4 kg obtenemos un valor 0.008 MJ de gasto energético durante una hora para *E. electricus* en reposo. Aun así, teniendo un aproximado del gasto energético para el metabolismo del pez, existe una gran diferencia al compararlo con el humano. Lo anterior se explica precisamente por el hecho de que el humano es un homeotermo, lo que quiere decir que su temperatura corporal interna se mantiene estable sin ningún tipo de influencia externa del ambiente que lo rodea (Crompton et al. 1978; Bicego et al. 2007). En el caso del pez, su temperatura interna varía considerablemente con la temperatura del ambiente que lo rodea, por lo que su metabolismo va a ser mucho menor al no producir calor propio (Bicego et al. 2007).

Otros métodos para medir el consumo energético total en peces se basan en consumo de oxígeno disuelto en el agua (Julian et al. 2003; Bolduc et al. 2002; Chabot et al. 2016) como indicador de tasa metabólica; pero en el caso de *Electrophorus*, al ser un consumidor de oxígeno atmosférico obligado (Mendes-Junior et al. 2016; Crampton, 1998; Johansen et al. 1968), estos métodos pierden su funcionalidad a la hora de intentar medir este parámetro en campo. Es importante recordar que este pez obtiene el 78% del O<sub>2</sub> que respira de la atmósfera y el resto por intercambio gaseoso de la piel (Crampton, 1998).

Estimar el consumo energético total de *Electrophorus* en campo es un nuevo reto y por esa razón, a pesar de sus limitaciones, se decidió utilizar el método de grabaciones de pulsos eléctricos en reposo, en el medio natural y con muy poco o ningún estímulo que hagan que el pez no se comporte de manera natural. Tener registros de todo el día (fase activa nocturna y no activa diurna) de *Electrophorus* reviste la dificultad del movimiento del animal, y por lo tanto, si se quisiera grabar al animal en las noches habría que retirarlo de su hábitat o por lo menos privarlo de moverse libremente. En ambos casos el cálculo que se obtenga deja de ser un estudio bajo condiciones naturales.

Finalmente, hay que resaltar que este pez tiene hábitos y características que lo hacen único en el mundo de los peces, y en los ambientes donde viven. Por esta razón es necesario resaltar que hacen falta más estudios sobre su ecología, aun teniendo en cuenta las limitaciones que estas puedan conllevar.

## Bibliografía

- Albert J.S., Crampton W.G.R. (2005) Diversity and phylogeny of Neotropical electric fishes (Gymnotiformes). In: Bullock T.H., Hopkins C.D., Popper A.N., Fay R.R. (eds) *Electroreception*. Springer Handbook of Auditory Research, Vol 21. New York, NY: Springer.
- Bastian, J. (1994). Electrosensory organisms. *Physics Today*, 47(2), 30-37.
- Bauer, R. (1979). Electric organ discharge (EOD) and prey capture behaviour in the electric eel, *Electrophorus electricus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 4(4), 311-319.
- Bicego, K. C., Barros, R. C., & Branco, L. G. (2007). Physiology of temperature regulation: comparative aspects. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Molecular & Integrative Physiology*, 147(3), 616-639.
- Bolduc, M., Lamarre, S., & Rioux, P. (2002). A simple and inexpensive apparatus for measuring fish metabolism. *Advances in Physiology Education*, 26(2), 129-132.
- Brett, J. R., & Groves, T. D. D. (1979). Physiological energetics. *Fish physiology*, 8(6), 280-352.
- Brown, M. V. (1950). The electric discharge of the electric eel. *Electrical Engineering*, 69(2), 145-147.
- Catania, K. (2014). The shocking predatory strike of the electric eel. *Science*, 346(6214), 1231-1234.

- Chabot, D., McKenzie, D. J., & Craig, J. F. (2016). Metabolic rate in fishes: definitions, methods and significance for conservation physiology. *Journal of Fish Biology*, 88(1), 1-9.
- Costa, I. D., Nogueira, W. V. (2016). Diel variation in the structure of fish assemblages in south western Amazon streams. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 28, e16.
- Crampton, W. G. R. (1998). Effects of anoxia on the distribution, respiratory strategies and electric signal diversity of gymnotiform fishes. *Journal of Fish Biology*, 53, 307-330.
- Crompton, A. W., Taylor, C. R., & Jagger, J. A. (1978). Evolution of homeothermy in mammals. *Nature*, 272(5651), 333-336.
- Galvis G, Mojica JI, Duque S, Castellanos C, Sánchez-Duarte P, Arce M, Gutierrez A, Jiménez LF, Santos M, Vejarano S, Arbeláez F, Prieto E, Leiva M. (2006). Peces del medio Amazonas: Región de Leticia. Series de Guías Tropicales de Campo No. 5. Conservación Internacional. Bogotá, Colombia: Editorial Panamericana, Formas e Impresos.
- Hagedorn, M. (1988). Ecology and behavior of a pulse-type electric fish, *Hypopomus occidentalis* (Gymnotiformes, Hypopomidae), in a fresh-water stream in Panama. *Copeia*, 1988(2), 324-335.
- Hofmann, V., Sanguinetti-Scheck, J. I., Gómez-Sena, L., & Engelmann, J. (2013). From static electric images to electric flow: Towards dynamic perceptual cues in active electroreception. *Journal of Physiology-Paris*, 107(1-2), 95-106.

- Johansen, K., Lenfant, C., Schmidt-Nielsen, K., & Petersen, J. A. (1968). Gas exchange and control of breathing in the electric eel, *Electrophorus electricus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 61(2), 137-163.
- Julian, D., Crampton, W. G., Wohlgemuth, S. E., & Albert, J. S. (2003). Oxygen consumption in weakly electric Neotropical fishes. *Oecologia*, 137(4), 502-511.
- Lobón-Cerviá, J., Rezende, C. F., & Castellanos, C. (2012). High species diversity and low density typify drift and benthos composition in Neotropical streams. *Fundamental and Applied Limnology*, 181(2), 129-142.
- Madacar, O., & Silva, A. (2007). Comunicación eléctrica en peces sudamericanos del orden Gymnotiformes. *Revista latinoamericana de psicología*, 39(1), 31-45.
- Mendes-Junior, R. N. G., Sá-Oliveira, J. C., & Ferrari, S. F. (2016). Biology of the electric eel, *Electrophorus electricus*, Linnaeus, 1766 (Gymnotiformes: Gymnotidae) on the floodplain of the Curiaú River, Eastern Amazonia. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 26(1), 83-91.
- Mendonça, F. P., Magnusson, W. E., & Zuanon, J. (2005). Relationships between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. *Copeia*, 2005(4), 751-764.
- Mojica, J. I., Lobón-Cerviá, J., & Castellanos, C. (2014). Quantifying fish species richness and abundance in Amazonian streams: assessment of a multiple gear method suitable for *Terra firme* stream fish assemblages. *Fisheries Management and Ecology*, 21(3), 220-233.
- Ramírez, F., Davenport, T. L., & Mojica, J. I. (2015). Dietary–morphological relationships of nineteen fish species from an Amazonian *terra firme*

blackwater stream in Colombia. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 52, 89-102.

- Purves, W. K., Sadava, D., Orians, G. H., & Heller, C. H. (2004). *Life, the science of biology*. 7th ed. New York, NY: W H Freeman.
- Salazar, V. L., Krahe, R., & Lewis, J. E. (2013). The energetics of electric organ discharge generation in gymnotiform weakly electric fish. *Journal of Experimental Biology*, 216(13), 2459-2468.
- Salazar, V. L., & Stoddard, P. K. (2008). Sex differences in energetic costs explain sexual dimorphism in the circadian rhythm modulation of the electrocommunication signal of the gymnotiform fish *Brachyhypopomus pinnicaudatus*. *Journal of Experimental Biology*, 211(6), 1012-1020.
- Souza, M. L., Freitas, C. F., Domingos, M. A. O., Nunes-Tavares, N., Hasson-Voloch, A., Nasciutti, L. E., & Silva, L. C. F. (2007). Identification and distribution of chondroitin sulfate in the three electric organs of the electric eel, *Electrophorus electricus* (L.). *Comparative Biochemistry and Physiology B*, 146(2), 227-233.
- Szabo, T. (1966). The origin of electric organs of *Electrophorus electricus*. *The Anatomical Record*, 155(1), 103-110.
- Westby, G. M. (1988). The ecology, discharge diversity and predatory behaviour of Gymnotiforme electric fish in the coastal streams of French Guiana. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22(5), 341-354.
- Zar, J. H. (1986). *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, New Jersey. 663 p.

**Figura 1. Número total de descargas en reposo diurnas por día de *Electrophorus electricus* para cada uno de los siete registros evaluados con tiempo de duración.**

**Figura 2. Cuantificación del número de descargas por unidad de tiempo producidas por *Electrophorus electricus* en reposo durante las horas del día. Obsérvese el incremento sostenido en las tasas de descargas al final del día (excepto Noviembre 6).**

**Figura 3. Cálculos de la energía total gastada por *Electrophorus electricus* durante las descargas producidas en las diferentes horas del día en reposo (azul) y luego del incremento en las descargas al final de la tarde (naranja).**

**Tabla 1. Tiempos de grabación incluyendo el número de descargas totales y el número de descargas post incremento para cada uno de los individuos de *Electrophorus electricus* registrados en el sitio de estudio.**

<b>Fecha</b>	<b>Tiempo de grabación</b>	<b>Número de descargas totales</b>	<b>Número de descargas post incremento</b>
6 de Noviembre	3 horas y 46 minutos	13.646	-
6 de Noviembre	7 horas y 10 minutos	26.283	14.648
29 de Julio	11 horas y 13 minutos	13.842	4.365
30 de Julio	11 horas y 35 minutos	23.822	4.365
15 de Septiembre	6 horas y 12 minutos	44.635	25.776
16 de Septiembre	10 horas y 35 minutos	137.488	100.454
17 de Septiembre	10 horas y 39 minutos	50.635	28.259



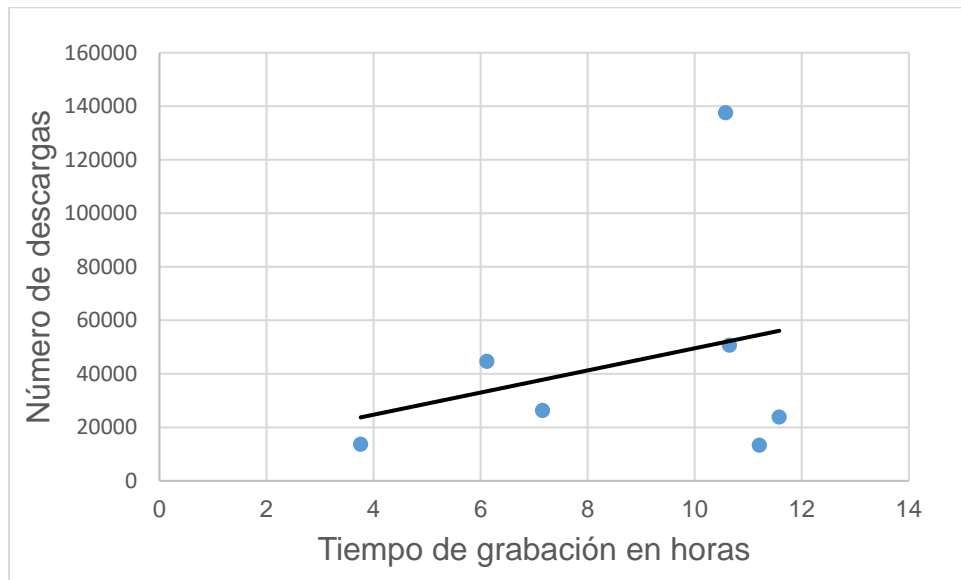
**Tabla 2. Tasa de descarga por hora durante el día y al atardecer (post incremento) de *Electrophorus electricus*.**

<b>Tasa promedio durante reposo</b>	<b>Tasa promedio post incremento</b>
3.362,72	3.958,92
902,57	3.607,44
1.926,44	2.989,73
3.558,3	22.220,69
3.817,94	125.567,5
2.260,2	37.678,67

**Tabla 3. Comparación de la energía utilizada por diferentes especies de Gymnotiformes para producir sus descargas eléctricas (Brown 1950 y Salazar et al. 2013) y la energía que consume un humano en reposo (Purves et al. 2004).**

<i>Electrophorus electricus</i> (60 cm) (Pulso)	<i>Gymnotus carapo</i> (Pulso)	<i>Apteronotus leptorhynchus</i> (Onda)	<i>Homo sapiens</i> (en reposo)
<b><math>5,0 \times 10^{-3} - 5,0 \times 10^{-2}</math> MJ</b> (0,00037 J por descarga)	<b><math>1,0 \times 10^{-17}</math> MJ</b> ( $10^{-11}$ J por descarga)	<b><math>1,0 \times 10^{-19}</math> MJ</b> ( $10^{-13}$ J por descarga)	<b>7,53 MJ</b>

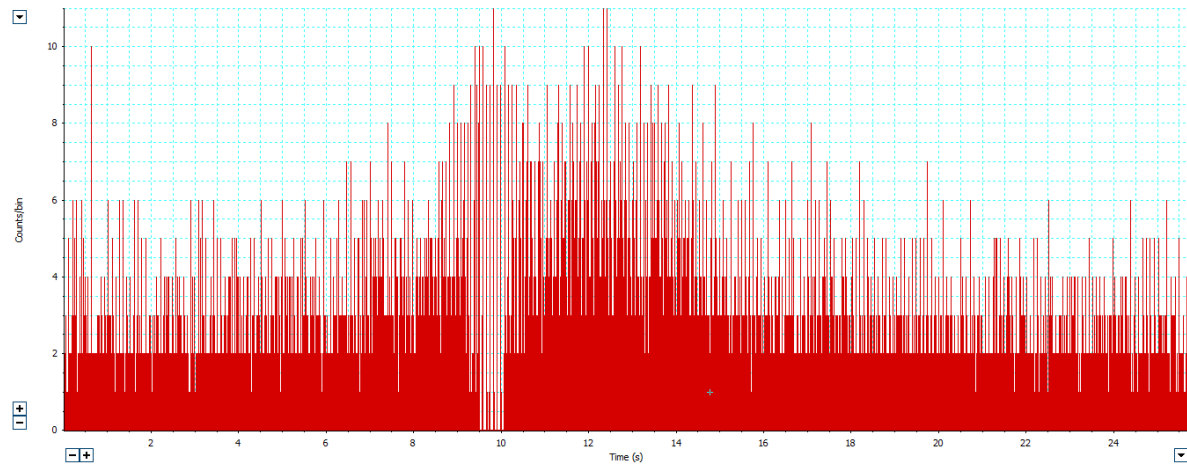
Figura 1



## Figura 2

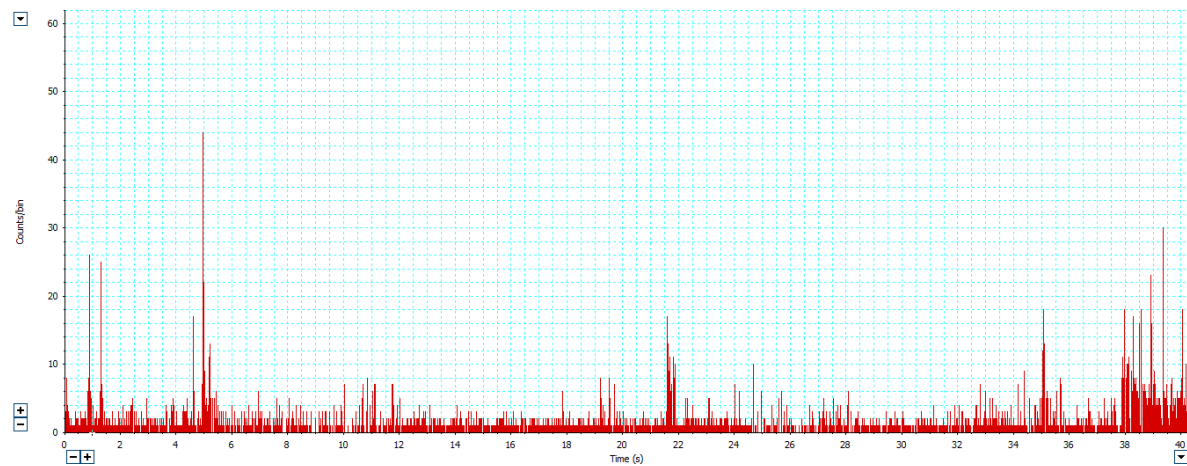
### Figura 2A: Noviembre 6- Aumento entre segundo 6,000 y 18,000

Unit 1: Count = 26283 Bin [14762,14763]: Count = 1  
Y: Min = 0, Max = 11, Mean = 1,0218, SD = 1,2210



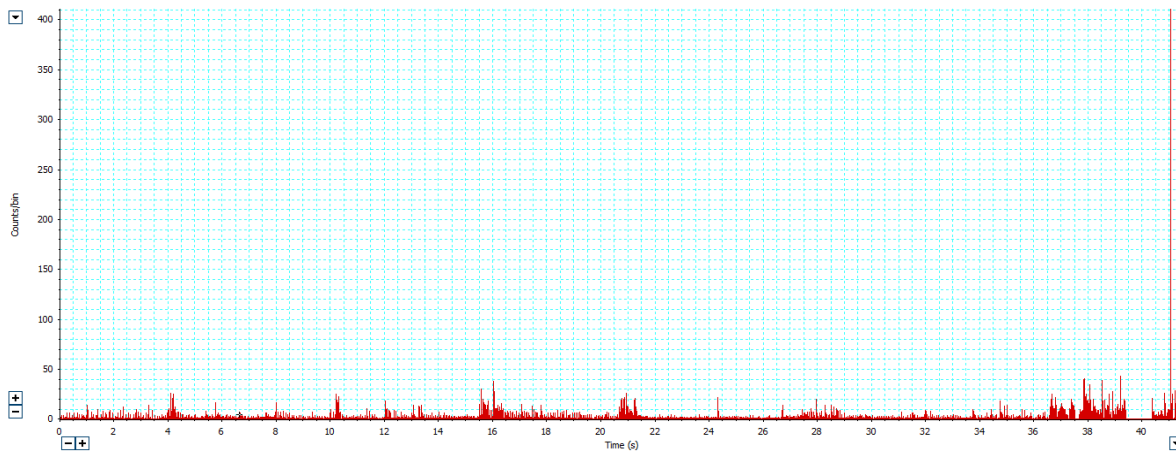
### Figura 2B: Julio 29- Aumento a partir del segundo 38,000 (6:00 pm)

Unit 1: Count = 13842 Bin [1007,1008]: Count = 0  
Y: Min = 0, Max = 44, Mean = 0,3437, SD = 1,2520



**Figura 2C: Julio 30- Aumento a partir del segundo 36,800 (5:41 pm)**

Unit 1: Count = 23822, Bin [6660,6662], Count = 5  
Y: Min = 0, Max = 411, Mean = 1,1464, SD = 5,8729



**Figura 2D: Septiembre 15- Aumento a partir del segundo 19,500 (6:00 pm)**

Unit 1: Count = 44635, Bin [3166,3167], Count = 1  
Y: Min = 0, Max = 306, Mean = 2,0062, SD = 15,6676



**Figura 2E: Septiembre 16- Aumento a partir del segundo 36,000 (6:12 pm)**

Unit 1: Count = 137488  
Y: Min = 0, Max = 290, Mean = 3.6189, SD = 25.8626



**Figura 2F: Septiembre 17- Aumento a partir del segundo 36,000 (6:05 pm)**

Unit 1: Count = 50634. Bin [15255, 15256]: Count = 1  
Y: Min = 0, Max = 288, Mean = 1.3236, SD = 13.1043



**Figura 3**

