

AARK GUÍA PARA EL MANEJO EX-SITU DE *MANNOPHRYNE COLLARIS*

Fecha de finalización: 29 Mayo 2016

Autor: Enrique La Marca

BIOLOGIA Y DATOS DE CAMPO

Taxonomía:

Orden: Anura

Familia: Dendrobatidae

Subfamilia: Aromobatinae

Género: *Mannophryne*

Especie: *collaris*

Nombres comunes: Ranita con collar de Mérida, sapito acollarado de Merida

Comments:

La familia es considerada como Aromobatidae por algunos autores. *Phyllobates trinitatis* de Boulenger (1895) es probablemente la referencia más temprana a *Mannophryne collaris*. El único material coleccionado antes de 1895 como *P. trinitatis* en el BMNH, y procedente de Venezuela, es una serie de adultos y renacuajos de los "Andes de Venezuela" adquiridos a través de E. Hartert (Grandison, in litt.). Estas muestras pueden representar, por supuesto, *Mannophryne collaris* o cualquier otra rana acollarada andina venezolana. La especie fue durante mucho tiempo conocida como *Colostethus collaris*, hasta que La Marca (1992) la asignó a un nuevo género que creó para todo el grupo.

Descripción:

Tamaño: LRC (Longitud Rostro-Cloacal, o SVL): Machos adultos 25 mm, Hembras adultas 30 mm.

Coloración:

Hembras adultas poseen dorso pardo claro con manchas irregulares oscuras (ocasionalmente marrón verdoso o uniformemente marrón con punteado negro fino); flancos marrón con franja amarilla inguinal (coloración amarilla más intensa cerca de la ingle) por lo general se extiende hasta el nivel de los hombros; bandas dorsolaterales claras y oscuras ausentes; franja clara longitudinal del fémur ausente; banda cantal oscura que rodea la cabeza; una franja loreal clara de ojo a ojo, a veces no está claramente definida en la punta del hocico; una franja pálida no bien definida desde la parte posterior del ojo a la base del brazo, que cubre de forma oblicua la parte inferior del tímpano; raya oscura en el labio superior ausente; región loreal espolvoreada de color marrón oscuro; garganta amarilla; collar negro o marrón oscuro (puede poseer ocasionalmente manchas pálidas en el cuello, el cuello suele estar ausente, u oscurecida por la coloración oscura ventral en los machos); Abdomen blanco; superficies ventrales de las extremidades sin color, o violeta. Extremidades bandeadas, de manera visible en las hembras adultas, sin llamar la atención en los machos y los jóvenes de ambos sexos; una línea oscura en la parte anterior del brazo; barras claras transversales más anchas o iguales que las oscuras.

Machos adultos con dorso ennegrecido; región inguinal gris pálida con manchas amarillas; garganta gris, más pálida que el vientre; abdomen gris oscuro. Algunos machos adultos, con menos de 24.0 mm LRC, poseen gargantas amarillas y el vientre blanquecino. Machos y hembras juveniles con collar negro, la garganta y el vientre blanco-amarillento. Algunos machos juveniles carecen de marcas visibles en el dorso. Un macho juvenil, alrededor de 15.0 mm LRC, tenía la garganta y el vientre blancos. Superficies ventrales de tibias con marginaciones oscuras, en ambos sexos.

Caracteres morfológicos: Cabeza ligeramente más ancha que larga; región interorbital lisa; distancia

interorbital aproximadamente 1,5 veces mayor que el ancho del párpado superior; cantus rostralis bien definido, casi en línea recta; narinas no elevadas, dirigidas lateralmente; narinas más cerca de la punta del hocico que de los ojos; región loreal plana, casi vertical, descendiendo bruscamente a los labios; hocico subovoide en vista dorsal; la punta del hocico ampliamente redondeada en vista dorsal, sobresale de la mandíbula inferior y de forma agudamente redondeada en vista lateral; longitud del ojo alrededor de 1,4 veces la distancia del ojo a las narinas; distancia internarinal aproximadamente 1,6 veces la distancia del ojo a la narina; tímpano poco visible, alrededor de 1/3 de la longitud del ojo, separado de los ojos aproximadamente 1/2 de su longitud horizontal; pliegue supratimpánico ausente; un solo tubérculo relativamente grande en rictus; lengua redondeada, entera; mitad posterior no adherente al suelo de la boca; coanas redondeadas, casi completamente ocultas por la plataforma palatina del maxilar superior; maxila y premaxila dentadas; dientes cortos.

Dorso, flancos y vientre lisos; tubérculo palmar único, redondeado, alrededor de 4 veces el tamaño del tubérculo tenar; tubérculo tenar ovalado, alrededor de 1,5 veces más largo que ancho; no hay tubérculos supernumerarios; tubérculos subarticulares redondeados, elevados; almohadillas de tamaño moderado; la mayor de las almohadillas en el dedo anular, que cubre casi todo el tímpano cuando se coloca sobre el mismo; almohadillas más anchas que largas; almohadilla del tercer dedo cerca de 1,6 veces más ancha que la falange adyacente; dedos libres; segundo y tercer dedo con franjas laterales visibles; una quilla va a lo largo de las partes laterales externa e interna del cuarto dedo; primer dedo de longitud igual al segundo: tercer dedo no hinchado en los machos. Abertura cloacal alrededor del nivel medio de los muslos, dirigida ventralmente, cubierta por un corto y grueso pliegue dérmico; borde libre del pliegue cloacal festoneado; muslos, pantorrillas y tarsos suaves por encima y por debajo; fuerte pliegue tarsal de la base de la almohadilla en el primer dedo del pie, y a lo largo de la parte exterior del dedo del pie y después de forma oblicua por la parte media del tarso; pliegue tarsal no termina en tubérculo y no es aplanado en el extremo; tubérculo metatarsiano externo redondeado cuando se observa desde arriba, subcónico en vista lateral; tubérculo metatarsiano interno oval, 1,5 a 2,0 veces más largo que ancho, aproximadamente dos veces tan grande como el externo; no hay tubérculos supernumerarios; tubérculos subarticulares distales redondeados, tubérculo proximal ovalado; tubérculos subarticulares aplanados; fórmula de membrana en las patas: 12.0-I.Oll2.0-I.Olliz.0-1.5IV2.0-2.0V; dedos de los pies con franjas laterales en forma de solapa; franja en forma de aleta lo largo del borde exterior del quinto dedo desde la base de la almohadilla hasta la mitad del metatarso; almohadillas más anchas que largas; la mayor de las almohadillas en el cuarto dedo del pie, alrededor de 1,3 veces más ancha que la almohadilla en el tercer dedo, cerca de 1.7 veces más ancha que la falange adyacente; talones no tocan los muslos cuando se llevan en ángulo recto al eje del cuerpo, y llega hasta la esquina anterior del ojo cuando las piernas están estiradas hacia adelante.

Nota: El desarrollo del collar que es distintivo en esta especie se inicia en las últimas etapas de la ontogenia del renacuajo. Los melanóforos que por lo general se han generalizado en todo el vientre de los renacuajos jóvenes, se restringen en los estadios finales a la garganta y el pecho. Este fino punteado oscuro se hace más evidente a medida que se completa un collar, una vez alcanzada la metamorfosis. Los juveniles de ambos sexos tienen este carácter. El collar de los juveniles es sólido.

Longevidad:

No hay registros de longevidad conocidos en animales salvajes. Ranas en cautiverio se han mantenido durante un máximo de 3 años, siendo ya adultos cuando fueron capturadas, lo que sugiere que pueden alcanzar una edad de cuatro o más años en la naturaleza.

Zoogeografía/ecología:

Distribución: El rango de distribución de la especie está restringido a los Andes del Estado Mérida, Venezuela. El rango principal de distribución es a lo largo de la terraza donde se encuentra la ciudad de

Mérida.

Hábitat: *Mannophryne collaris* es una rana diurna y terrestre que vive a lo largo de corrientes de aguas lentas o con pequeñas cascadas, bajo bosques estacionales semidecíduos de montaña. Este tipo de bosque húmedo de montaña se caracteriza por una precipitación media anual entre 1100- 2200 mm, y una temperatura media anual entre 18 y 24 ° C, parámetros que podrían ser utilizados como predictores útiles de la ocurrencia de ranas acollaradas en los lugares previamente muestreados .

Población: No hay una estimación actual del número de las supuestas poblaciones restantes, que deben estar en su valor histórico más bajo. Cuando está presente, es abundante localmente, pero está en declive en la mayoría de partes de su área. La principal amenaza para la especie es la destrucción y alteración del hábitat, debido principalmente a la agricultura (tanto por cultivos como por ganadería), el desarrollo de infraestructura para los asentamientos humanos dentro y en las inmediaciones de la ciudad de Mérida, así como para el desarrollo turístico. Además, la contaminación podría estar contribuyendo a las disminuciones observadas.

Estatus: En Peligro B1ab (iii, iv, v) + 2ab (iii, iv, v). En peligro de extinción, debido a que su Extensión de Presencia es menor que 5.000 km² y su Área de Ocupación es inferior a 500 km², su distribución es muy fragmentada, y hay una continua disminución en el grado y la calidad de su hábitat, y en el número de individuos maduros.

Dieta:

No hay ni una sola investigación sobre los alimentos preferidos de la especie en la naturaleza, pero se sospecha que se alimentan de diferentes tipos de pequeños artrópodos y sus larvas.

Reproducción:

Madurez sexual /edad a primera reproducción: En cautiverio, parece ser al menos dos años. Después de un año de haber eclosionado del huevo, los individuos siguen siendo juveniles inmaduros, aunque cambios en coloración pueden indicar que ellos ya son machos o hembras.

Estacionalidad: Las ranas comienzan a reproducirse a comienzos de la estación lluviosa, tanto en el campo como en cautiverio. En cautividad parece que se reproducen todo el año, aunque no hay actividad reproductiva en el clímax de la estación seca.

Huevos/ovoposición/tamaño de postura/ desarrollo: Los huevos son puestos en la tierra y el macho los protege. Al salir del huevo, el macho lleva las larvas en su espalda al agua donde se siguen desarrollando. El tamaño de la postura varía de 9 a 20 huevos. El desarrollo dura aproximadamente dos semanas a partir de huevos hasta renacuajos de vida libre; y cerca de dos meses para completar el desarrollo en pequeñas ranitas.

Renacuajos. Una vez nacidos de esos huevos, los renacuajos son llevados sobre la espalda de un ejemplar macho, quien los lleva a un cuerpo de agua cercano. En la literatura hay un solo informe del número total de larvas transportados: un macho que transportaba 3 renacuajos en el dorso. Hemos visto machos transportando 7 larvas.

Los renacuajos de vida libre tienen un cuerpo ovalado y una musculatura caudal relativamente delgada. El espiráculo es izquierdo y la abertura cloacal es diestra. La fórmula de fila de denticillos es 2/3; la

segunda fila superior y la primera fila inferior están interrumpidos en el medio; los labios superiores tienen una amplia diastema; los labios por lo general tienen una sola fila de papilas alternas. Las papilas labiales son pequeñas. Los picos varían de poco a bien queratinizados y por lo general llevan pequeñas estrías en los bordes. *Mannophryne neblina* tiene diminutas estrías crenuladas que dan una primera impresión de un pico suave.

Actividad y otro comportamiento notable:

Los patrones de comportamiento más elaborados en Dendrobátidos se producen en los miembros del género *Mannophryne*, y *M. collaris* no es una excepción. El cortejo y el comportamiento agresivo han sido reportados para la especie, y ya se sabe que las hembras son más agresivas que los machos.

Comportamiento agresivo. Las hembras de *Mannophryne collaris* son conocidas por ser muy agresivas y más territoriales que los machos, una situación común a otros *Mannophryne* pero muy diferente de la que se observa en muchas otras ranas dendrobátidas (que es el caso inverso). Se ha planteado la hipótesis de que el cuidado de los padres puede estar relacionado con el comportamiento de las hembras que son más agresivas que los machos. Dado que el transporte de los renacuajos en estas ranas con collar se lleva a cabo exclusivamente por machos, las hembras pueden dedicarse con mayor libertad a ataques de contacto directo que de otro modo podrían ser perjudiciales para las larvas transportadas. En la naturaleza, las hembras suelen ocupar las orillas o posiciones elevadas en las rocas en un arroyo. El número de hembras adultas en una roca parece estar en correlación directa con el número de grietas en las rocas. Tales grietas por lo general permiten a los juveniles escapar de contacto agresivo con los adultos, pero estos últimos también pueden usar las grietas cuando se les molesta, o para evitar la depredación. Estas observaciones son útiles cuando se trata de imitar las condiciones naturales en las instalaciones de cautiverio *ex situ*. Las hembras pueden defender un territorio fijo durante meses, como lo sugiere un comportamiento similar en *M. trinitatis* (más de un mes) y *M. herminae* (al menos dos meses).

El tamaño del territorio de la hembra de *M. collaris* ha sido estimada en no más de 0,30-0,40 m de diámetro. Las hembras suelen atacar a cualquier intruso en sus territorios. La exhibición del comportamiento agresivo comienza con la hembra frente al intruso, adoptando una postura erguida y pulsando lentamente la garganta de color amarillo brillante. El intruso con frecuencia se retira después de este desafío. Si el intruso no se retira, la hembra residente salta al intruso y repite el reto de la garganta. Si esto también falla, la hembra residente salta sobre el intruso, aterrizando directamente en la cabeza del oponente. Si el intruso todavía se resiste, la hembra residente se involucra en una lucha libre o un breve combate empujando, en el que tanto el residente como el intruso se colocan de puntillas sobre sus patas traseras, apoyándose el uno contra el otro en un intento de empujar al otro fuera de la roca. Los oponentes pueden utilizar las patas delanteras para agarrarse, mientras participan en estos combates en posición vertical, con sus patas delanteras rígidas. Los combates de lucha libre que implican sólo las interacciones entre las hembras no se han observado en *M. collaris*. Contrincantes hembras de la especie pueden participar en la lucha libre que implica agarrar a la otra alrededor de la cabeza.

Combates de lucha libre entre los machos no han sido reportados para *M. collaris*, pero en especies similares los encuentros entre machos por lo general se inician con algún tipo de amenaza por uno de los ejemplares, aunque en la mayor parte de encuentros macho-macho los machos residentes atacan los intrusos sin ninguna amenaza preliminar. Los machos parece que no pulsan las gargantas de la manera característica de las hembras. Los machos también parecen ser menos agresivos que las

hembras, y se ha sugerido que los machos no luchan para defender territorios contra todos los intrusos, sino más bien luchan con los potenciales competidores reproductivos, ya que es poco probable que una rana parental macho que esté transportando larvas pueda defender un territorio. Los machos parece que utilizan un rápido cambio de color, de marrón a negro, para la comunicación visual. La coloración marrón en los machos parece disuadir a los ataques de los machos negros, como lo demuestra la poca incidencia de las agresiones de los ejemplares negros a los juveniles, y la aparente inhibición de la conducta agonística cuando los machos negros se vuelven pardos después de un encuentro dado. En este contexto, es interesante observar que los machos que llevan renacuajos son invariablemente más pálidos que cualquier otro macho.

Comportamiento de cortejo. El comportamiento de cortejo es bien conocido para *M. collaris*. Los machos de esta especie suelen seleccionar lugares altos para vocalizar sobre las rocas, troncos o vegetación flotando cerca de los territorios de las hembras. Los machos atraen a las hembras por lo general saltando arriba y abajo, en un cortejo que también implica vocalizaciones acompañadas de presentaciones visuales (cambio de color de marrón a negro). Los machos pueden correr rápidamente en un movimiento lateral a lo largo de una roca o tronco. Los machos pueden levantar sus cuerpos sobre las cuatro patas en una postura exagerada. Los machos se acercan lentamente a la hembra, parando con frecuencia cada 5-8 cm, sentados y llamando durante 10-15 segundos. Entonces, ellos bajan la cabeza y el cuerpo a una posición casi horizontal, arrastrándose hacia atrás unos pasos y saltan hacia arriba. Una variante de este comportamiento es asumir la posición de estiramiento exagerado sobre sus cuatro patas después de vocalizar, a continuación se mueve hacia atrás unos pasos mientras se voltean lateralmente y luego saltan. Los machos mantienen una posición bípeda durante unos segundos, dando uno o dos pasos hacia la hembra antes de regresar a la posición sentada. En algunos casos, un segundo salto puede seguir después que reasumen la posición de sentado. Estas exhibiciones visuales se hacen generalmente a cierta distancia de la hembra, aunque un macho puede seguir una hembra que se aleja, eventualmente haciendo contacto con ella.

Nota: La falta de receptividad de la hembra se expresa en forma de exhibiciones de amenaza, o persigue con o sin contacto, de la manera descrita anteriormente para encuentros agonísticos. La hembra sigue al macho, una vez que se da la vuelta después de realizar vocalizaciones y el baile muestra la receptividad de la hembra. El macho lleva a la hembra a un sitio para depositar los huevos (normalmente una hoja enrollada caída, aunque puede ser debajo de piedras o musgo. Los desplazamientos al sitio de postura de huevos puede cubrir más de 1 m. Un solo ejemplo es conocido para *M. collaris* en el cual un macho dirige a una hembra por más de 7 metros antes de llegar al lugar donde deposita la masa de huevos. Una vez que la hembra comienza a seguir el macho, el compañero líder no vuelve a vocalizar o danzar.

MANTENIMIENTO EN CAPTIVIDAD

Alojamiento

Animales adultos:

Los juveniles y recién metamorfoseados son mantenidos en envases pequeños de plástico que son provistos con agua permanente y un sustrato de papel absorbente sobre el cual se coloca un pequeño receptáculo (como una concha de coco partida por la mitad) para facilitar el ocultamiento de los ejemplares.

Larvas:

Los renacuajos son mantenidos en envases de virio o plástico llenos con guijarros, rocas, plantas asiáticas y un suministro permanente de aire. Las rocas se proveen para facilitar la escalada a lugares elevados para los renacuajos en fases finales de su metamorfosis. Una vez que la cola es reabsorbida, los ejemplares se mueven a envases de plástico con una pequeña porción de agua y otras partes relativamente secas con escondrijos para los ejemplares. Hasta 20 renacuajos se mantienen en "larvarios" de plástico; una vez que termina su desarrollo, ellos son trasladados a pequeños vivarios.

Detalles de soporte de vida:

Las instalaciones están diseñadas para proporcionar a las ranas en cautiverio de condiciones muy parecidas a las que se encuentran en la naturaleza. Los padres reproductivos se mantienen en terrarios e gran tamaño con abundante vegetación y escondites, así como agua corriente y períodos de lluvia simulados. Un cuarto aislado se dedica a la crianza de una variedad de alimentos para las ranitas y las ranas adultas. La instalación de invertebrados para suministro de alimentos proporcionan ítems alimentarios vivos fiables y variados para todas las etapas de la especie, los cuales se complementan con vitaminas y suplementos minerales.

Dieta

Ítems alimenticios:

Adultos: Moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*), grillos (*Acheta domestica*), larvas de polillas de la cera (*Galleria melonella*), larvas de tenebrio (*Tenebrio molitor*), gorgojos (*Sitophilus* spp.), rosquillas juveniles (*Armadillidium vulgare*), lombrices californianas *Eisenia foetida*,

Recien metamorfoseados y juveniles: Moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster*).

Larvas: Alimento comercial granulado para renacuajos y alimento comercial en hojuelas para peces.

Método de alimentación:

Adultos: Los invertebrados se colocan en tapas plásticas pequeñas de escasa profundidad que son colocadas dentro de los terrarios en una cantidad que vaya de acuerdo con el tamaño y el número de ejemplares adultos, en cantidades suficientes para que sean consumidas en el lapso de 24 horas.

Larvas: El alimento es provisto sobre una base diaria, en cantidad suficiente para que no se enturbie el agua (generalmente para ser consumida en el lapso de 12 horas o menos).

Reproducción

Estructura social:

Los terrarios grandes mantienen tres pares (3 machos, 3 hembras) de ranas reproductoras.

Cortejo y puesta de huevos:

El cortejo y desove tienen lugar dentro de los terrarios grandes. Hay un montón de lugares para ocultar las ranas, y estos se quedan sin supervisión durante unas 18 horas diarias, por lo que no hemos sido capaces de ver estos eventos. El desove casi siempre (> 80%) se lleva a cabo debajo de conchas de coco que son proporcionadas como refugios, y el resto ocurre bajo las hojas en descomposición que se han colocado a propósito dentro de los terrarios. Los terrarios son supervisados cada dos días para detectar masas de huevos

Cuidado de huevos y larvas:

Huevos: Las masas de huevos son retiradas de los terrarios donde las parejas reproductoras habitan, con el fin de evitar daños. Los huevos se colocan en la parte superior de una roca plana que se coloca inclinada hacia (y en contacto con) un depósito de agua pequeño (a la manera de un pequeño estanque). Las masas son cubiertas con hojas en descomposición húmedas que no están en contacto con los huevos.

Larvas: Una vez que eclosionan de los huevos, las larvas se colocan en un recipiente plástico separado (que llamamos "larvario") con agua poco profunda que se oxigena con una pequeña bomba de aire de acuario. El fondo de estos larvarios están libres de objetos, o se llenan de pequeños guijarros.

Otros detalles:

Manejo y transporte:

Los especímenes son capturados con redes de mano y guantes de plástico. El transporte se lleva a cabo dentro de recipientes de plástico.

Manejo de poblaciones:

La reproducción y la cría de *Mannophryne collaris* contó con una abundante y útil literatura sobre cría en cautividad de dendrobátidos. A pesar de la baja producción de huevos, en cada evento reproductivo individual por pareja reproductora, existe un alto porcentaje de supervivencia dentro de cada grupo. Los ejemplares se mantienen separados teniendo en cuenta su lugar de procedencia. Cada línea filogenética se mantiene como una entidad separada, siguiendo los protocolos estándares de mantenimiento para evitar riesgos de entrecruzamiento y para minimizar los riesgos de pérdida de la diversidad genética.

Una vez que los especímenes F₁ alcanzan grandes tamaños en juveniles y adultos, estos son liberados en el campo siguiendo protocolos estrictos para las reintroducciones.

Referencias

Reportes no publicados y bibliografía:

Amphibian Ark. 2008. A guide to biosecurity and husbandry standards require for the safe and responsible management of ex situ populations of amphibians. Standards based upon CBSG/WAZA Amphibian Ex Situ Conservation Planning Workshop, El Valle, Panama, 12-15th February 2006- 2006.

Boulenger G. A.1912. Descriptions of new batrachians from the Andes of South America, preserved in the British Museum. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 8, 10(56):185-191.

Dole, J., and P. Durant. 1974. Courtship behavior in *Colostethus collaris* (Dendrobatidae). Copeia, 1974(4):988-990.

Durant, P., and J. W. Dole. 1975. Aggressive behavior in *Colostethus* (=Prostherapsis) *collaris* (Anura: Dendrobatidae). Herpetologica, 31:23-26.

La Marca, E. 1984. A taxonomic and systematic revision of the frogs of the *Colostethus collaris* group (Anura: Leptodactylidae: Dendrobatinae). M. Se. Thesis. Univ. Nebraska. 256 pp.

La Marca, E. 1992. Catálogo Taxonómico, Biogeográfico y Bibliográfico de las Ranas de Venezuela.

- Cuadernos Geográficos (Universidad de Los Andes, Mérida) 9:1-197.
- La Marca, E. 1994. Taxonomy of the frogs of the genus *Mannophryne* (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Publicaciones de la Asociación Amigos de Doñana* 4:1-75.
- La Marca, E. 1995. Biological and systematic synopsis of a genus of frogs from northern mountains of South America (Anura: Dendrobatidae: *Mannophryne*). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 31:40-75.
- La Marca, E. 1995. Crisis de biodiversidad en anfibios de Venezuela: estudio de casos. Pp. 47-70 In M.E. Alonso (ed.). *La Biodiversidad Neotropical y la Amenaza de las Extinciones. Cuadernos de Química Ecológica* 4. Universidad de Los Andes, Mérida. 160 pp. DOI: 10.13140/2.1.5075.7760.
- La Marca, E. 1996. Frogs of the genus *Mannophryne*. *British Dendrobatid Group Newsletter* 27("26"): 9-11.
- La Marca, E. 2004. Decline of high Andean frogs of Venezuela. *Reptilia* 36:26-30.
- La Marca, E. 2007 ("2005"). Estatus de poblaciones de ranas de la familia Dendrobatidae (Amphibia: Anura) en sus localidades tipo en los Andes de Venezuela. *Herpetotropicos* 2(2):73-86.
- La Marca, E. 2009. Estatus poblacional de las ranas de la familia Dendrobatidae en los Andes de Venezuela. Pp. 182 In D. Giraldo, F. Rojas.Suárez & V. Romero (eds.). *Una Mano a la Naturaleza: Conservando las Especies Amenazadas Venezolanas*. Provita & Shell Venezuela, S.A. Caracas, Venezuela.
- Manzanilla, J., E. La Marca & M. García-París. 2009. Phylogenetic patterns of diversification in a clade of neotropical frogs (Anura: Aromobatidae: *Mannophryne*). *Biological Journal of the Linnean Society* 97:135-199.
- Lötters, S., K. H. Jungfer, F.-W. Henkel y W.Schmidt. 2007. *Poison Frogs. Biology, Species & Captive Husbandry*. Frankfurt am Main (Edition Chimaira), 668 pp., 828 illustrations.
- Sánchez, R. 2010. *Mannophryne collaris*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 15 May 2015.