บทความปริทัศน์ (Review Article)

เทคนิคการฉวยโอกาสเข้าผสมพันธุ์ของตัวผู้ด้อย

สุปาณี เลี้ยงพรพรรณ*

Sneaking tactics for mating of subordinate males

Supanee Liengpornpan*

Faculty of Science, Thaksin University, Phatthalung Province 93210

* Correspondence to: supanee_33@hotmail.com

Naresuan Phayao J. 2018;11(3):76-81.

บทคัดย่อ

ตัวเมียส่วนใหญ่ผสมพันธุ์กับตัวผู้เด่นมากกว่าตัวผู้ด้อย เมื่อตัวผู้ด้อยไม่สามารถดึงดูดตัวเมียได้ด้วยตนเองก็ฉวยโอกาสแอบเข้าแย่งผสมพันธุ์ มีเทคนิคและกลยุทธ์เฉพาะในการฉวยโอกาสของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง ปลา สัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก และนก ความสำเร็จของการปฏิสนธิขึ้นอยู่กับการแข่งขันของอสุจิของนักฉวยโอกาสกับของตัวผู้เจ้าของตัวเมีย

คำสำคัญ: เทคนิคการฉวยโอกาส, ผสมพันธุ์, ตัวผู้ด้อย

Abstract

Females typically mate with dominant males than subordinate males. When subordinate males unable to attract females themselves, they sneak mating. There are specific sneaking tactics and strategies among invertebrate, fish, amphibian and bird. The fertilized success depends on sperm competition of sneaks and guards.

Keywords: Sneaking tactics, mating, subordinate males

บทนำ

บางสถานการณ์ตัวเมียเลือกผสมพันธุ์กับตัวผู้ด้อยมากกว่ากับตัวผู้เด่น อาจเป็นเพราะมีตัวผู้เด่นจำนวนน้อย ปัญหาสุขภาพ ก้าวร้าว หรือเลี้ยงลูกไม่เก่ง [1] อย่างไรก็ตามเมื่อพิจารณาโดยรวม ตัวผู้เด่นมีโอกาสได้ผสมพันธุ์กับตัวเมียมากกว่าตัวผู้ด้อย [2] ตัวผู้ด้อยผู้มีขนาดเล็กกว่าหรือมีอายุน้อยกว่าบางตัว ต้องใช้เทคนิคพิเศษเพื่อฉวยโอกาสเข้าแย่งผสมพันธุ์กับตัวเมียก่อนตัวผู้เด่น [3] สัตว์ผู้ฉกฉวยโอกาสแต่ละชนิดมีเทคนิคเฉพาะอันน่าสนใจและแตกต่างกัน

สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง

สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังกลุ่มด้วงปีกแข็งเจริญเป็นตัวผู้เด่นหรือตัวผู้ด้อย ขึ้นอยู่กับปริมาณอาหารที่ตัวหนอนกิน ยกตัวอย่าง ตัวหนอนของด้วงกว่าง (horned beetle - *Onthophagus acuminatus*) ผู้กินอาหารมากย่อมเจริญเป็นด้วงตัวใหญ่มีเขายาวกว่าตัวหนอนผู้กินอาหารน้อย พฤติกรรมการผสมพันธุ์ของด้วงกว่างเริ่มจาก เมื่อตัวเมียขุดโพรงดินใต้กองมูลสัตว์เข้าไปรอผสมพันธุ์ย่อมกระตุ้นให้เหล่าตัวผู้เด่นทั้งหลายต่อสู้กันที่ปากโพรง เพื่อแย่งชิงกันเข้าไปหาตัวเมีย ขณะเดียวกันตัวผู้ด้อยผู้ฉวยโอกาสแอบขุดโพรงดินเส้นทางใหม่ทะลุเชื่อมกับโพรงดินของตัวเมียผู้รออยู่ และรีบเข้าผสมพันธุ์กับตัวเมียก่อนตัวผู้เด่นรู้ตัว เป็นวิธีการช่วยเพิ่มความสำเร็จการสืบพันธุ์ของตัวผู้ด้อย [4]

คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยทักษิณ จังหวัดพัทลุง 93210

ตัวผู้เด่นของตัวต่อ (red paper wasp - *Polistes canadensis*) ใช้ขาถูท้อง เพื่อปลดปล่อยฟีโรโมนดึงดูดตัวเมียเข้าภายในอาณาเขตเพื่อผสมพันธุ์ แต่บางครั้งภายหลังปลดปล่อยฟีโรโมน ตัวผู้เด่นกลับออกจากบริเวณนั้น เปิดโอกาสให้ตัวผู้ด้อยผู้เฝ้ารอภายนอกเข้าไปผสมพันธุ์กับตัวเมีย [5]

ตัวผู้ด้อยของเห็บ (acarid mite - *Caloglyphus berlesei*) ชอบอยู่กลุ่มขนาดใหญ่ เมื่อตัวผู้เด่นหลายตัวต่อสู้กัน เมื่อตัวผู้เด่นส่วนหนึ่งตายย่อมเปิดโอกาสให้ผู้ตัวด้อยผสมพันธุ์มากขึ้น ตรงกันข้ามกลุ่มขนาดเล็กมีตัวผู้เด่นเพียงตัวเดียว ตัวผู้ด้อยมักถูกตัวผู้เด่นฆ่าตายและขาดโอกาสผสมพันธุ์ [6]

ตัวผู้ด้อยบางชนิดใช้วิธีเลียนแบบตัวเมียยกตัวอย่าง ไอโซพอดทะเลชนิดหนึ่ง (*Paracerceis sculpta*) ตัวผู้ส่วนมากจะใหญ่กว่าตัวเมียและผสมพันธุ์กับตัวเมียหลายตัวอยู่รวมกันเป็นฮาเร็ม ตัวผู้ด้อยจำนวนน้อยผู้มีขนาดเล็กใกล้เคียงกับตัวเมียมักเลียนแบบพฤติกรรมของตัวเมีย เข้าไปอยู่รวมกันเพื่อแอบแย่งผสมพันธุ์ [7] แสดงให้เห็นว่าตัวผู้ด้อยของสัตว์แต่ละชนิดต่างมีเทคนิคเฉพาะเพื่อให้การสืบพันธุ์ประสบความสำเร็จ

บางกรณีตัวผู้ด้อยไม่สามารถฉวยโอกาสเข้าผสมพันธุ์ได้ก่อน ต้องรอผสมพันธุ์ต่อจากตัวผู้เด่น ทว่าโอกาสประสบความสำเร็จน้อย ยกตัวอย่าง ตัวผู้เด่นของตัวต่อ (parasitoid wasp - *Trichogramma evanescens*) ผสมพันธุ์กับตัวเมียจนอสุจิหมด โดยผสมพันธุ์ซ้ำต่อเนื่องหลายครั้ง เพื่อให้ตัวเมียเก็บอสุจิของตัวผู้ด้อยผู้ผสมพันธุ์ต่อภายหลังได้น้อยลง [8] อย่างไรก็ตามการผสมพันธุ์กับตัวผู้หลายตัวอาจเกิดผลดีกับตัวเมียด้วย ยกตัวอย่าง เม่นทะเลตัวเมีย (sea urchin - *Heliocidaris erythrogramma*) ผู้ผสมพันธุ์กับตัวผู้หลายตัว เป็นการช่วยลดปัญหาเซลล์สืบพันธุ์เข้ากันไม่ได้ [9] ทำให้ขยายพันธุ์ได้มากขึ้น

แมลงบางชนิดไม่พบพฤติกรรมฉวยโอกาสผสมพันธุ์ ยกตัวอย่าง ด้วงมูล (dung beetle - *Onthophagus binodis Thunberg*) เนื่องจากด้วงชนิดนี้ไม่ต่อสู้เพื่อแย่งตัวเมีย ด้วงตัวผู้ทุกตัวมีโอกาสผสมพันธุ์กับตัวเมีย แต่มีขั้นตอนแตกต่างกัน ตัวผู้เด่นเกี้ยวพาราสีตัวเมียหลายตัว เพื่อประเมินขนาดตัวก่อนเลือกขึ้นผสมพันธุ์ ทำให้โอกาสผสมพันธุ์สำเร็จมากขึ้น ขณะที่ตัวผู้ด้อยไม่เกี้ยวพาราสี แต่ขึ้นผสมพันธุ์กับตัวเมียทันที ทำให้โอกาสผสมพันธุ์สำเร็จน้อย [10] เช่นเดียวกับผึ้ง communal bee (*Perdita portalis*) ตัวผู้ไม่ต้องต่อสู้เพื่อแย่งตัวเมีย เนื่องจากตัวผู้แต่ละกลุ่มมีบริเวณผสมพันธุ์แยกกันอย่างชัดเจน ตัวผู้เด่นผสมพันธุ์กับตัวเมียผู้อาศัยในรัง ขณะที่ตัวผู้ด้อยผสมพันธุ์กับตัวเมียผู้ออกหาอาหารนอกรัง [11] นอกจากนี้แมลงสาบชนิดหนึ่ง (*Nauphoeta cinerea*) ตัวผู้ด้อยผสมพันธุ์กับตัวเมียโดยปราศจากเทคนิคใด เนื่องจากตัวเมียบางตัวชอบผสมพันธุ์กับตัวผู้ด้อยผู้ไม่ก้าวร้าว [12]

ปลา

การผสมพันธุ์ของปลาเป็นการปฏิสนธิภายนอกและเกิดขึ้นค่อนข้างง่าย แต่เพื่อให้การผสมพันธุ์ประสบความสำเร็จมากขึ้น ตัวผู้ด้อยของปลาบางชนิดอาจมีพฤติกรรมการฉวยโอกาส โดยเข้าแย่งผสมพันธุ์กับตัวเมียโดยตรง หรือเป็นผู้ช่วยของตัวผู้เด่นก่อน แล้วหาโอกาสแย่งผสมพันธุ์ภายหลัง [13] ตัวผู้เด่นและตัวผู้ด้อยมีลักษณะแตกต่างกันอย่างชัดเจน ยกตัวอย่าง ตัวผู้เด่นของปลา Azorean rock-pool blenny (*Parablennius parvicornis*) มีปุ่มยึดสืบพันธุ์ (genital papilla) และต่อมบริเวณทวาร (anal gland) ขนาดใหญ่ มีฮอร์โมนแอนโดรเจนสูงกระตุ้นให้ตัวผู้เด่นแสดงพฤติกรรมสร้างรัง เกี้ยวพาราสี และดูแลไข่ ส่วนตัวผู้ด้อยมีปุ่มและต่อมดังกล่าวขนาดเล็ก มีฮอร์โมนแอนโดรเจนน้อยไม่สามารถแสดงพฤติกรรมเหมือนตัวผู้เด่น แต่จะแอบปล่อยอสุจิเข้าในรังของตัวผู้เด่นโดยตรง [14,15] หรือในรังซึ่งเจ้าตัวเป็นบริวารปกป้องรังจากตัวผู้เด่นอื่น จัดเป็นพฤติกรรมให้ความร่วมมือ (cooperative behavior) [13] บางครั้งนักฉวยโอกาสอาจถูกตัวผู้เด่นเจ้าของรัง หรือตัวผู้ด้อยอื่นทำร้าย [16] ทว่าคุ้มค่าเมื่อเปรียบเทียบกันโอกาสขยายพันธุ์ โดยไม่ใช้พลังงานแสดงพฤติกรรมทางเพศใด จัดเป็นพฤติกรรมปรสิต (parasitic behavior) [13] เช่นเดียวกับปลา plainfin midshipman fish (*Porichthys notatus*) ตัวผู้เด่นและตัวผู้ด้อยมีลักษณะและพฤติกรรมแตกต่างกันอย่างชัดเจน ตัวผู้เด่นตัวใหญ่กว่า สร้างเสียงดังกว่า สร้างรัง เกี้ยวพาราสี จับคู่ผสมพันธุ์ และดูแลไข่ ส่วนตัวผู้ด้อยไม่แสดงพฤติกรรมดังกล่าว นอกจากฉวยโอกาสแอบเข้ามาปฏิสนธิกับไข่ใน

รังของตัวผู้เด่น [17] การแสดงพฤติกรรมผสมพันธุ์แตกต่างระหว่างตัวผู้เด่นและตัวผู้ด้อยถูกควบคุมโดยระบบประสาท [18] และระบบต่อมไร้ท่อ ด้วยฮอร์โมน 11 ketotestosterone และ testosterone ตามลำดับ [19] พฤติกรรมกรรมฉวยโอกาสเช่นนี้ยังพบได้ในปลาน้ำจืด European bitterling (*Rhodeus sericeus*) [20]

ปลาตัวผู้ด้อยนักฉวยโอกาสบางชนิดประสบความสำเร็จผสมพันธุ์สูง ยกตัวอย่าง ตัวผู้ด้อยของปลา brook trout (*Salvelinus fontinalis*) สามารถผสมพันธุ์สำเร็จมากกว่าครึ่งหนึ่งของเหล่าปลาตัวผู้ เนื่องเพราะเมื่อตัวผู้เด่นจับคู่กับตัวเมียขนาดใหญ่ย่อมชักนำนักฉวยโอกาสจำนวนมากเข้าแก่งแย่งจนตัวผู้เด่นสู้ไม่ได้ ดังนั้นตัวผู้เด่นอาจเลือกผสมพันธุ์กับตัวเมียขนาดเล็กผู้นักฉวยโอกาสไม่สนใจ ทำให้ประสบความสำเร็จสืบพันธุ์มากกว่า อย่างไรก็ตามไข่ของปลาผู้ถูกปฏิสนธิโดยตัวผู้ด้อยตัวอื่นถูกนักฉวยโอกาสกินมากกว่าไข่ปฏิสนธิโดยตัวผู้เด่น **[21]** ทั้งนี้อาจเป็นการคัดเลือกเพื่อให้คุณภาพของประชากรรุ่นต่อไป อีกทั้งพฤติกรรมฉวยโอกาสอาจเปลี่ยนแปลงตามอายุ ยกตัวอย่าง ปลา bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) ผู้อาศัยในธรรมชาติ ตัวผู้เด่นผู้มีอายุ 7 ถึง 10 ปีต่อสู้เพื่อแย่งตำแหน่งสร้างรัง และตัวผู้ผู้ชนะอาจผสมพันธุ์กับตัวเมียหลายตัว เมื่อตัวเมียแต่ละตัวปล่อยไข่นับร้อยชุดลงสู่รังด้านล่าง นักฉวยโอกาสผู้มีอายุประมาณ 2 ปี มักแอบบริเวณขอบรังและพุ่งเข้าปล่อยอสุจิใส่ไข่กำลังตกลงทันที เมื่อนักฉวยโอกาสอายุ 4 ปี มักปลอมเป็นตัวเมียเข้าอยู่ในฮาเร็ม เพื่อสามารถปล่อยอสุจิใส่ไข่ง่ายขึ้น หากตัวผู้เด่นจับได้ก็จะไล่ฆ่านักฉวยโอกาส เมื่อวิเคราะห์ความเป็นพ่อของปลาจากข้อมูลทางพฤติกรรม พันธุกรรม และแบบจำลองทางคณิตศาสตร์ พบว่าอสุจิของนักฉวยโอกาสเข้าปฏิสนธิกับไข่ได้มากกว่าของตัวผู้เด่นเจ้าของรัง [22]

อย่างไรก็ตาม บางกรณีนักฉวยโอกาสไม่ประสบความสำเร็จเสมอไป ยกตัวอย่าง ปลาทะเล Mediterranean wrasse (*Symphodus ocellatus*) ตัวผู้เด่นเจ้าของรังจะไม่ปล่อยอสุจิออกมา หากปรากฏนักฉวยโอกาสจำนวนมากอยู่รอบรัง [23] เช่นเดียวกับตัวเมียไม่ยอมปล่อยไข่ หากมีนักฉวยโอกาสจำนวนมากรอแย่งปฏิสนธิ [24] ตัวผู้เด่นจึงประสบความสำเร็จสืบพันธุ์มากกว่า เมื่อทดลองนำเหล่านักฉวยโอกาสออกไปคงเหลือแต่ตัวผู้เด่น พบว่าอัตราการปล่อยไข่ของตัวเมียเพิ่มขึ้น 5 ถึง 8 เท่า กระนั้นการปราศจากนักฉวยโอกาสรอบรัง ไม่เป็นปัจจัยหลักให้ตัวเมียเลือกตัวผู้เด่น ทั้งนี้ปัจจัยหลักเลือกคู่ผสมพันธุ์ของตัวเมียประกอบด้วยอายุ ความสามารถป้องกันอันตราย หรือขนาดตัวของตัวผู้อันบ่งบอกคุณภาพลักษณะทางพันธุกรรม [25] เช่นเดียวกับตัวผู้ด้อยของปลา pygmy swordtail (*Xiphophorus nigrensis*) ผู้มียีนกำหนดพฤติกรรมกรรมฉวยโอกาสเข้าแย่งผสมพันธุ์กับตัวเมีย มักประสบความสำเร็จสืบพันธุ์น้อยกว่าตัวผู้เด่น [26] เมื่อเลี้ยงปลา poeciliid fish (*Limia perugiae*) ตัวผู้ทั้ง 3 ขนาดคือ ใหญ่ กลาง และเล็ก จำนวน 4 ตัวรวมกับปลาตัวเมีย 5 ตัว พบว่าลูกปลาทั้งหมดเป็นลูกของปลาตัวผู้ขนาดกลาง ไม่ปรากฏลูกปลาของตัวผู้ตัวใหญ่และตัวเล็กเลย แม้มีโอกาสเข้าแย่งผสมพันธุ์ได้ ทั้งนี้อาจเป็นเพราะตัวผู้ขนาดกลางมีทั้ง Y-linked gene และ autosomal repressor ซึ่งสามารถถ่ายทอดสู่ลูกตัวผู้ทุกขนาด [27]

ความชอบของปลาหางนกยูง (guppy - *Poecilia reticulata*) ตัวเมียผู้ปฏิสนธิภายในช่วยเพิ่มความสำเร็จสืบพันธุ์กับตัวผู้เด่นได้ เมื่อทดลองฉีดอสุจิปริมาณเท่ากันของตัวผู้สองตัวเข้าท่อนำไข่ของตัวเมีย พบว่าอสุจิจากตัวผู้ผู้มีสีสันสดใสและตัวเมียชอบ ปฏิสนธิกับไข่มากกว่าอสุจิจากตัวผู้ผู้มีสีซีดและตัวเมียไม่ชอบ แสดงว่าความชอบของตัวเมียก่อนผสมพันธุ์อาจมีผลต่อกลไกสรีรวิทยาภายในตัวเมียหลังผสมพันธุ์ [28] หรืออาจเกิดจากการแข่งขันกันของอสุจิ [29] หากตัวผู้เด่นเห็นนักฉวยโอกาสรอหลายตัว ก็จะฉีดอสุจิจำนวนมากเข้าไปภายในตัวเมีย เพื่อให้ประสบความสำเร็จสืบพันธุ์มากขึ้น [30] หากสิ่งแวดล้อมเปลี่ยนไปทำให้เสี่ยงได้รับอันตราย เช่น มีปลาหมอสีผู้ล่า [31] หรือแสงสว่างมากเกินทำให้ปลาหางนกยูงตัวผู้ผู้ฉวยโอกาสเข้าผสมพันธุ์กับตัวเมียทันที โดยไม่เกี้ยวพาราสีหรือรอให้ตัวเมียยอมรับ [32]

สัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก

กบปฏิสนธิภายนอกเช่นเดียวกับปลา ยกตัวอย่าง กบบลูฟร็อก (bullfrog - *Rana catesbeiana*) นักฉวยโอกาสผู้มีอายุประมาณหนึ่งปีก็สามารถเกี้ยวพาราสีกบตัวเมียได้ มักชอบเข้าขวางและแย่งผสมพันธุ์กับตัวเมียผู้ตัวผู้เด่นกำลังเกี้ยวพาราสี [33] รวมทั้งกบต้นไม้สีเขียว (green tree frog - *Hyla*

cinerea) มีนักฉวยโอกาสประมาณร้อยละ 16 ของประชากรกบในสระแห่งหนึ่งของประเทศจอร์เจียมักไม่ส่งเสียงร้อง การเฝ้าสังเกต 30 ครั้งพบว่านักฉวยโอกาสสามารถเข้าขวางกบตัวเมียผู้มีไข่ไม่ให้เข้าหาตัวผู้ผู้กำลังส่งเสียงร้อง สามารถแย่งผสมพันธุ์กับตัวเมียสำเร็จถึง 13 ครั้ง [34] เมื่อศึกษาประชากรคางคก (common toads - *Bufo bufo*) ในสระแห่งหนึ่ง ปรากฏตัวผู้มากกว่าตัวเมีย 4 ถึง 5 เท่า พบว่าการแข่งขันเพื่อแย่งตัวเมียสูงมาก เหล่านักฉวยโอกาสจำนวนมากกระจายตัวออกหาตัวเมีย ทั้งอยู่ใกล้และไกลแหล่งวางไข่ สร้างโอกาสพบและผสมพันธุ์กับตัวเมียมากขึ้น [35]

บางกรณีการผสมพันธุ์กับตัวผู้เพียงตัวเดียว ไม่ว่าตัวผู้เด่นหรือตัวผู้ด้อย ก็ทำให้ตัวเมียประสบความสำเร็จสืบพันธุ์มากกว่าการผสมพันธุ์กับตัวผู้หลายตัวในเวลาเดียวกัน ยกตัวอย่าง ไข่ของกบ myobatrachid (*Crinia georgiana*) ตัวเมียผู้ผสมพันธุ์กับตัวผู้เพียงตัวเดียวปฏิสนธิร้อยละ 96 และลดลงเหลือร้อยละ 68 และร้อยละ 64 เมื่อผสมพันธุ์กับตัวผู้ 2 ตัว และ 3 ตัวตามลำดับ คาดว่าการต่อสู้กันระหว่างตัวผู้ขณะผสมพันธุ์อาจรบกวนหรือขัดขวางการเคลื่อนที่ของอสุจิเข้าปฏิสนธิกับไข่ [36] และไข่ปฏิสนธิด้วยอสุจิจากตัวผู้หลายตัวพร้อมกันมีอัตราการอยู่รอดต่ำ แม้ว่าตัวผู้หลายตัวดูแลตัวอ่อนในเวลาเดียวกันก็ตาม [37]

นก

นกผู้มีการปฏิสนธิภายในมีพฤติกรรมของนักฉวยโอกาสอันน่าสนใจ ยกตัวอย่าง นกรัฟ (ruff - *Philomachus pugnax*) ตัวผู้เด่นตัวใหญ่ ขนสีดำและมีพฤติกรรมก้าวร้าวเพื่อปกป้องอาณาเขต ส่วนตัวผู้ด้อยตัวเล็ก ขนสีขาว และอยู่อย่างสงบ [38] ดังนั้นเพื่อเพิ่มโอกาสผสมพันธุ์ นกตัวผู้ด้อยยอมเข้าไปเป็นบริวารของตัวผู้เด่น ตัวผู้เด่นมักยอมรับและอนุญาตให้อยู่ในอาณาเขต เนื่องจากตัวเมียชอบและยอมผสมพันธุ์กับตัวผู้เด่นผู้มีบริวารจำนวนมาก หากแต่ตัวเมียเข้าหาตัวผู้เด่นช่วงต้นของฤดูผสมพันธุ์ หรือช่วงเพิ่งสร้างรังเสร็จ ขณะนั้นตัวผู้เด่นไม่พร้อมผสมพันธุ์ ทำให้ตัวผู้ด้อยสามารถฉวยโอกาสแย่งผสมพันธุ์แทน ทั้งตัวผู้เด่นและตัวผู้ด้อยต่างก็ได้รับประโยชน์ทั้งสองฝ่ายจากการอยู่ร่วมกัน [39] ต่างจากตัวผู้ด้อยบางตัวของนก pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) แม้ผ่านพ้นฤดูหนาวก็ไม่ได้ผลัดขนให้มีสีสันสดใส ทำให้ตัวผู้เด่นเข้าใจเป็นตัวเมีย จึงไม่ทำร้ายและปล่อยอยู่ใกล้ตัวเมีย กระนั้นตัวผู้ด้อยนักฉวยโอกาสกลับไม่สามารถผสมพันธุ์ เนื่องจากตัวเมียจำได้ว่าเป็นตัวผู้และรุมทำร้าย [40]

สรุป

แม้ว่าตัวผู้ด้อยสามารถใช้นานากลยุทธ์ฉวยโอกาสผสมพันธุ์กับตัวเมียก่อนตัวผู้เด่น ทว่าโอกาสของตัวผู้ด้อยประสบความสำเร็จสืบพันธุ์ขึ้นอยู่กับคุณภาพของอสุจิเกี่ยวกับ ความแข็งแรง อายุยืนยาว จึงมีโอกาสปฏิสนธิกับไข่มากกว่าอสุจิของตัวผู้เด่น

เอกสารอ้างอิง

1. Liengpornpan S. Disadvantages of dominant males. Thaksin University J. 2014;17(2):78-85.
2. Berglund A. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. Biol J Linnean Soc. 1996;58:385-99.
3. Gross MR. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. TREE. 1996;11(2):92-8.
4. Emlen DJ. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). Behav Ecol Sociobiol. 1997;41(5):335-41.
5. Polak M. Competition for landmark territories among male Polistes canadensis (L.) (Hymenoptera: Vespidae): large-size advantage and alternative mate-acquisition tactics. Behav Ecol. 1993;4(4):325-31.
6. Radwan J. The Adaptive Significance of Male Polymorphism in the acarid mite *Caloglyphus berlesei*. Behav Ecol Sociobiol. 1993;33(3):201-8.
7. Shuster SM, Wade MJ. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. Nature. 1991;350:608-610.
8. Damiens D, Boivin G. Why do sperm-depleted parasitoid males continue to mate? Behav Ecol. 2006;17(1):138-43.

9. Evans JP, Marshall DJ. Male-by-female interactions influence fertilization success and mediate the benefits of polyandry in the sea uechin *Heliocidaris erythrogramma*. Evolution. 2005;59(1):106-12.
10. Cook DF. Differences in courtship, mating and postcopulatory behaviour between male morphs of the dung beetle *Onthophagus binodis* Thunberg (Coleoptera: Scarabaeidae). Anim Behav. 1990;40(3):428-36.
11. Danforth BN. The morphology and behavior of dimorphic males in *Perdita portalis* (Hymenoptera: Andrenidae). Behav Ecol Sociobiol. 1991;29(4):235-47.
12. Moore AJ, Moore PJ. Balancing sexual selection through opposing mate choice and male competition. Proc Biol Sci. 1999;266(1420):711-6.
13. Taborsky M. Sneakers, satellites, and helpers: parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. Adv Study Behav. 1994;23:1-100.
14. Ros AFH, Bouton N, Santos RS, Oliveira RF. Alternative male reproductive tactics and the immunocompetence handicap in the Azorean rock-pool blenny, *Parablennius parvicornis*, Proc R Soc B. 2006;273(1589):901-9.
15. Oliveira RF, Carvalho N, Miranda J, Goncalves EJ, Grober M, Santos RS. The relationship between the presence of satellite males and nest-holders' mating success in the Azorean rock-pool blenny *Parablennius sanguinolentus parvicornis*, Ethology. 2002;108(3):223-35.
16. Santos RS, Nash RDM. Seasonal variations of injuries suffered by individuals of the Azorean rock-pool blenny (*Parablennius sanguinolentus parvicornis*), Copeia. 1996;1996(1):216-9.
17. Brantley RK, Bass AH. Alternative male spawning tactics and acoustic signals in the plainfin midshipman fish *Porichthys notatus* Girard (Teleostei, Batrachoididae). Ethology. 1994;96(3):213-32.
18. Bass A. Dimorphic male brains and alternative reproductive tactics in a vocalizing fish. Trends Neurosci. 1992;15(4):139-45.
19. Brantley RK, Wingfield JC, Bass AH. Sex steroid levels in *Porichthys notatus*, a fish with alternative reproductive tactics, and a review of the hormonal bases for male dimorphism among teleost fishes. Horm Behav. 1993;27(3):332-47.
20. Reichard M, Bryja J, Ondrackova M, Davidova M, Kaniewska P, Smiths C. Sexual selection for male dominance reduces opportunities for female mate choice in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). Mol Ecol. 2005;14(5):1533-42.
21. Blanchfield PJ, Ridgway MS. The cost of peripheral males in a brook trout mating system. Anim Behav. 1999;57(3):537-44.
22. Fu P, Neff BD, Gross MR. Tactic-specific success in sperm competition. Proc Biol Sci. 2001;268(1472):1105-12.
23. Alonzo SH, Warner RR. A trade-off generated by sexual conflict: Mediterranean wrasse males refuse present mates to increase future success. Behav Ecol. 1999;10(1):105-11.
24. Alonzo SH, Warner RR. Dynamic games and field experiments examining intra- and intersexual conflict: explaining counterintuitive mating behavior in a Mediterranean wrasse, *Symphodus ocellatus*. Behav Ecol. 2000;11(1):56-70.
25. van den Berghe EP, Wernerus F, Warner RR. Female choice and the mating cost of peripheral males. Anim Behav. 1989;38(5):875-84.
26. Zimmerer EJ, Kallman KD. Genetic basis for alternative reproductive tactics in the pygmy

swordtail, *Xiphophorus nigrensis*. Evolution. 1989;43(6):1298-307.

27. Erbelding-Denk C, Schroder JH, Schartl M, Nanda I, Schmid M, Epplen JT. Male polymorphism in Limia perugiae (Pisces: Poeciliidae). Behav Genet. 1994;24(1):95-101.
28. Evans JP, Zane L, Francescato S, Pilastro A. Directional postcopulatory sexual selection revealed by artificial insemination. Nature. 2003;421(6921):360-3.
29. Taborsky M. Sperm competition in fish: Bourgeois males and parasitic spawning. Trends Ecol Evol. 1998;13(6):222-7.
30. Parker GA. Sperm competition games: sneaks and extra-pair copulations. Proc R Soc Lond B. 1990;242(1304):127-33.
31. Godin JJ. Predation risk and alternative mating tactics in male Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). Oecologia. 1995;103(2):224-9.
32. Reynolds JD, Gross MD, Coombs MJ. Environmental conditions and male morphology determine alternative mating behavior in Trinidadian guppies. Anim Behav. 1993;45(1):145-52.
33. Howard RD. Alternative mating behaviors oh young male bullfrogs. Amer Zool. 1984;24:397-406.
34. Perrill SA, Gerhardt HC, Daniel R. Sexual parasitism in the green tree frog (*Hyla cinerea*). Science. 1978;200(4346):1179-80.
35. Davies NB, Halloday TR. Competitive mate searching in male common toads *Bufo bufo*. Anim Behav. 1979;27(Pt 4):1253-67.
36. Byrne PG, Roberts JD. Simultaneous mating with multiple males reduces fertilization success in the myobatrachid frog *Crinia Georgiana*. Proc Biol Sci. 1999;266(1420):717-21.
37. Byrne PG, Roberts JD. Does multiple paternity improve fitness of the frog *Crinia Georgiana*? Evolution. 2000;54(3):968-73.
38. Hoglund J, Lundberg A. Plumage color correlates with body size in the ruff (*Philomachus pugnax*). Auk. 1989;106(2):336-8.
39. van Rhijn J. Behavioural dimorphism in male ruffs, *Philomachus pugnax* (L.), Behaviour. 1973;47(34):153-229.
40. Slagsvold T, Saetre G. Evolution of plumage color in male pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): evidence for female mimicry. Evolution. 1991;45(4):910-7.