UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E BIODIVERSIDADE

O PAPEL DO CUIDADO PARENTAL NA SOBREVIVÊNCIA DA PROLE DE *Boana faber* (ANURA, HYLIDAE): CARACTERÍSTICAS DOS NINHOS E GUARDA FACULTATIVA DO MACHO

JULIA LAURA POMPEU DE ABREU

Rio Claro – SP
2026

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS – RIO CLARO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA, EVOLUÇÃO E BIODIVERSIDADE

O PAPEL DO CUIDADO PARENTAL NA SOBREVIVÊNCIA DA PROLE DE *Boana faber* (ANURA, HYLIDAE): CARACTERÍSTICAS DOS NINHOS E GUARDA FACULTATIVA DO MACHO

JULIA LAURA POMPEU DE ABREU

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia, Evolução e Biodiversidade.
Orientador: Dra. Cyntia Peralta de Almeida Prado
Coorientador: Dr. Vinicius de Avelar São Pedro

Rio Claro – SP
2026

A162p

Abreu, Julia Laura Pompeu de
O papel do cuidado parental na sobrevivência da prole de Boana faber (Anura, Hylidae): características dos ninhos e guarda facultativa do macho / Julia Laura Pompeu de Abreu. -- Rio Claro, 2026
39 f. : tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Cyntia Peralta de Almeida Prado
Coorientador: Vinicius de Avelar São Pedro

1. Ecologia. 2. Anuros. 3. Hilídeos. 4. Animais Comportamento paternal. 5. Sobrevivência. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Dados fornecidos pelo autor(a).

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Rio Claro

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: O papel do cuidado parental na sobrevivência da prole de *Boana faber* (Anura, Hylidae): características dos ninhos e guarda facultativa do macho

AUTORA: JULIA LAURA POMPEU DE ABREU
ORIENTADORA: CYNTIA PERALTA DE ALMEIDA PRADO
COORIENTADOR: VINÍCIUS DE AVELAR SÃO PEDRO

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em Ecologia, Evolução e Biodiversidade, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:

gov.br Documento assinado digitalmente
CYNTIA PERALTA DE ALMEIDA PRADO
Data: 30/09/2026 22:43:36-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Profa. Dra. CYNTIA PERALTA DE ALMEIDA PRADO (Participaçao Virtual)
Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal / UNESP / Câmpus de Jaboticabal - FCAV

gov.br Documento assinado digitalmente
ITAMAR ALVES MARTINS
Data: 30/09/2026 23:43:09-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Prof. Dr. ITAMAR ALVES MARTINS (Participaçao Virtual)
Departamento de Biologia / Universidade de Taubaté

gov.br Documento assinado digitalmente
FABIO PERIN DE SA
Data: 01/10/2026 12:53:35-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

Prof. Dr. FÁBIO PERIN DE SÁ (Participaçao Virtual)
Pós-Doc do Departamento de Biodiversidade / Unesp - IB Rio Claro

Rio Claro, 30 de setembro de 2026.

Dedico esta dissertação à minha família, em especial ao meu pai, por todas as idas ao campo, e à espiritualidade, que me guiou até aqui.

Agradecimentos

À minha mãe, Márcia, ao meu pai, Benedito, e à minha irmã, Beatriz, agradeço por serem minha base, por todo o apoio e por estarem ao meu lado em minhas decisões. Agradeço também ao meu cunhado, Dudu, pela ajuda em algumas análises.

À minha orientadora, Prof.ª Dr.ª Cynthia Prado, agradeço por estar sempre presente, por todos os ensinamentos e por me acompanhar ao longo desta trajetória. Espero continuar trilhando os caminhos da pesquisa nesta área que tanto despertou meu interesse.

Ao meu coorientador, Prof. Dr. Vinicius São Pedro, que me acompanha e orienta desde a graduação. Agradeço por todos os ensinamentos, pela confiança e pelo apoio ao longo de todos esses anos. Obrigada por ter aceitado trilhar comigo mais esta etapa da minha trajetória acadêmica.

À FLONA de Capão Bonito e, especialmente, aos funcionários Beatriz e Adriano, agradeço pela disponibilização do alojamento, pela receptividade e por toda a ajuda necessária durante as coletas de campo.

Ao Prof. Dr. Célio Haddad, agradeço por todo apoio e pelo empréstimo de equipamentos fundamentais para o desenvolvimento deste projeto.

Ao Prof. Dr. Michel Garey, agradeço por toda a ajuda com as análises dos dados, pelos ensinamentos e, principalmente, pela paciência ao longo desse processo.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Brasil. Processo nº 2024/12264-7 As opiniões, hipóteses e conclusões ou recomendações expressas neste material são de responsabilidade da autora e não necessariamente refletem a visão da FAPESP.

Agradeço também ao Centro de Pesquisa em Biodiversidade e Mudanças do Clima (CBioClima), pelo apoio e suporte ao desenvolvimento desta pesquisa (Processo FAPESP nº 2021/10639-5).

Resumo

O cuidado parental compreende comportamentos que podem aumentar a sobrevivência e a aptidão da prole, embora sua expressão envolva custos aos pais. Os anuros destacam-se pela ampla diversidade de estratégias de cuidado parental, que incluem desde a construção de ninhos até a guarda e a alimentação da prole. Em algumas espécies, o cuidado pode ocorrer de maneira facultativa, sendo expresso apenas sob determinadas condições. No hilídeo *Boana faber*, os machos constroem ninhos nas margens de corpos d'água, onde ocorre a oviposição, e apresentam guarda facultativa do ninho. Aqui, investigamos a influência das características dos ninhos e do cuidado parental facultativo na sobrevivência da prole em *B. faber*. Especificamente, testamos se características estruturais e ambientais dos ninhos influenciam a sobrevivência das ninhadas, se a presença do cuidador está associada a uma maior sobrevivência da prole e se a ocorrência de cuidadores aumenta em períodos de maior densidade de machos. Nossos resultados mostraram que a temperatura da água dos ninhos apresentou relação negativa com a sobrevivência, quando consideradas todas as ninhadas (N = 87). Entretanto, essa relação deixou de ser significativa considerando apenas ninhadas que sobreviveram (N = 53). Considerando as ninhadas que sobreviveram, a composição mista do ninho (vegetação e barro) teve influência positiva na sobrevivência, enquanto a largura do ninho e o oxigênio dissolvido na superfície da água do ninho apresentaram tendência de associação. Ao contrário do esperado, ninhadas com machos cuidadores não apresentaram maior sobrevivência do que aquelas sem cuidado, e a presença do cuidador também não esteve associada aos diferentes desfechos das ninhadas. Por outro lado, encontramos uma relação positiva entre a densidade de machos e o número de machos cuidadores, confirmando que a guarda facultativa se torna mais frequente em períodos de maior densidade. Observamos, também, machos cuidadores atuando na defesa dos ninhos contra indivíduos coespecíficos e heteroespecíficos. Nossos resultados sugerem que características estruturais e físico-químicas dos ninhos exercem alguma influência na sobrevivência da prole. Ademais, mostramos que a expressão do cuidado parental facultativo em *B. faber* está associada ao contexto social, possivelmente em resposta ao aumento da competição entre machos, enquanto seus benefícios para a sobrevivência da prole podem depender das condições ambientais e das diferentes fontes de mortalidade às quais as ninhadas estão expostas. Este estudo contribui para ampliar o conhecimento sobre os fatores ecológicos e sociais associados à expressão do cuidado parental facultativo e sobre a evolução das estratégias de cuidado parental em anuros.

Palavras-chave: Amphibia, construção de ninho, cuidado da prole, comportamento facultativo, densidade de machos.

Abstract

Parental care comprises behaviors that can enhance offspring survival and fitness, although its expression entails costs to parents. Anurans exhibit a remarkable diversity of parental care strategies, ranging from nest construction to offspring attendance and provisioning. In some species, parental care may be facultative, being expressed only under specific conditions. In the hylid frog *Boana faber*, males construct nests along the margins of water bodies, where oviposition occurs, and may facultatively attend their nests. Here, we investigated the influence of nest characteristics and facultative parental care on offspring survival in *B. faber*. Specifically, we tested whether structural and environmental nest characteristics influence clutch survival, whether the presence of a caregiving male is associated with higher offspring survival, and whether the occurrence of caregiving males increases during periods of higher male density. Our results showed that nest water temperature was negatively associated with survival when all clutches were considered (N = 87). However, this relationship was no longer significant when only clutches with non-zero survival were considered (N = 53). Among surviving clutches, nests with mixed composition (vegetation and clay) had a positive effect on survival, whereas nest width and dissolved oxygen in the nest´s water surface showed trends toward an association with survival. Contrary to our expectations, clutches attended by caregiving males did not exhibit higher survival than unattended clutches, and caregiver presence was not associated with different clutch outcomes. In contrast, we found a positive relationship between male density and the number of caregiving males, corroborating that facultative nest attendance becomes more frequent during periods of higher male density. We also observed caregiving males defending nests against conspecific and heterospecific individuals. Our results suggest that structural and physicochemical nest characteristics exert some influence on offspring survival. Furthermore, we show that the expression of facultative parental care in *B. faber* is associated with the social context, possibly in response to increased competition among males, whereas its benefits for offspring survival may depend on environmental conditions and the different sources of mortality to which clutches are exposed. This study expands our understanding of the ecological and social factors associated with the expression of facultative parental care and contributes to our understanding of the evolution of parental care strategies in anurans.

Keywords: Amphibia, nest construction, offspring care, facultative behavior, male density.

SUMÁRIO

1. Introdução **8**

2. Material e Métodos **11**

2.1. Área de estudo **11**

2.2. Coleta de dados **11**

2.2.1. Comportamentos e densidade de machos **13**

2.2.2. Características dos ninhos, cuidado parental e sobrevivência da prole **14**

2.3. Análises de dados **15**

3. Resultados **17**

3.1. Características dos ninhos de *Boana faber* **17**

3.2. Características dos ninhos e sobrevivência da prole **18**

3.3. Densidade de machos, cuidado parental e sobrevivência da prole de *Boana faber* **21**

3.4. Comportamentos intra- e interespecíficos em ninhos de *Boana faber* **24**

4. Discussão **25**

4.1. Características dos ninhos **25**

4.2. Influência das características dos ninhos sobre a sobrevivência da prole **26**

4.3. Densidade de machos e cuidado parental **28**

4.4. Cuidado parental e sobrevivência da prole **30**

5. Conclusão **32**

6. Referências bibliográficas **34**

1. Introdução

O cuidado parental pode ser definido como qualquer comportamento ou investimento realizado pelos pais capaz de aumentar a sobrevivência, o crescimento ou a aptidão da prole (Smiseth et al., 2012; Klug et al., 2012). Os comportamentos frequentemente mais observados são a guarda de ovos e a permanência junto à prole durante estágios iniciais do desenvolvimento. Outras formas de cuidado incluem a construção e manutenção de ninhos, o transporte de ovos, larvas ou filhotes, o fornecimento de alimento, a incubação especializada e diferentes estratégias de proteção da prole contra predadores e condições ambientais adversas (Royle et al., 2016; Furness & Capellini, 2019). O principal benefício do cuidado parental está associado ao aumento da sobrevivência e da qualidade dos descendentes, embora sua expressão imponha custos aos pais, incluindo gasto de tempo e energia, redução das oportunidades de acasalamento, aumento da exposição a predadores e diminuição do investimento em eventos reprodutivos futuros (Trivers, 1972; Gross, 2005). Dessa forma, a evolução e a manutenção do cuidado parental dependem de um balanço entre os benefícios proporcionados à prole e os custos impostos aos pais (Clutton-Brock, 1991). Esse equilíbrio pode ser influenciado por diferentes fatores ecológicos e sociais, incluindo pressão de predação, disponibilidade de recursos e oportunidades reprodutivas (Klug & Bonsall, 2010). Portanto, a diversidade observada nas estratégias de cuidado parental reflete as diferentes soluções evolutivas que visam maximizar o sucesso reprodutivo dos indivíduos em distintos contextos ecológicos (Klug & Bonsall, 2010).

O cuidado parental nem sempre é expresso de forma obrigatória, podendo variar de acordo com as condições ecológicas e sociais enfrentadas pelos indivíduos. Nesses casos, o comportamento é denominado cuidado parental facultativo e caracteriza-se pela capacidade dos pais de ajustar a ocorrência, intensidade ou duração do cuidado em resposta a variações ambientais (Clutton-Brock, 1991; Smiseth et al., 2012). Em espécies com cuidado facultativo, a ocorrência, intensidade e duração do cuidado parental podem variar em resposta a fatores como risco de predação, disponibilidade de recursos, risco de dessecação, estágio de desenvolvimento da prole e condição dos indivíduos reprodutores, sendo geralmente mais frequentes quando a prole se encontra mais vulnerável (Sargent & Gross, 1985; Ackerman & Eadie, 2003; Klug et al., 2012).

A construção de ninhos constitui uma das formas mais difundidas de investimento parental (Kolliker et al., 2012). Estruturas destinadas à reprodução ocorrem em diversos grupos animais, incluindo insetos, peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos, com variação em forma, complexidade e material de construção (Balon, 1975; Hansell, 1993; Doody et al.,

2009; Mainwaring et al., 2014; Deeming, 2023; Fischer, 2023). Apesar de suas diferentes origens evolutivas, os ninhos geralmente desempenham funções semelhantes, fornecendo proteção à prole contra predadores, patógenos e condições ambientais adversas (Hansell, 2005, 2007). A construção de ninhos pode aumentar a sobrevivência da ninhada e o sucesso reprodutivo dos genitores. Além de proteger a prole, os ninhos podem modificar características físicas e biológicas do ambiente de desenvolvimento, influenciando diretamente as condições enfrentadas pelos embriões e larvas (Hansell, 2005).

Os anuros, representados pelos sapos, rãs e pererecas, constituem o grupo mais diverso dos anfíbios e apresentam notável diversidade de estratégias reprodutivas (Wells, 2007). Embora o modo reprodutivo com ovos e girinos aquáticos seja considerado ancestral e o mais frequentemente observado, muitas espécies utilizam diferentes microhabitats aquáticos ou terrestres úmidos para reprodução, incluindo folhas pendentes sobre a água, bromélias, ocos de árvores, frestas de rochas e ninhos construídos pelos próprios indivíduos (Haddad & Prado, 2005; Gomez-Mestre et al., 2012). Essa diversidade de estratégias reprodutivas é acompanhada por uma ampla variedade de formas de cuidado parental, que podem ser desempenhadas pelo macho, pela fêmea ou por ambos (Wells, 2007; Vági et al., 2019; Schulte et al., 2020).

Atualmente, entre aproximadamente 8.000 espécies de anuros no mundo (Frost, 2026), cerca de 10% apresentam alguma forma de cuidado parental, totalizando, pelo menos, 28 tipos distintos de cuidado já descritos (Crump, 1995; Wells, 2007; Vági et al., 2019; Schulte et al., 2020). A guarda de ovos é a forma mais comum, mas o cuidado também pode envolver a construção de ninhos, guarda de girinos ou juvenis, transporte da prole, incubação especializada e fornecimento de alimento aos descendentes (Lehtinen & Nussbaum, 2003; Furness & Capellini, 2019; Schulte et al., 2020; Fischer, 2023; Ringler et al., 2023). Apesar dos avanços recentes na compreensão da evolução e diversidade do cuidado parental em anuros (Vági et al., 2019; Valencia-Aguilar et al., 2020; Carrillo et al., 2022), ainda são escassos os estudos que avaliam os benefícios dessas estratégias em condições naturais, particularmente em relação aos efeitos do cuidado parental e das características dos ninhos sobre a sobrevivência da prole.

Boana faber (Wied-Neuwied, 1821) é um hilídeo neotropical distribuído ao longo do domínio da Mata Atlântica, desde Pernambuco até o Rio Grande do Sul, além do Paraguai e da província de Misiones, na Argentina (Haddad et al., 2008; Frost, 2026). A espécie pertence ao grupo das chamadas pererecas gladiadoras, cujos machos apresentam comportamento territorial e constroem ninhos nas margens de corpos d'água (Kluge, 1979; Faivovich et al., 2005; Pinheiro et al, 2022). Esses ninhos consistem em bacias construídas com barro, areia

e/ou vegetação, onde ocorre a deposição dos ovos pelo casal (Martins & Haddad, 1988; Martins, 1993a,b; Martins et al., 1998). Acredita-se que a construção dessas estruturas tenha evoluído como uma estratégia para reduzir a predação de ovos e larvas por predadores aquáticos, embora também esteja associada a potenciais custos, como risco de dessecação, drenagem da água da bacia e baixos níveis de oxigênio dissolvido (Martins, 1993a). Ademais, características estruturais dos ninhos, como tamanho e volume, influenciam a escolha das fêmeas e podem estar associadas ao sucesso reprodutivo dos machos (Martins & Haddad, 1988; Martins, 1993b). Além da construção dos ninhos, os machos podem vigiar a desova, comportamento considerado facultativo e dependente da densidade de machos (Martins et al., 1998). A guarda dos ovos, geralmente, dura entre um e dois dias após a desova (Martins, 1993a; Martins et al., 1998). Como os ovos formam uma monocamada na superfície da água durante as primeiras horas, acredita-se que o principal benefício desse comportamento seja evitar a invasão dos ninhos por machos intrusos, que pode provocar o afundamento e a morte dos embriões (Martins, 1993a; Martins et al., 1998). Apesar do conhecimento sobre a biologia reprodutiva de *B. faber* (Martins & Haddad, 1988; Martins, 1993a, b; Martins et al., 1998; Lima et al., 2013; Luza et al., 2015), ainda são escassos os estudos que avaliam os efeitos da construção dos ninhos e da guarda facultativa sobre a sobrevivência da prole em condições naturais. Da mesma forma, permanece pouco compreendido o papel das características estruturais e microambientais dos ninhos no sucesso do desenvolvimento embrionário e larval.

Diante dessas lacunas, este estudo investigou a influência das características dos ninhos e da guarda facultativa sobre a sobrevivência da prole de *Boana faber*. Considerando que as condições físicas e microambientais dos ninhos podem afetar o desenvolvimento embrionário e larval, testou-se a hipótese de que características estruturais dos ninhos (e.g., dimensões e material de construção) e características da água presente em seu interior (e.g., temperatura e oxigênio dissolvido) influenciam a sobrevivência da prole. Especificamente, previu-se que ninhos com condições mais favoráveis ao desenvolvimento, como maior disponibilidade de água, maiores concentrações de oxigênio dissolvido e maior proteção contra dessecação e predadores, apresentassem maiores taxas de sobrevivência. Além disso, foram avaliados os benefícios da guarda facultativa da desova, testando-se a hipótese de que a sobrevivência da prole seria maior em ninhos vigiados por machos do que em ninhos sem vigilância. Considerando que a ocorrência desse comportamento já foi relacionada à densidade de machos na população, também foi avaliada a relação entre a densidade de machos e a frequência de cuidado parental.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

As coletas foram realizadas na Floresta Nacional de Capão Bonito (FLONA de Capão Bonito), localizada no sudoeste do estado de São Paulo, nos municípios de Buri e Capão Bonito (Figura 1). A unidade abrange aproximadamente 4 mil hectares de uma área de transição entre os domínios do Cerrado e da Mata Atlântica, composta por savana, floresta ombrófila mista e floresta estacional semidecidual (Instituto Socioambiental, 2026). A paisagem da FLONA é composta predominantemente por povoamentos florestais implantados para fins de pesquisa e manejo florestal, incluindo espécies nativas e exóticas, como *Pinus* spp. e *Araucaria angustifolia*, além de remanescentes de vegetação nativa, matas ciliares, áreas de várzea e trechos em diferentes estágios de regeneração natural. A unidade abriga lagoas permanentes e intermitentes que sustentam diversas espécies de anfíbios anuros, incluindo *Boana faber*, e apresentam características ambientais favoráveis à construção de ninhos, como margens rasas e bem definidas (Instituto Socioambiental, 2026).

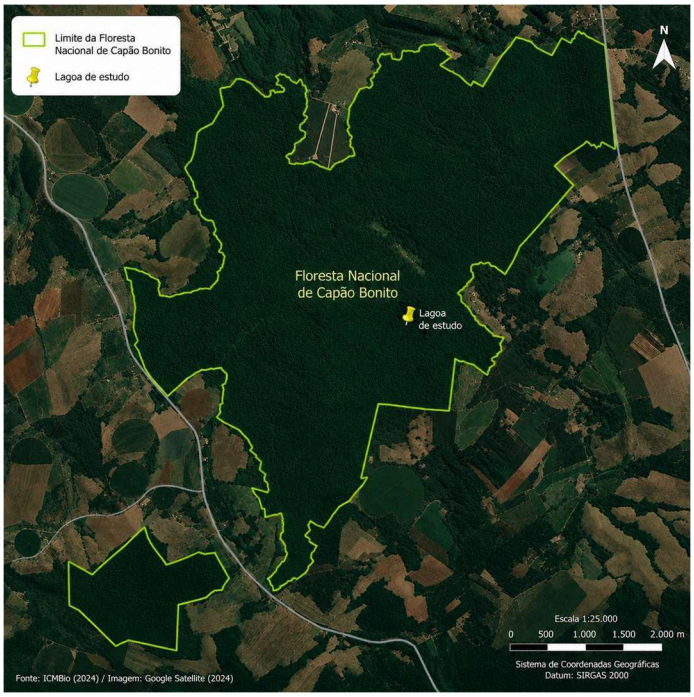


Figura 1. Localização da área de estudo na Floresta Nacional de Capão Bonito (FLONA), município de Capão Bonito, São Paulo, Brasil.

2.2 Coleta de dados

Como a espécie se reproduz na região nos meses de maior precipitação, entre setembro e março (Martins & Haddad, 1988; Martins, 1993a,b), foram realizadas oito expedições de campo, totalizando 34 dias de atividades, ao longo de duas estações reprodutivas. As atividades ocorreram nos seguintes períodos: dezembro de 2024 (17 a

20/12), fevereiro de 2025 (03 a 06/02), setembro de 2025 (23 a 27/09), outubro de 2025 (13 a 17/10), novembro de 2025 (03 a 06/11), dezembro de 2025 (15 a 18/12), janeiro de 2026 (26 a 29/01) e fevereiro de 2026 (23 a 26/02).

As coletas ocorreram em uma lagoa permanente (23°54'56,28"S; 48°30'11,71"W, altitude aproximada de 686 m), com área aproximada de 1.300 m², perímetro de 180 m e profundidade máxima de 1,30 m. A lagoa apresentava margens rasas e bem definidas, compostas predominantemente por substrato argiloso, circundadas por vegetação herbácea e arbustiva, além de áreas com vegetação arbórea nativa. O entorno também incluía povoamentos de *Pinus* spp. localizados nas porções mais afastadas da borda da lagoa. O interior da lagoa possuía abundante vegetação aquática e vegetação emergente distribuídas em diferentes trechos, formando áreas com distintos graus de cobertura da superfície da água. Uma das margens apresentava uma extensa faixa de vegetação emergente seca (Figura 2).

Durante as expedições foram conduzidas atividades de campo no período noturno, incluindo o monitoramento comportamental dos indivíduos, bem como atividades no período diurno, destinadas à caracterização dos ninhos e à avaliação da sobrevivência das desovas, descritas abaixo.

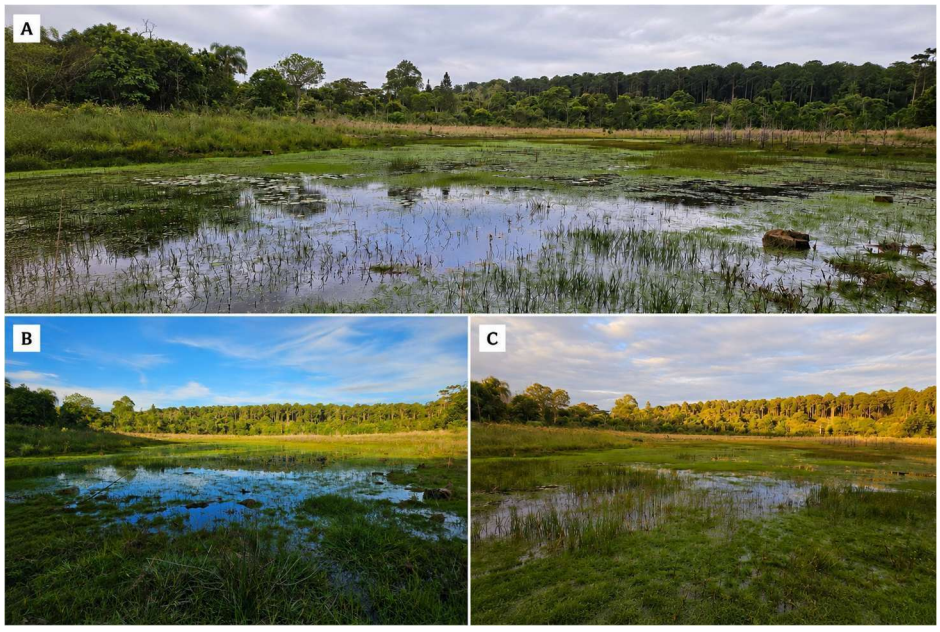


Figura 2. Vista panorâmica da lagoa de estudo, localizada na Floresta Nacional de Capão Bonito (FLONA), município de Capão Bonito, São Paulo, Brasil. As fotografias ilustram a área de estudo durante diferentes campanhas de amostragem: (A) outubro de 2025; (B) dezembro de 2025; (C) janeiro de 2026.

2.2.1 Comportamentos e densidade de machos

Os locais de coleta e observação foram selecionados com base na presença de machos, identificados por meio de vocalizações e pela presença de espinhos pré-policais, bem como pela existência de ninhos construídos. As coletas foram realizadas por meio de busca ativa no período noturno, nas proximidades da lagoa descrita acima. Durante as expedições, os comportamentos dos machos foram registrados por meio de fotografias e vídeos, além da utilização de cinco câmeras *trap* com visão noturna (Bushnell Prime L20), posicionadas em frente aos ninhos. Em cada expedição, cinco ninhos foram monitorados por meio das câmeras, totalizando 40 ninhos monitorados ao longo do estudo. A densidade de machos foi estimada diariamente durante as expedições de campo, no período noturno, por meio da contagem dos indivíduos presentes em uma faixa amostral de 100 m de comprimento por 2 m de largura (200 m²), estabelecida ao longo da borda da lagoa. Foram considerados apenas os machos em atividade de vocalização.

2.2.2 Características dos ninhos, cuidado parental e sobrevivência da prole

O registro das características dos ninhos e sobrevivência da prole ocorreram no período diurno. Os ninhos foram fotografados e marcados para o monitoramento da sobrevivência e do desenvolvimento larval ao longo dos dias em campo. Os ninhos construídos por machos de *B. faber* às margens da lagoa se assemelham a bacias contendo água. Desta forma, foram registradas variáveis estruturais dos ninhos, incluindo o material utilizado na construção (e.g., barro e vegetação), o grau de exposição (e.g., totalmente expostos, parcialmente expostos e cobertos), a presença ou ausência de borda, bem como medidas de profundidade, circunferência, largura e comprimento dos ninhos (Figura 3). As variáveis estruturais foram obtidas para os 121 ninhos amostrados. Todas as medidas estruturais foram realizadas com o auxílio de uma trena (0,1 cm).

Adicionalmente, foram mensuradas a temperatura e a concentração de oxigênio dissolvido na água presente nos ninhos. A temperatura foi aferida com um termômetro digital Incoterm® (precisão de 0,1 °C), enquanto o oxigênio dissolvido foi medido com um medidor multiparâmetro Akso AK87. A temperatura da água foi registrada para os 121 ninhos amostrados, enquanto a concentração de oxigênio dissolvido na água no interior do ninho foi mensurada em 87 ninhos, tanto na superfície quanto no fundo. Para fins comparativos, essas mesmas variáveis também foram aferidas no corpo d'água principal, na região da borda da lagoa, em todas as saídas de campo.

Para avaliar o efeito das características dos ninhos sobre a sobrevivência da prole, foi registrado por meio de fotografias, o número de ovos, embriões e larvas desde o dia do

encontro até o último dia de monitoramento da expedição. A contagem dos indivíduos foi realizada a partir dos registros fotográficos com o auxílio do *software* ImageJ. A sobrevivência da ninhada foi calculada com base na porcentagem de indivíduos sobreviventes em relação ao número inicial de ovos.

Considerou-se como vigia do ninho o macho observado a até 0,5 m de distância do ninho, que não apresentava vocalização de anúncio e que apresentava comportamento de defesa frente à aproximação do observador (e.g., permanência junto ao ninho mesmo após aproximação ou passagem do observador e, em alguns casos, aproximação em direção ao observador ou à lanterna), incluindo respostas agressivas ao uso de *playback* com vocalizações de outros machos (Martins et al., 1998). Para avaliar o efeito da vigília do macho sobre a sobrevivência da prole, foram comparadas ninhadas com e sem guarda do ninho, com base em registros fotográficos, da mesma forma como descrito acima.

Este trabalho foi conduzido mediante autorização concedida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), por meio do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO; licença nº 94605-3), para a realização das atividades na Floresta Nacional de Capão Bonito. Todos os procedimentos envolvendo animais foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP, Câmpus de Jaboticabal, sob o protocolo nº 4581/2024.



Figura 3. Variação na composição e no nível de cobertura dos ninhos de *Boana faber*. (A) ninho composto por barro; (B) ninho de composição mista, constituído por barro e vegetação; (C) ninho composto por vegetação; (D) ninho exposto; (E) ninho parcialmente coberto; e (F) ninho coberto pela vegetação.

2.3 Análise de dados

As análises dos dados foram realizadas no *software* R (R Core Team, 2026), por meio da interface RStudio, versão 2026.01.1+403. Inicialmente, foram calculadas estatísticas descritivas para caracterizar os ninhos estudados, incluindo média, desvio-padrão, mediana, valores mínimos e máximos das variáveis estruturais (e.g., circunferência, profundidade, largura e comprimento) e ambientais (e.g., temperatura e concentração de oxigênio dissolvido).

A relação entre as variáveis ambientais medidas nos ninhos e na lagoa foi investigada por meio de correlações de Spearman, considerando a temperatura e a concentração de oxigênio dissolvido. A correlação foi empregada por ter como objetivo avaliar a associação entre as variáveis, sem estabelecer uma relação de dependência entre elas. A normalidade das variáveis foi avaliada por meio do teste de Shapiro-Wilk. Como o pressuposto de normalidade da correlação de Pearson não foi atendido para pelo menos uma das variáveis em cada comparação, optou-se pela utilização da correlação de Spearman. Essas análises foram implementadas utilizando funções do pacote *stats*.

A concentração de oxigênio dissolvido na água no interior do ninho, mensurada nas camadas superior e inferior dos ninhos, foi comparada por meio do teste de Wilcoxon para amostras pareadas, uma vez que o pressuposto de normalidade das diferenças entre as medidas não foi atendido, conforme verificado pelo teste de Shapiro-Wilk. O teste foi implementado utilizando funções do pacote *stats*.

A influência da densidade de machos (variável preditora) sobre o número de machos cuidadores (variável resposta) foi avaliada por meio de regressão linear. Previamente à implementação da análise, as premissas do modelo foram avaliadas por meio da inspeção gráfica da homocedasticidade dos resíduos e do teste de normalidade de Shapiro-Wilk. A regressão linear e a avaliação de suas premissas foram implementadas utilizando funções do pacote *stats* (R Core Team, 2026). Adicionalmente, para verificar se a relação observada era mantida independentemente do número total de machos presentes em cada amostragem, foi avaliada a associação entre a densidade de machos e a proporção de machos cuidadores por meio da correlação de Spearman.

A sobrevivência da prole, ou seja, a porcentagem de indivíduos sobreviventes em cada ninho, considerada a variável resposta, foi comparada entre ninhos com e sem macho cuidador, considerados a variável preditora. Inicialmente, a normalidade da variável resposta foi avaliada por meio do teste de Shapiro-Wilk, implementado no pacote *stats*. Como o pressuposto de normalidade não foi atendido em ambos os grupos, a comparação da

sobrevivência da prole entre ninhos com e sem macho cuidador foi realizada por meio do teste não paramétrico de Mann-Whitney, também implementado no pacote *stats*.

Além da sobrevivência da prole em cada ninho, a associação entre a presença ou não de cuidado parental, considerada a variável preditora, e o desfecho das ninhadas (afundou, desenvolveu, invadido e secou), considerado a variável resposta, foi investigada por meio do teste exato de Fisher, devido à baixa frequência esperada em algumas categorias de desfecho. Adicionalmente, foram calculadas as proporções de cada categoria de desfecho (afundou, desenvolveu, invadido e secou) em ninhos com e sem macho cuidador. Comparações individuais entre os grupos para cada categoria de desfecho também foram realizadas por meio do teste exato de Fisher, com ajuste dos valores de *p* pelo método de Bonferroni para correção de múltiplas comparações. Essas análises foram implementadas utilizando funções do pacote *stats*.

Os efeitos das características dos ninhos, consideradas as variáveis preditoras, sobre a sobrevivência da prole, considerada a variável resposta, foram analisados por meio de regressão beta (Ferrari & Cribari-Neto, 2004). A sobrevivência da prole foi calculada, para cada ninhada, a partir da relação entre o número de indivíduos sobreviventes ao final do período de acompanhamento e o número inicial de indivíduos. A porcentagem de sobrevivência obtida foi convertida em proporção, variando de 0 a 1, de modo que, por exemplo, 30% de sobrevivência corresponde a uma proporção de 0,30. Por se tratar de uma variável resposta proporcional, optou-se pela regressão beta, apropriada para esse tipo de dado. Antes da implementação da análise, as variáveis quantitativas foram padronizadas por meio da transformação *z*-score, enquanto as variáveis categóricas foram convertidas em variáveis indicadoras (*dummy*). Em seguida, a multicolinearidade entre as variáveis preditoras foi avaliada por meio do Fator de Inflação da Variância (VIF; *Variance Inflation Factor*), sendo removidas do modelo as variáveis com VIF > 3; neste caso, a variável composição do ninho por vegetação foi excluída devido à elevada colinearidade. Em razão da presença de valores iguais a zero na variável resposta, i.e., mortalidade total do ninho, a proporção de sobrevivência foi transformada segundo a proposta de Smithson e Verkuilen (2006), permitindo seu ajuste à distribuição beta. Os modelos foram ajustados com função de ligação *logit* utilizando o pacote *betareg* (Cribari-Neto & Zeileis, 2010). Por fim, foi verificada a ausência de sobredispersão (*overdispersion*) do modelo.

Como análise complementar, a regressão beta foi repetida considerando apenas as ninhadas que apresentaram sobrevivência, ou seja, aquelas com taxa de sobrevivência superior a zero. Para essa análise, todas as etapas de preparação dos dados foram repetidas, incluindo a padronização das variáveis quantitativas, a conversão das variáveis categóricas em

variáveis *dummy* e a reavaliação da multicolinearidade por meio do VIF. Nessa etapa, a variável oxigênio dissolvido no fundo foi removida do modelo devido à elevada colinearidade. Como os valores iguais a zero haviam sido excluídos e não havia valores iguais a 1 na variável resposta, as proporções de sobrevivência consideradas nessa análise estavam estritamente compreendidas entre 0 e 1, não sendo necessária a transformação proposta por Smithson e Verkuilen (2006).

3. Resultados

3.1 Características dos ninhos de *Boana faber*

Foram amostrados 121 ninhos de *Boana faber* contendo ovos/embriões, dos quais 77 foram construídos em vegetação, 25 em barro e 19 apresentaram composição mista de vegetação e barro. O número inicial de ovos por ninho variou de 1200 a 4200 (2438,8 ± 585,9, N= 121), enquanto o número final variou de 0 a 3900 (1066,1 ± 1012,6, N=121). A sobrevivência da prole variou entre 0 e 93,75%, com média de 44,97 ± 37,96%. Vinte e dois ninhos apresentaram cuidado parental, enquanto 99 não apresentaram cuidado. A sobrevivência média foi de 42,70 ± 37,82% (0–93,75%; N = 22) nos ninhos com cuidado parental e de 43,39 ± 38,28% (0–93,55%; N = 99) nos ninhos sem cuidado parental (ver análises abaixo). Dos ninhos, em 71 (58,70%) houve desenvolvimento da prole com sucesso, enquanto em 50 (41,30%) não houve sucesso. Entre as causas de insucesso, em 35 ninhos (28,9%) ovos/embriões afundaram, nove ninhos (7,4%) secaram e seis (5,0%) foram invadidos (ver descrição abaixo). Entre os 121 ninhos, a circunferência variou de 30 a 133 cm, com média de 68,51 ± 15,91 cm. A profundidade da água no interior do ninho variou de 3 a 10 cm, com média de 5,57 ± 1,38 cm. A temperatura da água nos ninhos variou de 22 a 32,1 °C, com média de 28,90 ± 2,03 °C (N = 87), enquanto a temperatura da água da lagoa apresentou média de 28,98 ± 2,47 °C (22,8–32,0 °C; N = 16). A temperatura da água nos ninhos apresentou correlação positiva com a da lagoa ($\rho = 0,64$; $p < 0,001$).

As concentrações de oxigênio dissolvido na água no interior dos ninhos foram obtidas para 87 ninhos. Na camada superior, os valores variaram de 17,4 a 68,0%, com média de 49,20 ± 6,74%, enquanto na camada inferior variaram de 8,8 a 57,0%, com média de 39,98 ± 7,34%. Na lagoa, a concentração de oxigênio dissolvido variou de 68,0 a 88,4%, com média de 79,46 ± 6,40% (N = 16). A concentração de oxigênio dissolvido na camada inferior dos ninhos apresentou correlação positiva com a concentração de oxigênio dissolvido da lagoa ($\rho = 0,27$; $p = 0,012$), enquanto não foi observada correlação significativa entre a concentração de oxigênio dissolvido da lagoa e a da camada superior dos ninhos ($\rho = 0,09$; $p = 0,390$). Dentro dos ninhos, a concentração de oxigênio dissolvido foi significativamente maior na

camada superior do que na camada inferior (teste de Wilcoxon para amostras pareadas: V = 3765; $p < 0,001$). A mediana foi de 49,70% (intervalo interquartil: 47,60–52,20%) na camada superior e de 41,20% (intervalo interquartil: 38,10–44,10%) na camada inferior, com elevado tamanho de efeito (r = 0,85) (Figura 4).

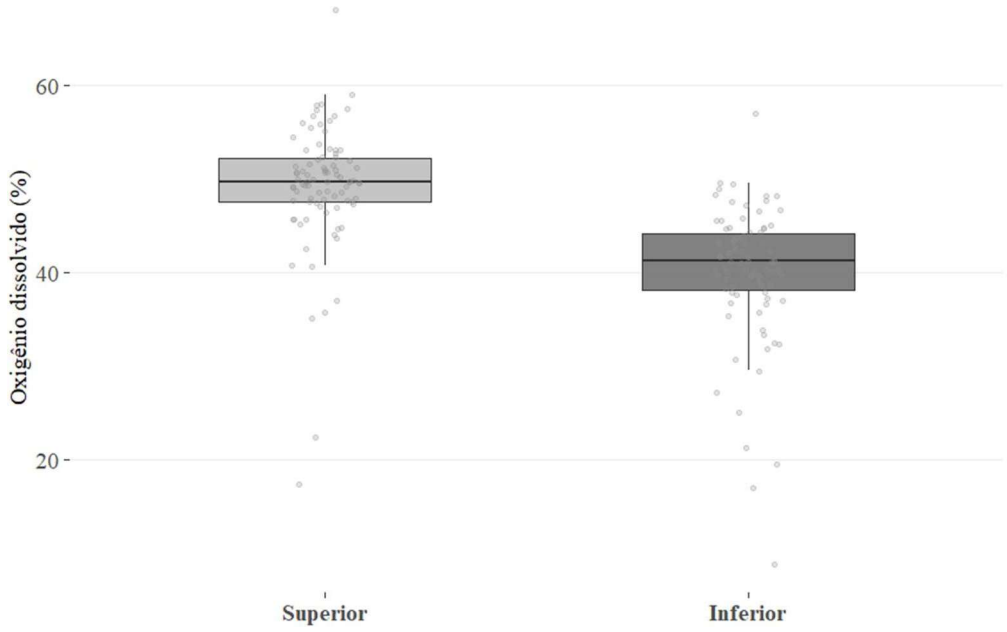


Figura 4. Concentração de oxigênio dissolvido (%) nas camadas superior e inferior da água dos ninhos de *Boana faber*. As caixas representam o intervalo interquartil (25–75%), a linha horizontal representa a mediana e os pontos representam as observações individuais.

3.2 Características dos ninhos e sobrevivência da prole

Com relação à influência das características dos ninhos sobre a sobrevivência da prole, a análise foi realizada com os 87 ninhos para os quais foram obtidas as variáveis consideradas no modelo. Desses, 61 foram construídos em vegetação, 23 apresentaram composição mista de vegetação e barro e três foram construídos em barro. Apenas a temperatura da água foi associada à sobrevivência, indicando que o aumento da temperatura da água do ninho esteve associado à redução da sobrevivência da prole ($\beta = -0,564 \pm 0,158$; $z = -3,568$; $p < 0,001$; $\varphi = 1,169 \pm 0,151$; $p < 0,001$; *pseudo-*$R^2 = 0,230$) (Figura 5). As estimativas dos coeficientes para todas as variáveis incluídas no modelo estão apresentadas na Tabela 1. As demais variáveis não apresentaram efeito significativo sobre a sobrevivência da prole.

Como análise complementar, a regressão beta foi repetida considerando apenas as ninhadas que apresentaram sobrevivência superior a zero. Dos 87 ninhos incluídos na análise inicial, 34 apresentaram mortalidade total e foram excluídos, de modo que a análise complementar foi realizada com 53 ninhos. Entre os ninhos excluídos estavam os três ninhos construídos em barro, de forma que essa categoria de composição não esteve representada na

análise complementar. Assim nesse modelo, a temperatura da água deixou de apresentar efeito significativo sobre a sobrevivência da prole (β = −0,017 ± 0,095; z = −0,181; p = 0,856). Em contrapartida, a composição mista (vegetação e barro) do ninho passou a influenciar significativamente a sobrevivência, sendo observada maior sobrevivência em ninhos de composição mista em relação aos ninhos construídos apenas em vegetação (β = 0,747 ± 0,255; z = 2,930; p = 0,003). As demais variáveis não apresentaram efeito significativo, embora a largura do ninho (β = −0,220 ± 0,127; p = 0,084) e o oxigênio dissolvido na camada superficial (β = 0,155 ± 0,089; p = 0,081) tenham apresentado tendência de associação. O modelo apresentou parâmetro de precisão φ = 15,128 ± 2,938 (p < 0,001) e *pseudo-*R^2 = 0,244 (Tabela 2; Figura 6).

Tabela 1. Coeficientes estimados do modelo de regressão beta, avaliando o efeito das características dos ninhos sobre a sobrevivência da prole de *Boana faber*.

Variável	**β**	**Erro padrão**	***z***	***p***
Circunferência	-0,177	0,220	-0,806	0,420
Profundidade	-0,069	0,147	-0,465	0,642
Largura	-0,039	0,220	-0,178	0,859
Comprimento	0,154	0,181	0,850	0,395
Temperatura	**-0,564**	**0,158**	**-3,568**	**< 0,001**
Oxigênio (camada inferior)	0,278	0,226	1,232	0,218
Oxigênio (camada superior)	-0,197	0,210	-0,938	0,348
Borda	0,869	0,644	1,348	0,178
Composição (mista)	-0,470	0,331	-1,421	0,155
Exposição (parcial)	-0,208	0,391	-0,531	0,595
Exposição (total)	0,209	0,386	0,542	0,588

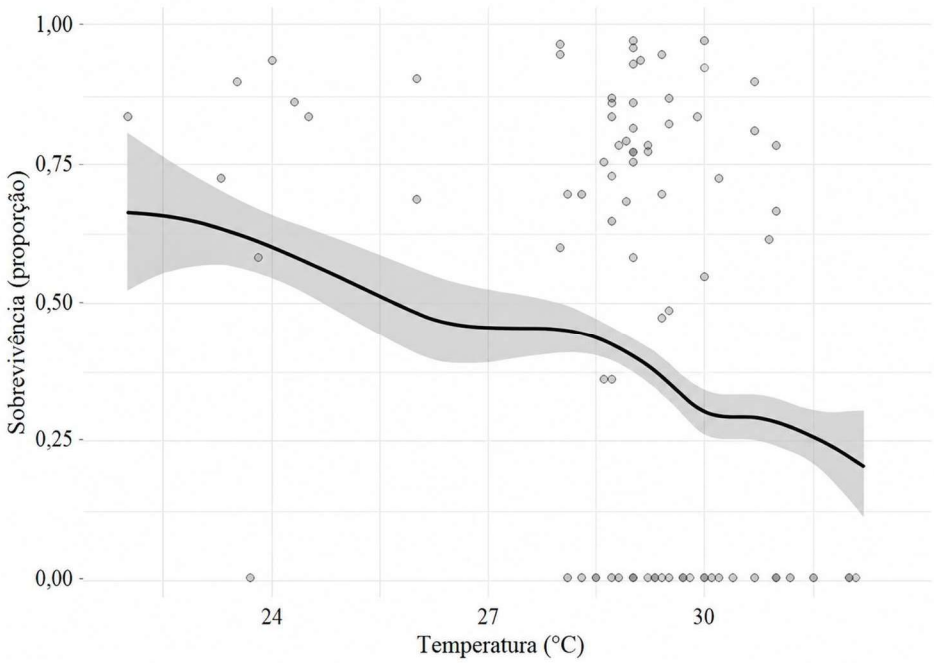


Figura 5. Relação entre a temperatura da água (°C) e a sobrevivência da prole de *Boana faber* (proporção de indivíduos sobreviventes em cada ninho em relação ao número inicial de indivíduos). Os pontos representam os ninhos amostrados, a linha representa a tendência estimada pelo modelo e a faixa cinza corresponde ao intervalo de confiança de 95%.

Tabela 2. Coeficientes estimados da regressão beta considerando apenas as ninhadas de *Boana faber* que apresentaram sobrevivência (taxa de sobrevivência superior a zero).

Variável	**β**	**Erro padrão**	***z***	***p***
Circunferência	0,139	0,123	1,134	0,257
Profundidade	−0,073	0,089	−0,814	0,416
Largura	−0,220	0,127	−1,730	0,084
Comprimento	0,140	0,115	1,215	0,225
Temperatura	−0,017	0,095	−0,181	0,856
Oxigênio (camada superior)	0,155	0,089	1,745	0,081
Borda	−0,597	0,691	−0,865	0,387
Composição (mista)	**0,747**	**0,255**	**2,930**	**0,003**
Exposição (parcial)	−0,119	0,222	−0,537	0,591
Exposição (total)	−0,138	0,214	−0,644	0,520

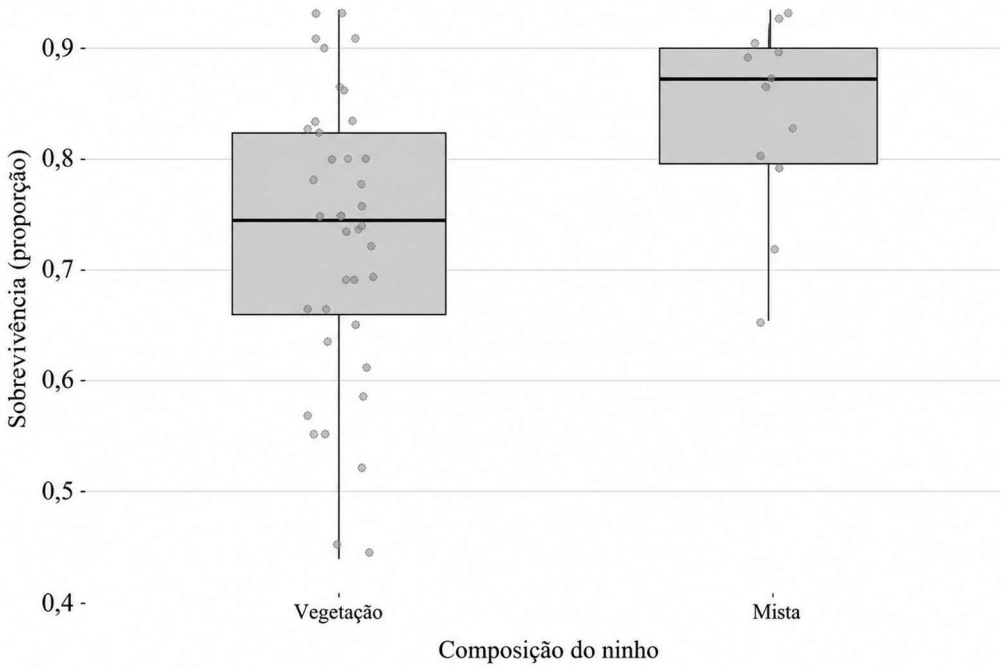


Figura 6. Proporção de sobrevivência da prole de *Boana faber* em ninhadas que apresentaram sobrevivência, de acordo com a composição do ninho. Os pontos representam as ninhadas amostradas, enquanto as caixas representam a mediana, o intervalo interquartil e a amplitude dos dados.

3.3 Densidade de machos, cuidado parental e sobrevivência da prole de *Boana faber*

Ao longo do período de estudo, a densidade de machos variou entre 0,025 e 0,165 ind./m², com média de 0,082 ± 0,038 ind./m² (N= 24 noites), e foram registrados 22 machos cuidadores entre os 121 ninhos monitorados. Foi observada associação positiva entre a densidade de machos e o número de machos cuidadores ($\rho = 0,643$; $p = 0,001$). A regressão linear indicou que o aumento de uma unidade na densidade de machos esteve associado ao aumento médio de 28,91 machos cuidadores ($\beta = 28,91 \pm 7,66$; $t = 3,78$; $p = 0,001$) (Figura 7). O modelo foi significativo ($F_{1,22} = 14,25$; $p = 0,001$) e explicou 39,3% da variação no número de machos cuidadores ($R^2 = 0,393$). Adicionalmente, foi observada associação positiva entre a densidade de machos e a proporção de machos cuidadores ($\rho = 0,630$; $p < 0,001$), indicando que a proporção de machos cuidadores também foi maior em períodos de maior densidade de machos. Os resíduos da regressão linear mostraram distribuição aproximadamente normal (Shapiro-Wilk: $W = 0,929$; $p = 0,094$), indicando adequação do modelo.

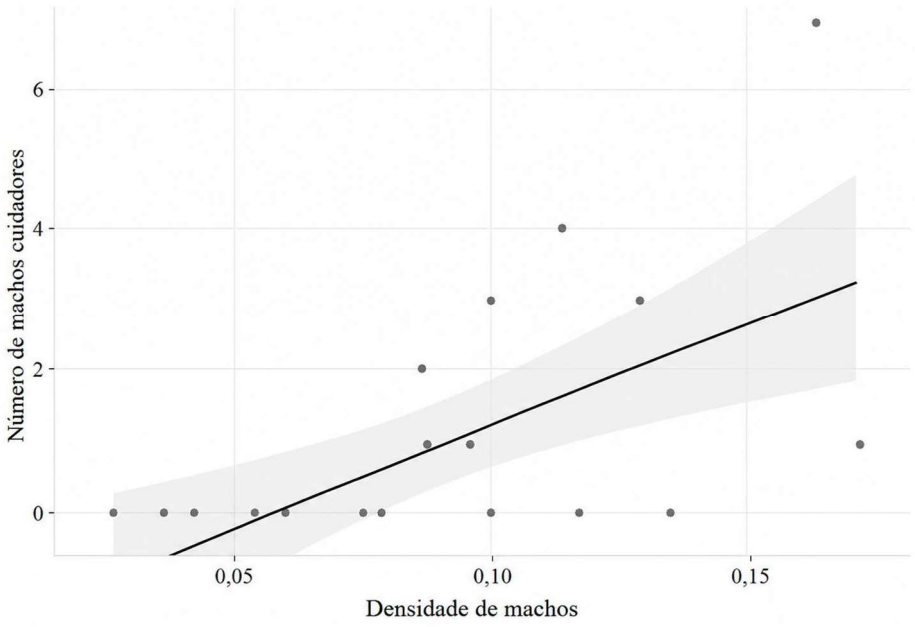


Figura 7. Relação entre a densidade de machos (ind./m²) e o número de machos cuidadores de *Boana faber*. A linha representa o ajuste da regressão linear e a faixa sombreada corresponde ao intervalo de confiança de 95%.

Durante o monitoramento dos ninhos, os machos cuidadores foram observados à noite, no primeiro dia após a oviposição, não sendo registrada sua permanência junto às ninhadas nos dias subsequentes. Quando presentes, permaneciam próximos aos ninhos, geralmente a aproximadamente 30 cm ou menos, e mantinham-se no local mesmo diante da aproximação do observador (Figura 8). Foram observadas interações agressivas com outros machos e interações com indivíduos de outras espécies, embora as respostas a estes últimos tenham sido variáveis. Durante a apresentação de *playback* de vocalizações de machos coespecíficos, os machos cuidadores responderam vocalmente, emitindo vocalizações territoriais.



Figura 8. (A) Ninho de *Boana faber* contendo uma desova e (B) macho de *B. faber* em comportamento de guarda junto ao ninho.

Quanto ao efeito do cuidado parental sobre a sobrevivência da prole, não foi observada diferença significativa entre ninhos com e sem macho cuidador (teste de Mann-Whitney: W = 1051; p = 0,794). As medianas de sobrevivência foram semelhantes entre os grupos, correspondendo a 57,82% nos ninhos com cuidado parental e 57,14% nos ninhos sem cuidado parental. Da mesma forma, a distribuição dos desfechos das ninhadas não diferiu entre ninhos com e sem macho cuidador (teste exato de Fisher: p = 0,573). Nos ninhos sem cuidado parental, 58,60% das ninhadas completaram o desenvolvimento, 30,30% afundaram, 6,10% secaram e 5,10% foram invadidas. Nos ninhos com cuidado parental, essas proporções foram de 59,10%, 22,70%, 13,60% e 4,50%, respectivamente (Figura 9). As comparações individuais entre os grupos também não indicaram diferenças significativas para nenhuma das categorias de desfecho (afundou: p = 1,000; desenvolveu: p = 1,000; invadido: p = 1,000; secou: p = 0,836).

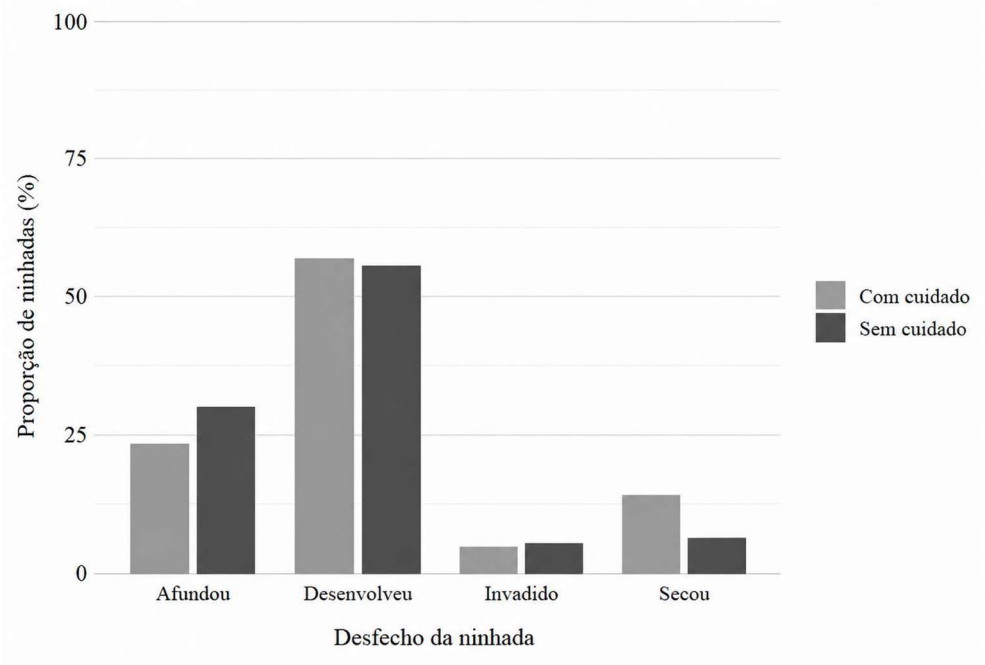


Figura 9. Proporção de ninhadas de *Boana faber* que afundaram, desenvolveram, secaram ou foram invadidas em ninhos com e sem cuidado parental.

3.4 Comportamentos intra- e interespecíficos em ninhos de *Boana faber*

Entre os 40 ninhos monitorados por meio de câmeras *trap*, foram registrados diferentes eventos comportamentais e interações interespecíficas. Em um dos registros, um macho de rã-cachorro (*Physalaemus cuvieri)* foi observado vocalizando no interior de um ninho de *B. faber* contendo uma desova. Posteriormente, um macho de *B. faber* aproximou-se do ninho, expulsou o indivíduo de *P. cuvieri* e passou a emitir vocalizações de anúncio. Após algum tempo, uma fêmea de *B. faber* aproximou-se do macho, ocorreu amplexo e uma nova desova foi depositada no mesmo ninho. O macho permaneceu nas proximidades do ninho após a oviposição. Na mesma noite, um mão-pelada (*Procyon cancrivorus*) entrou no ninho e afundou a ninhada, levando à mortalidade total da prole.

Em outro ninho, foi registrado um macho de *B. faber* realizando a guarda de uma desova enquanto um macho de *Physalaemus cuvieri* vocalizava no interior do mesmo ninho. Também foram registrados confrontos entre dois machos de *B. faber* pela ocupação de um ninho sem desova. Além disso, foi observado um teiú (*Salvator merianae*) entrando em um ninho contendo uma desova e afundando a ninhada, sem que fosse observada predação dos ovos. No entanto, a invasão resultou no insucesso do ninho.

Nas observações realizadas em campo, foram registrados indivíduos de *Physalaemus cuvieri* e *Elachistocleis* sp. vocalizando no interior de ninhos de *B. faber*. Também foi observada, durante o crepúsculo, no início da atividade de vocalização, a predação de um

macho adulto de *B. faber* por uma cobra-d'água (*Erythrolamprus miliaris*). O macho encontrava-se vocalizando e não apresentava comportamento de cuidado parental.

4. Discussão

Os resultados deste estudo evidenciam que a sobrevivência da prole e a expressão do cuidado parental em *Boana faber* estão associadas a diferentes fatores relacionados à reprodução. Entre as características dos ninhos, os efeitos sobre a sobrevivência variaram de acordo com o conjunto de ninhadas considerado, destacando-se a temperatura da água e a composição dos ninhos. Por outro lado, a presença do macho cuidador não esteve associada a maior sobrevivência da prole, enquanto a ocorrência do cuidado parental aumentou com a densidade de machos. Em conjunto, esses resultados indicam que tanto a sobrevivência das ninhadas quanto a expressão do cuidado parental são influenciadas por diferentes fatores, cujos efeitos podem variar de acordo com as condições em que a reprodução ocorre.

4.1 Características dos ninhos

Os ninhos de *B. faber* apresentaram ampla variação em tamanho, o que está de acordo com outros estudos da espécie (Martins, 1993a; Lima et al., 2013). Luza et al. (2015) verificaram que os machos selecionam, preferencialmente, áreas com maior cobertura vegetal, menor profundidade da água e menor quantidade de matéria orgânica em suspensão para a construção dos ninhos. Como os ninhos são construídos diretamente no substrato das margens, diferenças nas características físicas dos locais utilizados podem impor diferentes possibilidades para sua construção, contribuindo para a diversidade estrutural observada. Também observamos que os ninhos apresentaram variação quanto à sua composição, sendo registrados ninhos constituídos por barro, vegetação ou pela combinação desses substratos. Essa variação não ocorreu de maneira uniforme ao longo do período de estudo e, provavelmente, esteja relacionada às mudanças sazonais nas condições do sítio reprodutivo (e.g., nível da água, disponibilidade de barro). Martins (1993a) também registrou ampla variação na composição dessas estruturas, com ninhos formados por vegetação, barro ou pela combinação desses materiais, de acordo com o substrato disponível.

As condições físico-químicas da água dos ninhos de *B. faber* também apresentaram variações. Foram registradas variações na temperatura da água entre 22 e 32,1 °C, evidenciando grande amplitude térmica entre os ninhos amostrados. Entretanto, a correlação positiva entre a temperatura da água dos ninhos e a da lagoa adjacente indica que essa variação acompanha, ao menos em parte, as condições térmicas do ambiente aquático. Da mesma forma, Luza et al. (2015) não encontraram diferenças significativas entre a temperatura da água dos ninhos de *B. faber* e da lagoa adjacente. Apesar de constituírem

estruturas fisicamente delimitadas, os ninhos parecem, portanto, não funcionar como ambientes termicamente isolados, estando sujeitos às variações de temperatura do corpo d'água onde são construídos. Esse padrão demonstra que as condições térmicas experimentadas pelos embriões no interior dos ninhos estão relacionadas às condições ambientais do sítio reprodutivo. Em relação ao oxigênio dissolvido, também encontramos uma correlação positiva entre os valores registrados na camada inferior dos ninhos e aqueles da lagoa adjacente, indicando que as condições do ambiente aquático influenciam, ao menos parcialmente, esse microambiente. Entretanto, as concentrações de oxigênio dissolvido nos ninhos foram inferiores às registradas na lagoa, evidenciando que as condições internas dessas estruturas diferem daquelas encontradas no corpo d'água adjacente. Além disso, as concentrações foram significativamente maiores na camada superficial do que na camada inferior dos ninhos, o que pode ser explicado pelas trocas gasosas na interface entre a água e a atmosfera. Já diferenças na mistura e difusão do oxigênio ao longo da coluna d'água podem contribuir para as menores concentrações observadas nas camadas inferiores, padrão também registrado em outros ambientes aquáticos rasos (Oberle et al., 2019). Lima et al. (2013) também avaliaram o oxigênio dissolvido da água dos ninhos de *B. faber*, porém compararam esse parâmetro entre diferentes períodos reprodutivos e verificaram estabilidade temporal das condições físico-químicas. Os resultados do presente estudo acrescentam uma dimensão espacial a esse conhecimento, demonstrando que as condições de oxigenação podem variar verticalmente dentro dos ninhos, apesar destas estruturas serem relativamente pequenas.

4.2 Influência das características dos ninhos sobre a sobrevivência da prole

A hipótese de que as características estruturais e físico-químicas dos ninhos influenciam a sobrevivência da prole foi parcialmente corroborada. Entre as variáveis avaliadas, apenas a temperatura da água dos ninhos esteve associada à sobrevivência, quando consideradas todas as ninhadas, sendo observada uma relação negativa entre essas variáveis. Nossos resultados mostraram que a sobrevivência estimada diminuiu à medida que a temperatura aumentou. Além disso, houve uma maior concentração de ninhadas com sobrevivência igual a zero entre as temperaturas mais elevadas, embora algumas desovas tenham mantido elevada sobrevivência mesmo nessas condições. A maior ocorrência de mortalidade total em temperaturas mais elevadas pode ter influenciado o resultado do modelo, sugerindo que a temperatura pode estar associada principalmente ao fracasso de algumas ninhadas, em vez de promover uma redução gradual da sobrevivência. Por outro lado, a grande variação na sobrevivência entre ninhos submetidos a temperaturas semelhantes demonstra que a temperatura não explica isoladamente o sucesso das ninhadas, indicando que outros fatores ambientais e biológicos também influenciam o desenvolvimento da prole de *B.*

faber. A associação entre temperatura e sobrevivência da prole pode estar relacionada à dependência do desenvolvimento dos anfíbios em relação às condições térmicas do ambiente. Temperaturas elevadas podem comprometer o desenvolvimento e a sobrevivência mesmo quando estão dentro dos limites de tolerância da espécie (Zweifel, 1977; Bernal & Lynch, 2013). Em *B. faber*, Alves-Ferreira et al. (2023) observaram menor sobrevivência de girinos mantidos a 32 °C em comparação a 25 °C, embora ambas as temperaturas estejam dentro do espectro térmico ambiental da espécie. Os autores sugerem que a exposição prolongada a temperaturas elevadas pode aumentar o metabolismo, a demanda por oxigênio e o estresse oxidativo. Como registramos temperaturas de até 32,1 °C nos ninhos, nossos resultados corroboram a possibilidade de que temperaturas mais elevadas possam representar condições menos favoráveis à sobrevivência da prole.

Essa interpretação é reforçada pela análise realizada apenas com as ninhadas que apresentaram alguma sobrevivência, onde excluímos três ninhos de barro com total mortalidade. Nesse modelo, encontramos que a temperatura deixou de apresentar efeito significativo, enquanto a composição dos ninhos passou a estar associada à sobrevivência da prole. Especificamente, ninhos de composição mista (barro e vegetação) estiveram associados a maior sobrevivência em comparação aos ninhos constituídos apenas por vegetação. Ninhos de composição mista apresentaram, de modo geral, maiores proporções de sobrevivência e menor variação dos valores em comparação aos ninhos constituídos apenas por vegetação. A diferença entre os resultados dos dois modelos sugere que os fatores associados aos eventos de mortalidade total podem mascarar a influência de outras características dos ninhos quando todas as ninhadas são analisadas conjuntamente. Entre as ninhadas de *B. faber* que apresentaram alguma sobrevivência, a composição estrutural do ninho parece adquirir maior importância para explicar a variação na sobrevivência da prole. Estudos anteriores com *Boana faber* demonstraram que a espécie constrói ninhos com ampla variação estrutural, utilizando barro, vegetação ou a combinação desses materiais, provavelmente em resposta às características do ambiente disponível (Martins, 1993a; Lima et al., 2013; Luza et al., 2015). Entretanto, esses estudos concentraram-se na descrição da arquitetura dos ninhos e de sua construção, sem avaliar quantitativamente como essas diferenças estruturais influenciam o sucesso reprodutivo. Assim, o presente estudo amplia esse conhecimento ao demonstrar que a composição dos ninhos pode afetar a sobrevivência da prole de *B. faber*. Embora os mecanismos responsáveis por esse padrão não tenham sido avaliados neste estudo, é possível que diferenças na composição dos ninhos influenciem as condições do microambiente experimentado pelos embriões. Dessa forma, a combinação entre barro e vegetação pode favorecer condições mais adequadas ao desenvolvimento embrionário, como a retenção de

água por períodos maiores, em comparação aos ninhos constituídos apenas por vegetação ou barro. No entanto, os mecanismos envolvidos nessa associação permanecem desconhecidos e devem ser investigados em estudos futuros.

Em contraste com as previsões iniciais, a concentração de oxigênio dissolvido e as dimensões estruturais dos ninhos não apresentaram efeitos significativos sobre a sobrevivência da prole, quando todos os ninhos foram analisados em conjunto. Porém, na análise restrita às ninhadas com sobrevivência superior a zero, o oxigênio dissolvido na camada superficial apresentou uma associação positiva próxima ao nível de significância (p = 0,081). Como a desova de *B. faber* forma uma monocamada na superfície da água e já foi observado que os embriões morrem quando afundam nos primeiros dias (Martins, 1993a; Martins et al., 1998), esse resultado pode ser um indicativo de que, talvez, a mortalidade dos embriões seja causada pela menor concentração de oxigênio no fundo do ninho. Inclusive, os machos são observados protegendo os ninhos por até dois dias, apenas enquanto os ovos/embriões estão na camada de tensão superficial da água do ninho (este estudo; Martins et al., 1998). Maiores detalhes do cuidado parental serão discutidos abaixo. Da mesma forma, características relacionadas às dimensões dos ninhos não apresentaram associação significativa com a sobrevivência, com exceção da largura do ninho, a qual foi marginalmente não significativa (p = 0,084). Ninhos maiores podem conter mais água, o que pode ser vantajoso, uma vez que a evaporação ou drenagem da água dos ninhos é uma das causas de mortalidade de embriões/larvas de *B. faber* (este estudo; Martins, 1993a). Pressões seletivas, tais como dessecação e predação, parecem terem contribuído para deposição de ovos em ninhos construídos ou naturais em muitas espécies de anuros (ver revisão em Fischer, 2023). Nossos resultados indicam que características físico-químicas e estruturais dos ninhos de *B. faber* parecem contribuir para a sobrevivência da prole.

4.3 Densidade de machos e cuidado parental

Encontramos uma relação positiva entre a densidade de machos e o número de machos cuidadores. Além disso, a proporção de machos cuidadores também aumentou com a densidade, indicando que o maior número de cuidadores em períodos de alta densidade não decorre apenas do maior número de machos presentes na população. Nossos resultados mostraram que o cuidado parental em *B. faber* é facultativo e que a expressão desse comportamento provavelmente está associada ao aumento da competição entre machos durante a reprodução. Em estudo no interior de São Paulo, Martins et al. (1998) observaram um padrão semelhante ao comparar duas populações de *B. faber* com diferentes densidades de machos. Na população de Ribeirão Branco, caracterizada por alta densidade de machos, os autores registraram machos permanecendo junto às desovas para protegê-las contra invasões

de machos coespecíficos. Em contraste, na população de Campinas, onde a densidade de machos era menor, esse comportamento não foi observado. Com base nesses resultados, os autores propuseram que o cuidado parental em *B. faber* é facultativo e dependente da densidade de machos, ocorrendo quando a competição por sítios reprodutivos é mais intensa, hipótese aqui corroborada por nosso estudo. Como machos coespecíficos podem invadir os ninhos, causando a perturbação da desova e o afundamento dos ovos e embriões, em condições de maior densidade, a permanência do macho junto ao ninho pode atuar como uma estratégia de defesa contra a invasão de coespecíficos e os possíveis danos decorrentes dessas interações. Embora esse comportamento possa envolver custos, como a perda de oportunidades de atrair novas fêmeas, devido à interrupção das vocalizações de anúncio (Martins & Haddad, 1988; Martins et al., 1998), esse custo pode ser amenizado pelo ganho em *fitness* relacionado à sobrevivência da prole. Além disso, durante o cuidado dos ninhos, os machos de *B. faber* podem construir outros ninhos em seu território, importante para atrair fêmeas em noites subsequentes, o que pode reduzir ainda mais, ou até anular, eventuais custos do cuidado parental (Martins et al., 1998).

A ocorrência desse tipo de competição na população estudada também foi evidenciada pelos registros obtidos pelas armadilhas fotográficas, nos quais foi documentado um confronto entre dois machos de *B. faber* associado a um ninho em dia de alta densidade de machos. No estudo de Martins et al. (1998), confrontos físicos também foram reportados como sendo mais comuns na população de maior densidade de machos. Isso indica que os ninhos podem constituir recursos disputados entre machos e fornece suporte à hipótese de que o aumento da densidade pode intensificar as interações competitivas associadas a esses sítios reprodutivos. Porém, enquanto Martins et al. (1998) observaram a associação entre cuidado parental e maior densidade de machos a partir da comparação entre duas populações, nosso estudo demonstrou essa relação quantitativamente dentro de uma única população, ao longo de duas estações reprodutivas. Esses achados reforçam que a expressão do cuidado parental em *B. faber* constitui uma estratégia facultativa, cuja ocorrência pode ser modulada pela intensidade da competição intraespecífica.

Apesar dessa associação positiva, a dispersão dos nossos dados indica que a densidade de machos não explica completamente a ocorrência do cuidado parental. O modelo explicou aproximadamente 39% da variação no número de machos cuidadores, sugerindo que outros fatores também influenciam a expressão desse comportamento. Além da densidade de machos, fatores individuais e ambientais podem contribuir para a ocorrência do cuidado parental, modificando os custos e benefícios associados à permanência do macho junto à desova. Entre os fatores individuais, a condição corporal pode estar relacionada aos custos do

cuidado, uma vez que a permanência junto à prole pode reduzir as oportunidades de forrageamento e resultar em perda de condição corporal dos indivíduos cuidadores (Carrillo et al., 2022). Entre os fatores ambientais, condições abióticas, disponibilidade de recursos e pressão exercida por predadores podem influenciar as condições sob as quais o cuidado é expresso (Machado & Macedo-Rego, 2023). Além disso, características do ambiente reprodutivo, como o local de oviposição e o grau de exposição dos ovos, estão associadas à ocorrência da guarda dos ovos em anfíbios (Furness & Capellini, 2022). Embora essas variáveis não tenham sido avaliadas neste estudo, sua influência potencial reforça a natureza multifatorial desse comportamento e representa uma perspectiva relevante para investigações futuras. Nesse contexto, a densidade de machos representa um importante preditor da ocorrência do cuidado parental em *B. faber*, mas não explica integralmente a variação observada. Porém, apesar da maior densidade de machos estar associada à maior ocorrência do cuidado parental, isso não implica, necessariamente, em maior sobrevivência da prole. Assim, torna-se importante avaliar se o cuidado parental em si resulta em benefícios para a sobrevivência embrionária, aspecto discutido no tópico seguinte.

4.4 Cuidado parental e sobrevivência da prole

Contrariamente à hipótese inicial, não encontramos evidências de que a presença do macho cuidador aumenta a sobrevivência da prole em *Boana faber*. A sobrevivência das ninhadas foi semelhante entre ninhos com e sem cuidado parental, assim como a distribuição dos diferentes desfechos das desovas. Aproximadamente 60% das ninhadas completaram o desenvolvimento em ambos os grupos, enquanto as frequências de ninhadas que afundaram, secaram ou foram invadidas diferiram apenas discretamente entre ninhos com e sem cuidado. Embora a frequência de ninhadas que afundaram tenha sido numericamente maior entre os ninhos sem cuidado parental, essa diferença não foi estatisticamente significativa. Da mesma forma, as pequenas diferenças observadas nas demais categorias de desfecho também não foram significativas, indicando que a presença do macho cuidador não exerceu efeito detectável sobre o sucesso das ninhadas nas condições avaliadas. Martins et al. (1998) propuseram que a permanência do macho junto ao ninho reduziria o risco de invasões por machos coespecíficos, podendo favorecer o sucesso reprodutivo. Entretanto, essa hipótese foi baseada em observações comportamentais e não em uma avaliação direta da sobrevivência das desovas. Apesar da associação entre a densidade de machos e a ocorrência do cuidado parental demonstrada no presente estudo, a presença do macho cuidador não esteve associada à maior sobrevivência da prole. Além disso, a frequência de ninhos invadidos foi praticamente idêntica entre os grupos com e sem cuidado parental, sugerindo que a presença do macho cuidador não reduziu de forma detectável esse tipo de evento.

A ausência de diferença entre os grupos pode estar relacionada ao fato de que a guarda protege a desova, principalmente, contra ameaças específicas, sem impedir outras causas de mortalidade. Martins (1993a) observou que a mortalidade das desovas de *B. faber* ocorreu em decorrência da evaporação ou drenagem da água dos ninhos, do afundamento dos ovos logo após a fertilização e da predação por insetos aquáticos, evidenciando que múltiplos fatores podem comprometer o desenvolvimento embrionário. Dessa forma, mesmo que a presença do macho reduza determinados riscos, seus benefícios podem ser limitados quando outras fontes de mortalidade atuam simultaneamente sobre as ninhadas, reduzindo o efeito da guarda sobre a sobrevivência geral da prole. Essa interpretação é reforçada por nossas observações durante o monitoramento das ninhadas. Foram registrados um mão-pelada (*Procyon cancrivorus*) e um teiú (*Salvator merianae*) entrando em ninhos contendo desovas e provocando o afundamento das ninhadas, sem consumo dos ovos. Esses registros evidenciam que as desovas estão sujeitas à eventos de mortalidade que não estão, necessariamente, relacionados à competição entre machos e que podem não ser evitados pela presença do macho cuidador. Assim, mesmo que a guarda seja efetiva contra determinadas ameaças, sua atuação sobre riscos específicos pode não ser suficiente para produzir um aumento detectável na sobrevivência geral da prole. Talvez, estudos futuros com uma amostragem maior para cada tipo de desfecho dos ninhos possam detectar algum efeito do cuidado parental sobre a sobrevivência da prole em *B. faber*.

Em contraste, estudos em outras espécies indicam que o cuidado parental pode estar associado ao aumento da sobrevivência da prole e que seus benefícios podem depender das condições ambientais. Em *Leptodactylus* aff. *latrans* foi observado que, em corpos d'água contendo peixes predadores, os girinos somente atingiram a metamorfose quando estavam sob cuidado materno. Em ambientes sem esses predadores, entretanto, a presença da fêmea não foi indispensável para que os girinos completassem o desenvolvimento (Rodrigues et al., 2011). Em um estudo com a rã-de-vidro *Hyalinobatrachium cappellei*, que deposita ovos sobre folhas acima da água e exibe cuidado paternal, a presença do macho mostrou-se crucial para a sobrevivência da prole. Nessa espécie, a mortalidade na ausência do macho é de 80,5% e, como as desovas ficam expostas ao ar, uma das principais funções dos machos é mantê-las úmidas (Valencia-Aguilar et al., 2020). Esses resultados demonstram que os efeitos do cuidado parental dependem da biologia da espécie e do contexto ecológico em que são expressos. Em condições de maior pressão sobre a prole (e.g., presença de predadores), o cuidado pode exercer papel importante para a sobrevivência; entretanto, na ausência dessas ameaças, seus benefícios podem ser menos evidentes. Essa interpretação é compatível com nossos resultados, nos quais diferentes fontes de mortalidade, provavelmente, limitaram a

nossa capacidade de detectar um efeito geral da guarda sobre a sobrevivência das ninhadas de *B. faber*. No entanto, a ausência de efeito significativo do cuidado sobre a sobrevivência das ninhadas não permite concluir que esse comportamento seja desprovido de valor adaptativo. O cuidado parental facultativo em *Boana faber* pode representar uma estratégia cujo benefício depende do contexto ecológico e das ameaças às quais as ninhadas estão submetidas, podendo proporcionar vantagens em circunstâncias específicas ou atuar sobre componentes do sucesso reprodutivo que não foram diretamente mensurados neste estudo.

Os anfíbios anuros são os tetrápodes com a maior diversidade de modos reprodutivos, o que inclui diferentes locais de oviposição e formas de cuidado parental (Haddad & Prado, 2005; Schulte et al., 2020). No entanto, apesar dos trabalhos já realizados sobre fatores que podem influenciar a sobrevivência da prole de anuros em diferentes tipos de ninhos (e.g., Chambers et al., 2006; Juncá & Rodrigues, 2006; Valencia-Aguilar et al., 2020), este é o primeiro estudo a quantificar os efeitos das características dos ninhos e do cuidado paterno na sobrevivência da prole neste grupo de pererecas gladiadoras. Estudos sobre fatores que influenciam a sobrevivência da prole de anuros, além de contribuir para o entendimento sobre a evolução dos modos reprodutivos, são de extrema importância no contexto das mudanças climáticas, as quais tem afetado populações de anfíbios ao redor do mundo (Fischer 2023; Luedtke et al 2023).

5. Conclusão

Os resultados deste estudo demonstram que a sobrevivência das ninhadas de *Boana faber* pode ser afetada por fatores ambientais e a características estruturais dos ninhos, embora os efeitos variem de acordo com o conjunto de ninhadas considerado. Quando todas as ninhadas foram analisadas, a temperatura dos ninhos apresentou relação negativa com a sobrevivência. Entretanto, esse efeito não permaneceu significativo quando foram consideradas apenas as ninhadas com sobrevivência superior a zero. Nessa segunda análise, a composição do ninho apresentou efeito significativo sobre a sobrevivência, especificamente para os ninhos de composição mista (barro e vegetação), indicando que o material utilizado na construção pode influenciar a sobrevivência entre as ninhadas que apresentaram sobreviventes. A composição do ninho pode estar relacionada à sua capacidade de retenção de água, por exemplo. Também, a largura do ninho e a concentração de oxigênio na camada superficial da água apresentaram uma tendência de efeito sobre a sobrevivência da prole. Ninhos maiores tem maior volume de água e podem estar menos sujeitos à dessecação. Quanto ao oxigênio, sua maior concentração na superfície pode estar relacionada ao desenvolvimento embrionário, pois as desovas formam uma monocamada na superfície nos

primeiros dias e seu afundamento causa a mortalidade total da ninhada. Em conjunto, esses resultados sugerem que diferentes fatores estruturais e ambientais dos ninhos podem estar associados à sobrevivência da prole em diferentes circunstâncias. Estudos futuros, com experimentos laboratoriais, testando os efeitos dessas diferentes variáveis sobre o desenvolvimento e sobrevivência da prole desta e de outras espécies do grupo de *Boana faber*, podem elucidar a importância dessa estrutura para o sucesso reprodutivo.

A presença do macho cuidador, por sua vez, não esteve associada a um aumento geral da sobrevivência das ninhadas, nem aos diferentes desfechos observados (e.g., se desenvolver, afundar, secar). Entretanto, os registros comportamentais demonstraram que machos em guarda podem atuar diretamente na defesa dos ninhos contra a aproximação e a invasão por outros indivíduos. Assim, embora a guarda não tenha resultado em maior sobrevivência nas condições avaliadas neste estudo, sua função pode estar relacionada à proteção das ninhadas contra ameaças específicas, enquanto outras fontes de mortalidade podem limitar ou sobrepor seus possíveis benefícios. Também corroboramos que a guarda facultativa dos ninhos está relacionada à densidade de machos no sítio reprodutivo, i.e., quanto maior a densidade de machos, maior o número de cuidadores. Isso fortalece tanto observações de estudos anteriores, quanto deste, de que a guarda dos ninhos seja uma resposta ao aumento da competição entre machos por sítios reprodutivos. Além disso, o fato de o cuidado ocorrer por 1-2 dias, apenas quando a desova se encontra na camada de tensão superficial, pode ser uma evidência de que essa janela temporal seja crucial para a sobrevivência da ninhada e que, talvez, a guarda do macho seja importante para evitar a invasão por machos coespecíficos, com consequente afundamento da desova. Nossos resultados sobre a maior concentração de oxigênio na camada superficial da água do ninho sugerem que essa hipótese é plausível, necessitando ser testada com estudos experimentais.

Apesar da grande diversidade de estratégias reprodutivas dos anuros, incluindo diferentes locais de oviposição, diferentes ninhos e formas de cuidado parental, e do grande número de espécies na região Neotropical, estudos quantitativos sobre a influência de fatores ambientais e do cuidado parental na sobrevivência da prole são ainda escassos. Nosso estudo é o primeiro a avaliar os efeitos desses fatores na sobrevivência da ninhada em uma espécie de perereca gladiadora, cujos resultados contribuem para a compreensão dos comportamentos reprodutivos complexos nesse grupo de espécies.

6. Referências bibliográficas

Ackerman, J. T. & Eadie, J. M. 2003. Current versus future reproduction: an experimental test of parental investment decisions using nest desertion by mallards (*Anas platyrhynchos*). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 54:264–273.

Alves-Ferreira, G., Katzenberger, M., Fava, F. G., Costa, R. N., Carilo Filho, L. M. & Solé, M. 2023. Roundup Original DI® and thermal stress affect survival, morphology and thermal tolerance in tadpoles of *Boana faber* (Hylidae, Anura). **Ecotoxicology** 32:93–101.

Balon, E. K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada** 32(6):821–864.

Bernal, M. H. & Lynch, J. D. 2013. Thermal tolerance in anuran embryos with different reproductive modes: relationship to altitude. **The Scientific World Journal** 2013:183212.

Carrillo, J. F. C., Santana, D. J. & Prado, C. P. A. 2022. Body condition of females during tadpole attendance and its potential costs in a Neotropical foam-nesting frog (*Leptodactylus podicipinus*). **Ethology Ecology & Evolution** 35:208–221.

Chambers, J., Wilson, J. C., & Williamson, I. 2006. Soil pH influences embryonic survival in *Pseudophryne bibronii* (Anura: Myobatrachidae). **Austral Ecology** 31(1), 68e75.

Clutton-Brock, T. H. 1991. The evolution of parental care. **Princeton University Press**, Princeton.

Cribari-Neto, F. & Zeileis, A. 2010. Beta regression in R. **Journal of Statistical Software** 34(2):1–24.

Crump, M. L. 1995. Parental care. In: Heatwole, H. & Sullivan, B. K. (eds). **Amphibian Biology. Volume 2: Social Behaviour**. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, pp 518–567.

Deeming, D. C. 2023. Nest construction in mammals: a review of the patterns of construction and functional roles. **Philosophical Transactions of the Royal Society B** 378:20220138.

Doody, J. S., Freedberg, S. & Keogh, J. S. 2009. Communal nesting in reptiles and amphibians: evolutionary patterns and hypotheses. **The Quarterly Review of Biology** 84:229–252.

Faivovich, J., Haddad, C. F. B., Garcia, P. C. A., Frost, D. R., Campbell, J. A. & Wheeler, W. C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 294:1–240.

Ferrari, S. L. P. & Cribari-Neto, F. 2004. Beta regression for modelling rates and proportions. **Journal of Applied Statistics** 31(7):799–815.

Fischer, E. K. 2023. Form, function, foam: evolutionary ecology of anuran nests and nesting behavior. **Philosophical Transactions of the Royal Society B** 378:20220141.

Frost, D.R. 2026. **Amphibian Species of the World: an Online Reference**. Version 6.2 (accessed on 07 August 2026). Electronic Database accessible at https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001

Furness, A. I. & Capellini, I. 2019. The evolution of parental care diversity in amphibians. **Nature Communications** 10:4709.

Furness, A. I. & Capellini, I. 2022. The reproductive ecology drivers of egg attendance in amphibians. **Ecology Letters** 25(11):2500–2512.

Gomez-Mestre, I., Pyron, R. A. & Wiens, J. J. 2012. Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. **Evolution** 66:3687–3700.

Gross, M. R. 2005. The evolution of parental care. **The Quarterly Review of Biology** 80:37–46.

Haddad, C. F. B. & Prado, C. P. A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience** 55:207–217.

Haddad, C. F. B., Toledo, L. F. & Prado, C. P. A. 2008. **Anfíbios da Mata Atlântica: guia dos anfíbios anuros da Mata Atlântica**. Neotropica, São Paulo.

Hansell, M. H. 1993. The ecological impact of animal nests and burrows. **Functional Ecology** 7(1):5–12.

Hansell, M. 2005. **Animal architecture**. Oxford University Press, Oxford.

Hansell, M. 2007. **Built by animals: the natural history of animal architecture**. Oxford University Press, Oxford.

Instituto Socioambiental (ISA). 2026. **Unidades de Conservação no Brasil: Floresta Nacional de Capão Bonito**. (accessed on 10 August 2026). Electronic Database accessible at https://uc.socioambiental.org/arp/1298.

Juncá, F. A. & Rodrigues, M. T. 2006. The reproductive success of *Colostethus stepheni* (Anura: Dendrobatidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 41(1):9–17.

Klug, H. & Bonsall, M. B. 2010. Life history and the evolution of parental care. **Evolution** 64(3):823–835.

Klug, H., Alonzo, S. H. & Bonsall, M. B. 2012. Theoretical foundations of parental care. In: Royle, N. J., Smiseth, P. T. & Kölliker, M. (eds). **The evolution of parental care**. Oxford University Press, Oxford, pp 21–39.

Kluge, A. G. 1979. The gladiator frogs of Middle America and Colombia: a reevaluation of their systematics (Anura: Hylidae). **Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan** 688:1–24.

Kölliker, M., Smiseth, P. T. & Royle, N. J. 2012. Parent-offspring co-adaptation. In: Royle, N. J., Smiseth, P. T. & Kölliker, M. (eds). **The evolution of parental care**. Oxford University Press, Oxford, pp 285–303.

Lehtinen, R. M. & Nussbaum, R. A. 2003. Parental care: a phylogenetic perspective. In: Jamieson, B. G. M. (ed). **Reproductive biology and phylogeny of Anura**. Science Publishers, Enfield, pp 343–386.

Lima, M. S. C. S., Pederassi, J. & Souza, C. A. dos S. 2013. Ecological aspects of *Hypsiboas faber* (Anura, Hylidae) reproduction on the cove of Sítio Forte, Ilha Grande, Angra dos Reis, Brazil. **Comunicata Scientiae** 4(2):195–202.

Luedtke, J. A. et al. 2023. Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats. **Nature** 622:308–314.

Luza, A. L., Silva, E. R., Failace, D. M. & Colombo, P. 2015. Nest site selection by *Hypsiboas faber* (Anura, Hylidae) in southern Brazil. **Iheringia, Série Zoologia** 105(4):453–460.

Machado, G. & Macedo-Rego, R. C. 2023. Benefits and costs of female and male care in amphibians: a meta-analytical approach. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 290:20231759.

Mainwaring, M. C., Hartley, I. R., Lambrechts, M. M. & Deeming, D. C. 2014. The design and function of birds' nests. **Ecology and Evolution** 4(20):3909–3928.

Martins, M. & Haddad, C. F. B. 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the Smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia: Hylidae). **Amphibia-Reptilia** 9:49–60.

Martins, M. 1993a. Observations on nest dynamics and embryonic and larval development in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. **Amphibia-Reptilia** 14:411–421.

Martins, M. 1993b. Observations on the reproductive behaviour in the Smith frog, *Hyla faber*. **Herpetological Journal** 3:31–34.

Martins, M., Pombal, J. P. Jr. & Haddad, C. F. B. 1998. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. **Amphibia-Reptilia** 19(1):65–73.

Oberle, M., Salomon, S., Ehrmaier, B., Richter, P., Lebert, M. & Strauch, S. M. 2019. Diurnal stratification of oxygen in shallow aquaculture ponds in central Europe and recommendations for optimal aeration. **Aquaculture** 501:482–487.

Pinheiro, P.D.P.; Blotto, B.L.; Ron, S.R.; Stanley, E.L.; Garcia, P.C.A.; Haddad, C.F.B.; Grant, T.; Faivovich, J. 2022. Prepollex diversity and evolution in Cophomantini (Anura: Hylidae: Hylinae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 195: 995–1021.

R Core Team. 2026. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Ringler, E., Rojas, B., Stynoski, J. L. & Schulte, L. M. 2023. What amphibians can teach us about the evolution of parental care. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** 54:43–62.

Rodrigues, A. P., Giaretta, A. A., Silva, D. R. & Facure, K. G. 2011. Reproductive features of three maternal-caring species of *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) with a report on alloparental care in frogs. **Journal of Natural History** 45:2037–2047.

Royle, N. J., Alonzo, S. H. & Moore, A. J. 2016. Co-evolution, conflict and complexity: what have we learned about the evolution of parental care behaviours? **Current Opinion in Behavioral Sciences** 12:30–36.

Sargent, R. C. & Gross, M. R. 1985. Parental investment decision rules and the Concorde fallacy. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 17:43–45.

Schulte, L. M., Ringler, E., Rojas, B. & Stynoski, J. L. 2020. Developments in amphibian parental care research: history, present advances, and future perspectives. **Herpetological Monographs** 34(1):71–97.

Smiseth, P. T., Kölliker, M. & Royle, N. J. 2012. What is parental care? In: Royle, N. J., Smiseth, P. T. & Kölliker, M. (eds). **The evolution of parental care**. Oxford University Press, Oxford, pp 1–17.

Smithson, M. & Verkuilen, J. 2006. A better lemon squeezer? Maximum-likelihood regression with beta-distributed dependent variables. **Psychological Methods** 11(1):54–71.

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (ed). **Sexual selection and the descent of man**. Aldine, Chicago, pp 136–179

Vági, B., Végvári, Z., Liker, A., Freckleton, R. P. & Székely, T. 2019. Parental care and the evolution of terrestriality in frogs. **Proceedings of the Royal Society B** 286(1900):20182737.

Valencia-Aguilar, A., Rodrigues, D. J. & Prado, C. P. A. 2020. Male care status influences the risk-taking decisions in a glassfrog. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 74(7):84.

Wells, K. D. 2007. **The ecology and behavior of amphibians**. University of Chicago Press, Chicago.

Zweifel, R. G. 1977. Upper thermal tolerances of anuran embryos in relation to stage of development and breeding habits. **American Museum Novitates** 2617:1–21.