

พฤติกรรมการดูแลลูกของพ่อแม่แมลง : รูปแบบการลงทุนพิเศษเพื่อลูก Insect Parenting Behaviors: Forms of Extra Investment for Offspring

คณิศรา แม็กนุสเซน*

ภาควิชาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยมหาสารคาม
ตำบลขามเรียง อำเภอกันทรวิชัย จังหวัดมหาสารคาม 44150

Kanitsara Magnussen*

Department of Biology, Faculty of Science, Mahasarakham University,
Khamriang, Kantharawichai, Maha Sarakham 44150

บทคัดย่อ

พฤติกรรมการดูแลลูกของพ่อแม่แมลงเป็นการกระทำใด ๆ ที่พ่อแม่แสดงออกมาเพื่อเพิ่มโอกาสให้ลูกมีชีวิตรอดและสืบพันธุ์ต่อไปได้ พฤติกรรมของพ่อแม่จัดว่าเป็นการลงทุนพิเศษที่มีการใช้ต้นทุน คือ พลังงาน ความเสี่ยงอันตราย และโอกาสในการผลิตลูกในอนาคต เพื่อลงทุนให้กับผลประโยชน์ของลูกในรุ่นปัจจุบัน ในกลุ่มแมลง พฤติกรรมการดูแลลูกเกิดการปรับตัวทางวิวัฒนาการอย่างเป็นอิสระ ทำให้มีรูปแบบของพฤติกรรมที่มีความหลากหลาย จากการรวบรวมเอกสารสามารถจัดแบ่งรูปแบบของพฤติกรรมการดูแลลูกของพ่อแม่แมลงออกเป็น 9 รูปแบบ คือ (1) การเลือกตำแหน่งในการวางไข่ (2) การทำรังและการสร้างโพรง (3) การเฝ้าดูแลไข่ออกอยู่กับที่ (4) การนำไข่ติดตัวไปด้วย (5) การดูแลอ้อมบริโอบายในร่างกายของแม่ (6) การนำลูกอ่อนติดตัวไปด้วย (7) การจัดหาอาหารสำหรับเลี้ยงลูกอ่อน (8) การเฝ้าดูแลลูกอ่อน และ (9) การเฝ้าดูแลลูกที่โตเต็มวัย ซึ่งตัวอย่างของแมลงที่มีพฤติกรรมดูแลลูกในรูปแบบต่าง ๆ ได้นำเสนอรายละเอียดในบทความนี้

คำสำคัญ : พฤติกรรมการดูแลลูก; การลงทุนพิเศษ; การเฝ้าดูแลไข่; การเฝ้าดูแลลูกอ่อน; พ่อแม่แมลง

Abstract

Insect Parental behavior is any parental traits that enhance the chance of offspring surviving and reproductive successes. These parenting behaviors are the extra investment that parental care costs such as; energy, life-threatening risks, and the risk of offspring production in the future that would be invested for their offspring's benefits. In insect taxa, the evolution of parental care behaviors was adapted independently, so diverse forms of behaviors have been occurred. According to the previous references, the forms of insect parental behaviors have been classified

into 9 forms as follows: (1) oviposition-site selection, (2) nest building and burrowing, (3) egg attendance, (4) egg brooding, (5) embryo care within the mother's body, (6) offspring brooding, (7) food provision, (8) offspring attendance, and (9) care of mature offspring. Examples of parental behaviors in various forms of some insects are discussed in this article.

Keywords: parental care; extra investment; egg attendance; offspring attendance; insect parent

1. บทนำ

สัตว์ในกลุ่มแมลง (insect) ส่วนใหญ่จัดว่าเป็นพวก “ไข่แล้วทิ้ง” เนื่องจากพ่อแม่จะไม่มีพฤติกรรมการดูแลเลี้ยงดูลูกหลังจากการวางไข่ โดยเอมบริโอของแมลงในกลุ่มนี้จะได้รับอาหารจากไข่แดง (yolk) ที่อยู่ภายในไข่เท่านั้น และเมื่อลูกฟักออกมาพวกมันต้องช่วยเหลือและดูแลตัวเองเพื่อให้มีชีวิตรอดต่อไปได้ [1] ท่ามกลางเหล่าแมลงที่มีพฤติกรรมไข่แล้วทิ้ง นักพฤติกรรมศาสตร์ที่ศึกษาด้านแมลงได้รายงานว่ายังมีแมลงบางชนิดที่มีความเป็นพ่อแม่ที่ดี เช่นเดียวกับพ่อแม่ที่ดีของมนุษย์ โดยจะมีการจัดหาที่อยู่อาศัยที่ปลอดภัยให้กับลูก มีการจัดหาอาหารและปัจจัยต่าง ๆ ที่ทำให้ลูกเจริญเติบโตและสามารถดำรงชีวิตด้วยตัวเอง [2] คุณลักษณะของพ่อแม่แมลงที่มีพฤติกรรมการดูแลลูกเช่นเดียวกับสัตว์มีกระดูกสันหลังชั้นสูง และมีพฤติกรรมที่แตกต่างจากสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังโดยทั่วไป ทำให้พฤติกรรมการดูแลลูกของแมลงเป็นพฤติกรรมหนึ่งที่น่าสนใจ และศึกษามาตั้งแต่ในอดีตจนถึงปัจจุบัน จึงทำให้มีงานวิจัยที่เกี่ยวกับพฤติกรรมการดูแลลูกของแมลงตีพิมพ์ออกมาเป็นจำนวนมาก แต่จากการค้นเอกสารอ้างอิงในประเทศไทย พบเฉพาะรายงานการศึกษาในแมลงสังคมบางชนิดเท่านั้น [3-5] แต่การศึกษาพฤติกรรมของพ่อแม่แมลง (insect parent) ที่มีต่อลูกโดยตรงนั้นพบว่ายังมีข้อมูลน้อย ดังนั้นเพื่อเป็นการเพิ่มองค์ความรู้ในด้านพฤติกรรมของแมลง บทความนี้จึงมีวัตถุประสงค์ที่จะ

ประสงค์ที่จะทบทวนเอกสารที่เกี่ยวข้องกับพฤติกรรมการดูแลลูกของพ่อแม่แมลง โดยนำเสนอนิยาม การลงทุนในการมีลูก และรูปแบบการดูแลลูกที่พบในพ่อแม่แมลง

2. นิยามของพฤติกรรมการดูแลลูก

ทางชีววิทยา นิยามของพฤติกรรมการดูแลลูก (parental behavior, parental care) คือ การกระทำหรืออุปนิสัยใด ๆ ที่พ่อแม่แสดงออกมาหลังการปฏิสนธิของไข่ เพื่อช่วยเหลือและสนับสนุนให้ลูกมีชีวิตรอดและเจริญเติบโตจนสืบพันธุ์ต่อไปได้ [6-8] โดยภายใต้ นิยามกว้าง ๆ นี้ ทำให้ทุกรูปแบบของพฤติกรรมที่เกี่ยวข้องกับลูกทั้งก่อนและหลังการวางไข่ เช่น การหาตำแหน่งในการวางไข่ การสร้างรัง การเตรียมอาหาร การขจัดของเสีย การเฝ้าดูแลรัง การดูแลปกป้องไข่และลูกอ่อน จัดว่าเป็นส่วนหนึ่งของพฤติกรรมในการดูแลลูก [9-11]

3. การลงทุนในการมีลูก

การศึกษาด้านวิวัฒนาการของพฤติกรรมการดูแลลูกของสัตว์จัดเป็นกลยุทธ์ทางพฤติกรรมและเป็นการปรับตัวทางวิวัฒนาการที่เกิดขึ้นในสัตว์บางชนิด ซึ่งทำให้เกิดการลงทุนของพ่อแม่ในการมีลูก (parental investment) โดยมีเป้าหมายในการลงทุน คือ เพื่อให้ลูกรอดชีวิตและสืบพันธุ์ต่อไปได้ (ฟิตเนส, fitness) กลยุทธ์ของสัตว์ในกลุ่มนี้จึงมีความพยายามมากขึ้นที่จะ

ลงทุนกับลูกที่มีจำนวนน้อย และเพื่อให้ลูกแต่ละตัวมีโอกาสมากที่สุดที่จะมีชีวิตรอด การศึกษาพฤติกรรมสัตว์ได้นำหลักการวิเคราะห์การลงทุนและผลประโยชน์ (cost-benefit analysis) มาใช้ในการอธิบายระดับการแสดง ออกของพฤติกรรมของพ่อแม่ที่มีต่อลูก ตามหลักการนี้ได้เปรียบเทียบพฤติกรรมของพ่อแม่ที่ทำเพื่อลูกเป็นการลงทุน โดยต้นทุนหรือค่าใช้จ่าย (cost) หมายถึง พลังงาน เวลา ความเสี่ยงต่อชีวิต และโอกาสในการมีลูกรุ่นต่อไป [12]

การลงทุนของพ่อแม่แมลงในการมีลูกไม่ได้เริ่มหลังการปฏิสนธิเท่านั้น แต่การลงทุนเริ่มตั้งแต่การใช้พลังงานและทรัพยากรต่าง ๆ ในการสร้างเซลล์ไข่ (egg cell) และเซลล์อสุจิ (sperm cell) ซึ่งแมลงส่วนใหญ่พบว่าพ่อแม่จะมีการลงทุนในการสร้างเซลล์สืบพันธุ์เท่านั้น เพราะหลังจากการผสมพันธุ์และวางไข่พ่อแม่จะไม่มีพฤติกรรมในการดูแลลูกอีกต่อไป จากกรณีนี้จะเห็นว่าการลงทุนของพ่อแม่ได้จบลงหลังการปฏิสนธิของไข่หรือหลังจากการวางไข่ ดังนั้นพฤติกรรมในการดูแลลูกหลังการวางไข่จึงจัดว่าเป็นการลงทุนพิเศษ (extra investment) นอกเหนือไปจากการลงทุนในการสร้างเซลล์สืบพันธุ์ [13]

4. รูปแบบของพฤติกรรมกรรมการดูแลลูก : รูปแบบการลงทุนพิเศษเพื่อลูก

การลงทุนพิเศษเพื่อลูกในแมลงแต่ละสปีชีส์ได้มีวิวัฒนาการผ่านกระบวนการคัดเลือกโดยธรรมชาติมาอย่างยาวนาน และการวิวัฒนาการของพฤติกรรมกรรมการดูแลลูกในแมลงจัดว่าเป็นวิวัฒนาการแบบเป็นอิสระ โดยไม่ได้เกิดวิวัฒนาการของพฤติกรรมตามการจัดลำดับทางอนุกรมวิธานหรือสายวิวัฒนาการ ทำให้พฤติกรรมกรรมการดูแลลูกเกิดขึ้นแบบสุ่มในแมลงหลายสปีชีส์ในหลายกลุ่ม และแต่ละสปีชีส์มีการปรับพฤติกรรมอย่างมีแบบแผนที่มีความเฉพาะเจาะจง จึง

ทำให้เกิดแบบแผน (pattern) ของการดูแลลูกที่มีความหลากหลายมาก [11] ซึ่งจากรายงานพบว่ามีแมลงประมาณ 100 สปีชีส์ ใน 50 วงศ์ (family) ใน 13 อันดับ (order) ที่มีวิวัฒนาการของพฤติกรรมกรรมการดูแลลูก [7,13,14] ดังนั้นแบบแผนพฤติกรรมของแต่ละสปีชีส์จะมีอย่างน้อย 100 แบบ ซึ่งไม่สามารถรวบรวมแบบแผนของทั้งหมดไว้ในบทความนี้ อย่างไรก็ตามการรวบรวมเอกสารสามารถจัดแบ่งรูปแบบ (form) ของพฤติกรรมกรรมการดูแลลูกที่พบในพ่อแม่แมลงเป็น 9 รูปแบบ ดังต่อไปนี้

4.1 การเลือกตำแหน่งในการวางไข่ (oviposition-site selection)

เป็นรูปแบบหนึ่งของพฤติกรรมดูแลลูกของแมลงที่แม่จะมีการลงทุนพิเศษในการเลือกหาตำแหน่งในการวางไข่อย่างเฉพาะ เจาะจง (nonrandom choice) ซึ่งจะรวมถึงการเลือกพื้นที่ในการสร้างรัง โพรง รู โฮสต์ หรืออาณาเขตในการวางไข่ [10] Wasserberg และคณะ (2013) รายงานว่าสัตว์ที่ไม่มี การดูแลลูกหลังการวางไข่ อาจต้องตัดสินใจเลือกทำเลที่เหมาะสมที่สุดเพื่อเพิ่มฟิตเนสของลูก [15] การเลือกตำแหน่งในการวางไข่จะช่วยเพิ่มฟิตเนสของลูกด้วยการลดความเสี่ยงจากผู้ล่า ตัวเบียน หรือแมลงที่วางไข่แบบกาฝาก (brood parasite insect) และเพื่อให้แน่ใจว่าไข่จะพัฒนาในสถานที่ที่มีปัจจัยทางกายภาพที่เหมาะสม หรือเมื่อลูกฟักออกมาจะสามารถเข้าถึงแหล่งที่อยู่อาศัยและแหล่งอาหารได้ง่าย ซึ่งจะช่วยให้ลูกสามารถซ่อนตัวจากผู้ล่าและมีอาหารสำหรับการเจริญ และพัฒนาอย่างเพียงพอที่จะมีชีวิตรอดต่อไปได้ [10] แมลงแต่ละสปีชีส์จะเลือกตำแหน่งในการวางไข่ที่แตกต่างกัน เช่น ตัวเมียของมวนไข่ทอง (golden egg bug, *Phyllomorpha laciniata*) ชอบวางไข่ไว้บนลำตัวของแมลงในสปีชีส์เดียวกัน (conspecific) (รูปที่ 1A) ความชอบนี้ทำให้ตัวเมียมีความสำเร็จทางการ

สืบพันธุ์สูงขึ้น เพราะว่าไข่ที่วางไว้จะขนไปกับแมลงในสปีชีส์เดียวกัน ซึ่งพบว่าจะมีอัตราการรอดสูงกว่าไข่ที่วางทิ้งไว้บนพืชหรือบนแหล่งอื่น ๆ [10] แตนเบียน (*Megarhyssa atrata*) ตัวเมียจะเลือกวางไข่ในตัวอ่อนของตัว Sawfly xylophagous (*Tremex columba*) โดยตัวเมียจะใช้อวัยวะวางไข่ (ovipositor) เจาะแทงเข้าไปในเนื้อไม้ประมาณ 14 เซนติเมตร เพื่อวางไข่ในตัวอ่อนของโฮสต์ (รูปที่ 1B) ซึ่งการเลือกตำแหน่งที่เฉพาะเจาะจงนี้แมลงต้องใช้งบประมาณสูงในการหมุนทอวางไข่และการใช้เอนไซม์ ไลติกในการย่อยเนื้อไม้ อย่างไรก็ตาม ลูกของพวกมันจะปลอดภัยจากผู้ล่าและมีอาหารกินอย่างเพียงพอจนเจริญเป็นตัวเต็มวัย [10] ยุงรำคาญ (*Culiseta longiareolata*) ตัวเมียจะหลีกเลี่ยงการวางไข่ในบ่อที่มีการอาศัยของผู้ล่าที่กินตัวอ่อนเป็นอาหาร (larva predator) [10] เช่นเดียวกับยุงลายสวน (*Aedes albopictus*) ที่อัตราการวางไข่จะขึ้นอยู่กับระดับปริมาณอาหารและการมีอยู่ของผู้ล่า [15]

การเลือกตำแหน่งในการวางไข่ของแมลงตัวเมียอาจขึ้นอยู่กับระดับปัจจัยที่แตกต่างกัน เช่น Tjørnløv และคณะ (2015) ศึกษาพบว่าผีเสื้อ marsh fritillary (*Euphydryas aurinia*) ตัวเมียจะเลือกวางไข่บนด้านท้องใบของต้น Devil's-bit (*Succisa pratensis*) และเลือกพื้นที่ในการวางไข่ในบริเวณหย่อมที่มีต้น Devil's-bit ขึ้นอยู่อย่างหนาแน่นที่สุด ซึ่งตำแหน่งในการเลือกวางไข่วัดได้จากจำนวนของรังเส้นใย (web nest) ที่กลุ่มตัวหนอนสร้างขึ้น การเลือกตำแหน่งที่มีพืชอาศัยขึ้นอยู่อย่างหนาแน่นกว่าบริเวณอื่นในหย่อมเดียวกันจะส่งผลให้ตัวอ่อนมีอาหารกินอย่างเพียงพอในช่วงเวลาสั้น ๆ ก่อนที่จะเข้าจำศีลในฤดูหนาว (pre-hibernation) และการเลือกวางไข่ด้านท้องใบจะมีผลในการหลบซ่อนจากผู้ล่า ซึ่งการเลือกตำแหน่งวางไข่เหล่านี้จะมีส่วนช่วยในการเพิ่มฟิตเนส

ของลูก [16] อย่างไรก็ตาม ในบางกรณีรูปแบบนี้อาจไม่ได้มีผลโดยตรงต่อฟิตเนส ของลูกโดยตรง เช่น จากการศึกษาพฤติกรรมการหาที่วางไข่ของผีเสื้อกลางคืน Grass miner (*Chromatomyia nigra*) ซึ่งให้เห็นว่าตัวเมียอาจชอบวางไข่ในที่ที่ปลอดภัยสำหรับพวกมันเองมากกว่าสำหรับลูก ซึ่งเหตุผลในการเลือกตำแหน่งวางไข่อาจเพื่อเพิ่มฟิตเนสของตัวมันเองเท่านั้น ดังนั้น การศึกษานี้ทำให้เห็นว่ารูปแบบพฤติกรรมในการเลือกตำแหน่งในการวางไข่ที่เฉพาะเจาะจงนี้อาจไม่ใช่รูปแบบของการดูแลลูกของแมลงทุกสปีชีส์ที่ออกลูกเป็นไข่ [10]

4.2 การทำรังและการสร้างโพรงเพื่อเป็นที่อยู่ให้กับลูก (nest building and burrowing)

เป็นรูปแบบหนึ่งของพฤติกรรมการดูแลลูกที่พ่อแม่จะมีการลงทุนพิเศษในการสร้างที่อยู่อาศัยให้กับลูก เช่น การสร้างรัง รู โพรง การสร้างที่อยู่จะมีส่วนช่วยในการเพิ่มฟิตเนสของลูก เนื่องจากช่วยในการซ่อนไข่และลูกจากการพบของศัตรู และช่วยปรับสภาพแวดล้อมทางกายภาพที่เหมาะสมให้กับลูก ตัวอย่าง เช่น ต่อ Mud-dauber wasps (*Trypoxylon politum*) ตัวเมียจะสร้างรังจากดินโคลน ซึ่งตัวเมียจะต้องใช้เวลาในการขุดดินและนำมาสร้างรังก่อนที่จะมีการวางไข่ ส่วนตัวผู้จะมีหน้าที่ในการปกป้องรังและป้องกันอันตรายให้กับตัวเมียในขณะที่สร้างรัง [17] ในแมลงอื่น ๆ รังอาจสร้างจากวัสดุที่มาจากพืช เช่น ตัวเมียของต่อในวงศ์ย่อย Polistinae จะใช้กระดาษที่ได้จากส่วนของใบพืชในการสร้างรัง แมลงหางหนีบยุโรป (*Forficula auricularia*) มักสร้างรังใต้ขอนไม้หรือใต้หินก่อนการวางไข่โดยการใช้ขาหน้าขุดดินให้เป็นแอ่งเล็ก ๆ [18] (รูปที่ 1C) พ่อแม่แมลงบางชนิดจะสร้างรังจากวัสดุที่พวกมันผลิตขึ้นมาเอง เช่น แมลงปั่นใย Webspinner (*Antipularia urichi*) ตัวเมียจะสร้างเส้นใยคล้ายเส้นไหม (silk) ขึ้นมาปกคลุมพื้นที่ก่อนการ

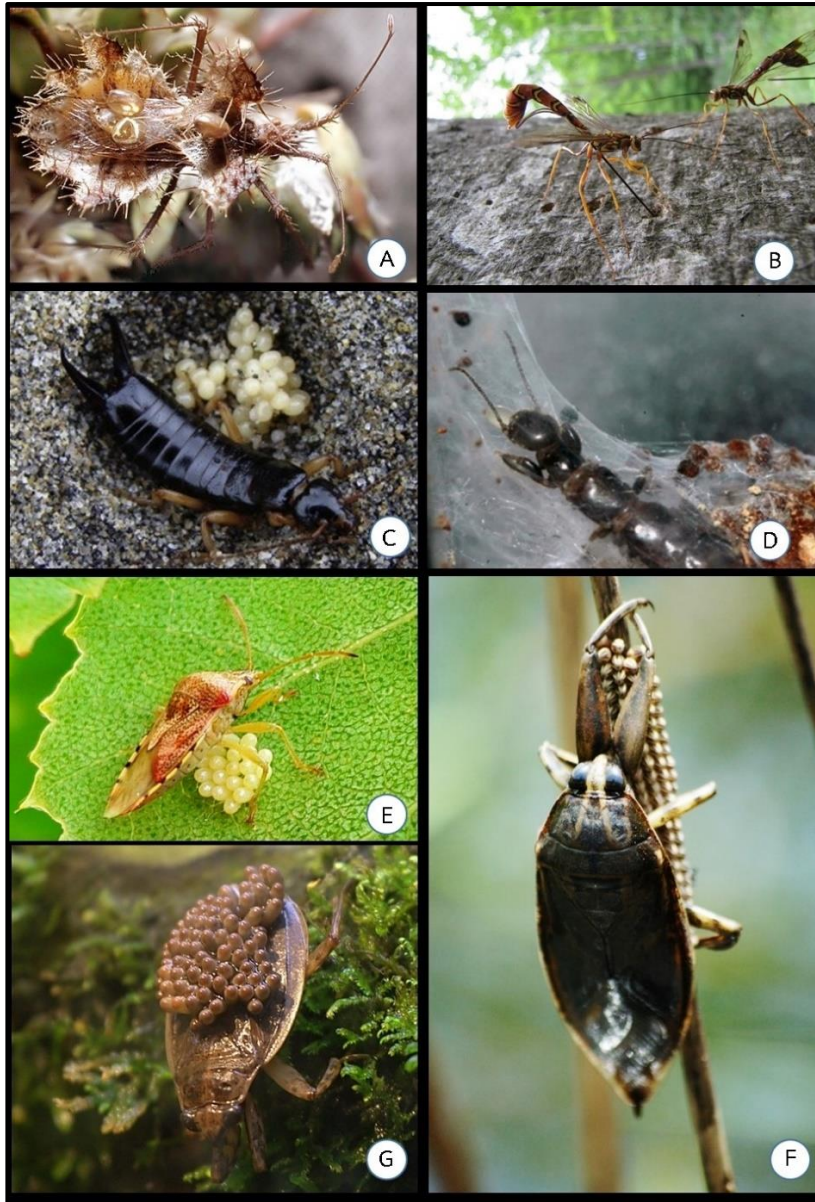


Figure 1 Examples of insect parental behaviors; A. Female golden egg bug (*P. laciniate*) lays eggs on other members of its species [25]; B. Female parasitic wasp (*M. atrata*) lays eggs inside of the larvae of Xylophagous sawfly (*T. Columba*) [26]; C. European earwig nest (*F. auricularia*), the female lays eggs in a burrow dug in the soil [27]; D. Web spinners use silk to build nests and tunnels under some leaf litter or bark [28]; E. Parent bug (*E. grisea*) guards the egg mass until the nymph has hatched [29]; F. Giant water bug male (*K. deyrolli*) guards the egg mass [31]; G. Ferocious water bug (*A. herberti*) carries eggs on the back [30].

วางไข่ (รูปที่ 1D) ตัว Salt-marsh (*Bledius spectabilis*) ตัวเมีย จะขุดโพรงลงไปใต้ดินริมชายหาด โพรงจะแบ่งเป็นห้องเล็ก ๆ ห้องที่ขุดลึกลงไปจะช่วยป้องกันไข่และลูกอ่อนจากน้ำท่วมในช่วงที่ระดับน้ำทะเลสูง [10] นอกจากนี้การสร้างรังยังพบในแมลงสาบในสกุล *Cryptocercus* ซึ่งพ่อแม่จะช่วยกันสร้างรังในท่อนไม้ที่ผุพังเพื่อเป็นที่อยู่ให้กับลูก [19]

4.3 การเฝ้าดูแลไข่ (egg attendance)

เป็นรูปแบบหนึ่งของพฤติกรรมดูแลลูก ที่พ่อแม่จะมีการลงทุนพิเศษโดยยังคงอยู่ดูแลไข่ในตำแหน่งที่วางไข่ (natal site) การเฝ้าดูแลไข่เป็นรูปแบบพื้นฐานที่สุดของพฤติกรรมดูแลลูกของพ่อแม่ หลังการวางไข่ (post oviposition care) ซึ่งเป็นปฏิสัมพันธ์ระหว่างพ่อแม่กับลูกโดยตรง การเฝ้าดูแลไข่พบได้ส่วนใหญ่ในกลุ่มแมลงหางหนีบ (earwig) มวน (hemipteran) และด้วงปีกแข็ง (beetle) และอาจพบได้บ้างในกลุ่มแมลงสาบ เพลี้ยไฟ (thrips) ผีเสื้อกลางคืนและกลางคืน (lepidopteran) และเหาหนังสือ (psocids) การเฝ้าดูแลไข่จะช่วยในการเพิ่มฟิสเนตของลูก โดยพ่อแม่จะช่วยปกป้องไข่จากผู้ล่า ตัวเบียน จุลินทรีย์ การกินไข่ของลูกที่ฟักออกมาก่อน (egg cannibalism) และสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม ได้แก่ การสูญเสียความชื้น (desiccation) น้ำท่วม (flooding) และการขาดออกซิเจน (hypoxia) เป็นต้น ตัวอย่างพฤติกรรมของแมลงที่มีการเฝ้าดูแลไข่ เช่น ในต่อล่าแมงมุม (spider-hunting wasp, *Trypoxylon superbum*) หลังจากตัวเมียวางไข่ลงบนโฮสต์ และทำการปิดรัง ตัวผู้เท่านั้นที่ยังคงอยู่เพื่อปกป้องรังและไข่จากตัวเบียนและมดตัวหัว [10] การเฝ้าไข่ยังพบในมวนหลายชนิด เช่น มวน parent bug (*Elasmucha grisea*) หลังการวางไข่ตัวเมียจะยืนเฝ้าเหนือกลุ่มไข่และจะเฝ้าดูแลไข่นานกว่านิมฟ์จะฟักออกมา [20] (รูปที่ 1E) ในแมลงดานา (giant water bug, *Kirkaldyia*

deyrolli และ *Lethocerus medius* (Guerin) หลังจากที่ตัวเมียวางไข่บนพืชที่อยู่เหนือผิวน้ำ ตัวผู้เท่านั้นที่ยังคงอยู่เฝ้าไข่ ปกป้องไข่จากผู้ล่า [21,22] (รูปที่ 1F) เพลี้ยกระโดด (*Publilia concave*) ตัวเมียจะอยู่เฝ้าดูแลไข่ การทดลองพบว่าหากเอาแม่ออกไป อัตราการฟักไข่จะลดลง แต่การฟักของไข่จะสูงขึ้นกว่า 2 เท่า เมื่อยังมีแม่อยู่เฝ้าดูแลไข่ [10] และในแมลงหางหนีบยุโรป (*F. auriculata*) ตัวเมียจะอยู่เฝ้าดูแลไข่และทำความสะอาดโดยเอารากที่เกาะอยู่บนไข่ออก [18]

4.4 การขนไข่ไปด้วย (egg brooding, egg carrying)

เป็นรูปแบบหนึ่งของพฤติกรรมดูแลลูกที่พ่อแม่จะมีการลงทุนพิเศษ โดยการนำกลุ่มไข่ที่ได้รับ การปฏิสนธิแล้วติดตัวไปด้วย ซึ่งแมลงบางชนิดจะบรรทุกไข่ไว้ภายนอกร่างกาย ตัวอย่าง เช่น แมลงดาสวน (*Abedus herberti*) ตัวเมียจะวางไข่ติดลงบนหลังของตัวผู้ (รูปที่ 1G) ซึ่งต่อมาไข่จะเคลื่อนย้ายไปพร้อมกับตัวผู้ซึ่งจะใช้เวลาในการยกหลังของมันขึ้นลงกับน้ำ เพื่อเพิ่มออกซิเจนและรักษาความชื้นให้กับไข่ การนำไข่ติดตัวไปด้วยจะช่วยปกป้องไข่จากผู้ล่า ตัวเบียน และสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสมซึ่งจะคล้ายกับการเฝ้าดูแลไข่ [23] แต่ในกรณีนี้อาจให้ประโยชน์มากกว่ารูปแบบการเฝ้าดูแลไข่ เพราะรูปแบบการขนไข่ไปด้วยยอมให้พ่อแม่เคลื่อนที่ไปได้โดยไม่ต้องทิ้งกลุ่มไข่ ยิ่งไปกว่านั้นการขนไข่อาจใช้การลงทุนต่ำกว่าการเฝ้าดูแลไข่ ที่จะยอมให้พ่อแม่หาอาหารได้ในขณะที่ขนไข่ไปด้วย และยังสามารถเคลื่อนย้ายไข่ไปยังสภาวะที่เหมาะสมกับการฟักตัวของตัวอ่อนดีกว่าแมลงที่เฝ้าอยู่กับที่ [11] ในแมลงบางชนิดจะมีการสร้างถุงใส่ไข่ (egg sac) และนำติดตัวไปด้วย ซึ่งอาจบรรทุกไข่ไว้ภายนอกหรือภายในร่างกาย [14] ตัวอย่าง เช่น แมลงสาบเยอรมันที่ออกลูกเป็นไข่ (oviparous

German cockroach, *Blattella germanica*) ตัวเมียจะชนกลุ่มไข่ซึ่งอยู่ภายในฝักไข่ (oothecae) ติดตัวไปด้วยจนกระทั่งตัวอ่อนฟักออกมา โดยตัวเมียแต่ละตัวจะมีฝักไข่ 1 ฝัก ติดอยู่ที่บริเวณด้านท้ายลำตัว (รูปที่ 2A) การชนฝักไข่ไปด้วยจัดว่าเป็นการลงทุนพิเศษอย่างหนึ่งของแม่แมลงสาบ เพราะในช่วงที่มีการชนฝักไข่แม่จำเป็นต้องใช้พลังงานในการเคลื่อนที่มากขึ้น และการมีฝักไข่ที่มีขนาดใหญ่และมีน้ำหนักมากอาจส่งผลให้เกิดความเสี่ยงต่ออันตรายจากผู้ล่าหรือตัวเบียนมากขึ้น นอกจากนี้กระบวนการขนส่งน้ำจากตัวเมียไปยังผนังของถุงไข่ในช่วงการเจริญของเอมบริโอพบว่ามี ความสำคัญมาก เพราะหากมีความชื้นต่ำในช่วงแรกจะทำให้ถุงไข่ไม่สามารถยึดติดกับท้ายลำตัวของแม่ ซึ่งจะทำให้เอมบริโอไม่สามารถพัฒนาต่อไปได้ นั่นหมายถึงแม่จะต้องพยายามรักษาสสมดุลของน้ำ (water balance) ระหว่างตัวของมันเองและถุงไข่ให้เหมาะสม การลงทุนนี้จะช่วยให้ลูกมีพิitenสูงชัน เนื่องจากไข่ได้รับการปกป้องจากถุงไข่ที่อยู่ติดไปกับแม่ และน้ำที่ส่งผ่านจากท้ายลำตัวของแม่ไปยังฝักไข่จะส่งผลต่อการพัฒนาการของเอมบริโอ [24]

4.5 การดูแลเอมบริโอภายในร่างกายของแม่ (embryo care within the mother's body)

เป็นรูปแบบการดูแลลูกที่แม่แมลงเท่านั้น จะมีการลงทุนพิเศษในการดูแลและเลี้ยงดูลูกภายในร่างกาย รูปแบบนี้คล้ายกับการตั้งครรภ์ (pregnancy) ของสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนม ซึ่งเอมบริโอจะได้รับอาหารจากแม่ผ่านทางเนื้อเยื่อหรืออวัยวะพิเศษภายในช่องสืบพันธุ์หรือช่องลำตัวของแม่ ในแมลงบางชนิดพบว่าแม่มีการหาอาหารเพื่อมาบำรุงเอมบริโอ (embryonic provisioning) รูปแบบการดูแลของแม่ในช่วงการพัฒนาการของเอมบริโอเรียกว่า มาร์โทรโทรฟี (matrotrophy) ซึ่งเป็นรูปแบบที่เอมบริโอจะบำรุงครั้งแรกจากแหล่งอื่นที่ไม่ใช่ไข่แดง แมลงที่มีภาวะตั้งครรภ์

หรือมีเอมบริโอเจริญอยู่ภายในตัวของแม่จะออกลูกเป็นตัว (viviparity) รูปแบบนี้พบได้ในแมลงบางสปีชีส์ในกลุ่มแมลงชีปะขาว (mayfly) แมลงหางหนีบ เหาหนังสือ เพลี้ยไฟ แมลงสาบ มวน แมลงช้างปีกใส (neuropteran) ตัวงักแข็ง ผีเสื้อ และแมลงวัน [9,32] ยกตัวอย่าง เช่น แมลงสาบ (*Diploptera punctata*) จะตั้งครรรภ์ประมาณ 60 วัน โดยตัวอ่อนจะกินของเหลวคล้ายน้ำนม (milk like secretion) ที่อยู่บนถุงหุ้มตัวอ่อน (brood sac) และการดูแลของแม่จะจบลงหลังลูกเกิด [33] (รูปที่ 2B) ในแมลงวัน tsetse fly ของสกุล *Glossina* จะตั้งครรรภ์ลูกเพียงตัวเดียว โดยตัวอ่อนจะกินของเหลวที่อยู่ในช่องสืบพันธุ์ (in utero) จนมีขนาดของลำตัวที่ใหญ่มาก ซึ่งเมื่อกำเนิดออกมาตัวอ่อนอาจมีน้ำหนักมากกว่าแม่หลายเท่า (รูปที่ 2C) แมลงวัน tsetse fly จัดว่าเป็นแม่ที่มีการลงทุนสูงมากในการหาอาหารเพื่อเลี้ยงดู ซึ่งปริมาณของการลงทุนวัดได้จากขนาดและน้ำหนักของลูกอ่อนที่ออกมา นั่นคือ ปริมาณของสารอาหารที่ลูกได้รับจากแม่ในช่วงการเจริญของตัวอ่อนภายในช่องสืบพันธุ์ของแม่ [10]

4.6 การชนตัวอ่อน (offspring brooding, offspring carrying)

เป็นรูปแบบหนึ่งของพฤติกรรมดูแลลูกของแมลงที่แม่จะมีการลงทุนพิเศษโดยการการชนลูก ๆ ที่ฟักออกมาแล้วไว้บนหลังหรืออวัยวะพิเศษ ตัวอย่างเช่น แม่แมลงสาบที่อาศัยในน้ำ (aquatic cockroach, *Phlebotomus pallens*) จะชนลูกอ่อนภายในช่องว่างใต้ปีก ลูกจะกินของเหลวที่สร้างจากผนังลำตัวของแม่ [10] ในแมลงสาบ (*Thorax porcellana*) ตัวเมียจะขยายระยะเวลาในการดูแลลูกออกไปประมาณ 7 สัปดาห์ หลังตัวอ่อนฟักออกจากไข่ ลูก ๆ ของแมลงสาบจะคลานเข้าไปอยู่ใต้ปีกของแม่ (รูปที่ 2D) และลูกจะใช้ส่วนของฟันพิเศษที่เป็นส่วนของขากรรไกรล่าง (specialized mandibular teeth)

เจาะไปที่ชั้นคิวติเคิลของผนังลำตัวของแม่ และของเหลวจะไหลออกมาตามรูที่ลูกเจาะ ลูกจะดูดกินของเหลวเป็นอาหาร โดยพบว่าฟันพิเศษนี้จะมีเฉพาะตัวอ่อนระยะที่ 1 และ 2 เท่านั้น เมื่อลอกคราบเป็นตัวอ่อนระยะที่ 3 ฟันพิเศษนี้จะหายไป และลูกอ่อนจะแยกจากแม่ไปหากินอย่างอิสระ [34]

4.7 การจัดหาอาหารสำหรับลูก (food provisioning)

เป็นรูปแบบหนึ่งที่พ่อแม่จะมีการลงทุนพิเศษในการจัดหาอาหารให้กับลูก การจัดหาอาหารให้กับลูกพบได้ในบางสปีชีส์ของแมลงหางหนีบแมลงสาบ มวน ดั่งปีกแข็ง ต่อ และแตนที่ดำรงชีวิตแบบพวกกึ่งสังคม โดยพ่อแม่จะหาอาหารให้กับลูกหลังจากฟักออกจากไข่หรือหลังจากการเกิด ซึ่งแหล่งอาหารที่ได้มาจากสิ่งแวดล้อมโดยตรง หรือแหล่งอาหารพิเศษที่ได้มาจากการสังเคราะห์ของพ่อแม่ [10] ตัวอย่างแหล่งอาหารที่พ่อแม่จัดเตรียมไว้สำหรับลูกมีดังนี้

4.7.1 ไข่อาหาร (trophic egg) เป็นการลงทุนของแม่แมลงที่จะมีการเตรียมไข่อาหารสำหรับลูก ไข่อาหารจะมีสารอาหารที่จำเป็นต่อการเจริญเติบโตของลูก ไข่อาหารอาจสร้างพร้อมกับไข่ที่ได้รับการปฏิสนธิหรือสร้างหลังการปฏิสนธิ เช่น ดั่งปีกแข็ง (*Adomerus triguttulus*) ตัวเมียจะวางไข่อาหารพร้อมกับไข่ที่ได้รับการปฏิสนธิ และจะวางไข่อาหารอีกครั้งหลังการฟักของตัวอ่อน ตัวอ่อนที่ฟักออกมาจะกินไข่อาหารเป็นมื้อแรก และหลังจากนั้นแม่จะหาเมล็ดพืชที่มีขนมาให้ลูกกิน ในกรณีที่มีเมล็ดพืชมีปริมาณลดน้อยลงและขาดแคลน ตัวเมียจะผลิตไข่อาหารเพื่อเป็นอาหารให้กับลูก เช่นเดียวกับกับดั่งขุดรู (burrower bug, *Canthophorus niveimarginatus*) ตัวเมียจะวางไข่อาหารพร้อมกับไข่ที่ได้รับการปฏิสนธิ และจะวางไข่อาหารอีกครั้งหลังการฟักของตัวอ่อน เช่น

ในช่วงที่แม่จะออกไปหาเมล็ดพืชไกลออกไปจากรัง แม่จะวางไข่อาหารไว้สำหรับลูก ไข่อาหารของดั่งขุดรูมีความจำเป็นมากต่อการรอดของตัวอ่อน โดยพบว่าตัวอ่อนในระยะที่ 1 ที่ไม่ได้กินไข่อาหารของแม่จะตาย และพบว่าทำให้ไข่อาหารของแม่ทำให้ลดอัตราการกินกันเองของพี่น้อง (sibling cannibalism) ซึ่งเป็นการเพิ่มฟิตเนสของลูกทางอ้อม [35]

4.7.2 อาหารที่ได้จากสิ่งแวดล้อม (food from the environment) โดยรูปแบบนี้พ่อแม่จะเตรียมอาหารที่หาได้จากสิ่งแวดล้อม ได้แก่ เมล็ดพืช ชากสัตว์ ชากมูลสัตว์ เป็นต้น เช่น ดั่งผึ้งศพ (*Nicrophorus vespilloides*) พ่อแม่จะออกไปหาชากสัตว์ เช่น หนูขนาดเล็ก แล้วนำกลับมาที่รัง พ่อแม่จะเอาหนังและขนออก จากนั้นจะม้วนชากสัตว์ให้เป็นก้อนกลมและปล่อยสารเคมีลงไปในก้อนชากสัตว์เพื่อป้องกันการเน่าเปื่อยและการเจริญของจุลินทรีย์ และตัวเมียจะวางไข่บนดินใกล้ ๆ กับก้อนชากสัตว์ หลังจากตัวอ่อนฟักออกจากไข่จะคลานขึ้นไปกินชากสัตว์เป็นอาหาร อย่างไรก็ตาม ตัวอ่อนในระยะแรกจะเลี้ยงด้วยชากสัตว์ที่พ่อแม่เคี้ยวและคายออกมาป้อน (regurgitated meat) [36,37] (รูปที่ 2E) ในดั่งมูลสัตว์ (*Orthophagus taurus*) พ่อแม่จะจัดเตรียมมูลสัตว์ที่จะอัดเป็นก้อนกลม (dung ball) (รูปที่ 2F) และฝังไว้ใต้ดิน จากนั้นแม่จะวางไข่ 1 ใบ ไว้ภายในมูลสัตว์แต่ละก้อน โดยมูลสัตว์จะเป็นตัวแทนของแหล่งอาหารทั้งหมดสำหรับตัวอ่อน ขนาดของร่างกายของลูกที่โตเต็มวัยจะเป็นเกณฑ์วัดที่สำคัญของความสำเร็จทางการสืบพันธุ์ โดยพบว่าขนาดของลูกจะเพิ่มตามปริมาณของก้อนมูลสัตว์ที่พ่อแม่ได้จัดเตรียมไว้ [38] ในแมลงหางหนีบ (*A. maritima* Bonelli) ตัวเมียจะออกจากรังเพื่อหาอาหารมาเลี้ยงลูกอ่อนจนกระทั่งเป็นตัวเต็มวัย การจัดหาอาหารอย่างต่อเนื่องจะช่วยให้ลูกรอดชีวิตมากขึ้นและเจริญเติบโตได้อย่างรวดเร็ว ซึ่งการทดลอง

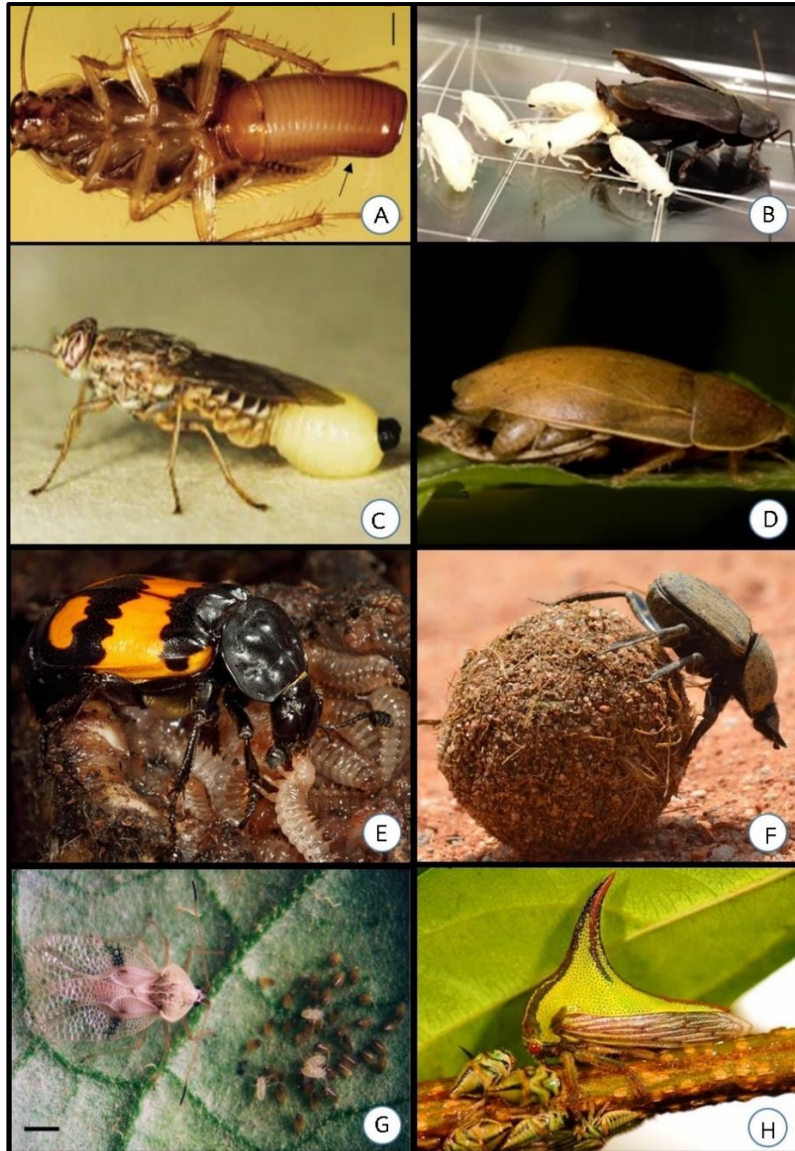


Figure 2 Examples of insect parental behaviors; A. Oviparous German cockroach (*B. germanica*) carries her eggs in ootheca (egg sac) [46]; B. Viviparous Pacific beetle cockroach (*D. punctata*) gives birth to live young [47]; C. Female Tsetse fly (*Glossina* sp) gives birth as a fully developed larva [10]; D. Female cockroach (*T. porcellana*) carries her young under her wings [48]; E. Female of burying beetles (*N. vespilloides*) feeds bits of the regurgitated carcass to her larvae [49]; F. A dung beetle prepares a dung ball for offspring consumption [50]; G. Female sap-sucking lace bug (*G. decoris*) guards an egg batch and offspring instar nymphs [51]; H. Female adult thorn bug (*U. crassicornis*) takes care of her young nymphs [52].

เอาแม่ออกไปพบว่าการรอดชีวิตของตัวอ่อนลดลง [39]

4.7.3 การกินร่างกายของแม่เป็นอาหาร (Matrphagy) จัดเป็นรูปแบบของการจัดหาอาหารให้ลูกที่เป็นการลงทุนสูงที่สุดโดยลูกที่ฟักออกมาจะกินแม่ของพวกมันเป็นอาหาร ตัวอย่าง เช่น แมลงหางหนีบ Hump earwig (*Anechura harmandi*) ตัวอ่อนในระยะที่ 1 จะกินแม่เป็นอาหารมื้อแรกก่อนที่จะแยกย้ายออกไปจากรัง การศึกษาพบว่าการลงทุนของแม่ในรูปแบบนี้จะช่วยชะลอการแยกย้ายออกไปของตัวอ่อนซึ่งจะช่วยเพิ่มอัตราการรอดชีวิตมากขึ้นเมื่อตัวอ่อนในระยะที่ 1 ยั่วยุรวมกันเป็นกลุ่มภายในรัง [40,41]

4.8 การเฝ้าดูแลตัวอ่อน (offspring attendance)

เป็นรูปแบบหนึ่งของพฤติกรรมการดูแลลูกที่พ่อแม่จะมีการลงทุนพิเศษในการเฝ้าดูแลตัวอ่อน ในรูปแบบนี้พ่อแม่มักจะมีการเฝ้าดูแลลูก และหลังจากไข่ฟักเป็นตัวอ่อน พวกมันจะยังคงอยู่ดูแลลูกต่อไปอีกระยะหนึ่ง หรือบางชนิดจะอยู่ดูแลลูกจนกระทั่งลูกลอกคราบเป็นตัวเต็มวัย การเฝ้าดูแลตัวอ่อนแบ่งออกเป็น 2 แบบ คือ

4.8.1 การเฝ้าดูแลลูกอ่อนอยู่ในตำแหน่งเดิมที่แม่วางไข่ไว้ ตัวอย่าง เช่น ตัวอ่อนของด้วงฝังศพ จะกินอาหารได้เองเมื่ออายุ 72 ชั่วโมง แต่พ่อแม่จะยังคงอยู่ดูแลและป้องกันอันตรายให้กับลูก ๆ จากตัวเต็มวัยในสปีชีส์เดียวกันและผู้ล่าชนิดอื่น ๆ โดยพ่อแม่จะใช้เวลาที่จะอยู่กับลูกไปอีก 48 ชั่วโมง แม่ของด้วงมูลสัตว์ (*Copris lunaris*) จะยังคงดูแลลูกที่กินอาหารอยู่ภายในมูลอาหาร โดยพ่อแม่จะคอยซ่อมแซมความเสียหายของผนังของมูลอาหาร (brood ball wall) และทำให้มูลอาหารรูปทรงกลมตั้งตรงเมื่อมันมีการเคลื่อนที่ พ่อแม่ของด้วงมูลสัตว์จะคอยดูแลลูกจนกระทั่งเจริญเป็นตัวเต็มวัยและออกมาจากมูลอาหาร [10]

4.8.2 การเฝ้าดูแลลูกอ่อนที่เคลื่อนที่ได้ เป็นรูปแบบที่พ่อแม่จะคอยดูแลลูกวัยอ่อนที่เคลื่อนย้ายไปจากตำแหน่งที่วางไข่ ลูกที่เคลื่อนย้ายออกไปจากแหล่งวางไข่มักจะกินอาหารได้อย่างอิสระ อย่างไรก็ตาม พ่อแม่จะยังคงติดตามลูกไปในระยะหนึ่ง หรือคอยติดตามลูกจนกระทั่งโตเต็มวัย เช่น ตัวเมียของมวนลูกไม้ มะเขือ (*Gargaphia solani*) จะตามดูแลตัวอ่อนที่กินอาหารเองได้ โดยแม่จะคอยเตือนให้ลูก ๆ อยู่เป็นกลุ่ม (รูปที่ 2G) ตัวเมียจะมีพฤติกรรมก้าวร้าวเมื่อมีศัตรูผู้ล่าเข้ามาใกล้ และจะคอยติดตามอารักขาลูก ๆ จนกระทั่งเป็นตัวเต็มวัย การทดลองเอาแม่ออกไปในขณะที่ไม่มีผู้ล่าอยู่ พบว่าลูกส่วนใหญ่จะรอดชีวิตไปจนถึงวัยสืบพันธุ์ ตรงกันข้ามหากในบริเวณนั้นมีผู้ล่า พบว่าจำนวนลูกมีเปอร์เซ็นต์น้อยมากที่จะรอดชีวิต และพบว่าการมีอยู่ของแม่และการปกป้องของแม่ (female guarding) จะเพิ่มการรอดชีวิตของลูกได้ประมาณ 7 เท่า เมื่อมีผู้ล่าอยู่บริเวณนั้น [42] ในมวนหนาม (*thorn bug, Umbonia crassicornus*) ตัวเมียจะยังคงอยู่กับตัวอ่อนโดยแม่จะใช้อวัยวะวางไข่ตัดเปลือกไม้เป็นทางยาว หรือเจาะเปลือกไม้ลงไป เพื่อให้ลูกได้กินน้ำเลี้ยงจากกิ่งไม้ได้ง่ายขึ้น และแม่จะเตือนลูก ๆ ให้มาดูดกินน้ำเลี้ยงที่รอยเจาะนั้น แม่จะคอยยืนอยู่ใกล้ ๆ เพื่อป้องกันศัตรูและคอยเตือนลูก ๆ ที่ออกนอกกลุ่มให้เข้ามารวมกลุ่มด้วย (รูปที่ 2H) แม่ของมวนหนามจะคอยดูแลกลุ่มของลูกจนกระทั่งลูกอ่อนกลายเป็นตัวเต็มวัย ซึ่งแม่จะต้องลงทุนสูง ทั้งพลังงานและความเสี่ยง เนื่องจากการอยู่รวมกันกับลูกและการหากินในที่โล่งจะทำให้ถูกโจมตีได้ง่ายจากผู้ล่าและตัวเบียน [43] และในด้วงเต่าฝักบัว (*Acromis sparsa Boheman*) แม่จะดูแลอารักขาลูกของตัวอ่อน โดยการขึ้นไปอยู่บนกลุ่มของตัวอ่อน ในขณะที่กลุ่มของตัวอ่อนกำลังกินอาหาร หรือการใช้ปีก (elytra) ที่กว้างในการเป็นเกราะป้องกันทั้งใน

ระยะตัวอ่อนและระยะดักแด้จากผู้ล่าหรือตัวเบียน แม่ของตัวง่ามปีกบึ้งอาจจะอยู่ดูแลลูกแต่ละรุ่นนานถึง 40 วัน [44]

4.10 การดูแลลูกที่โตเต็มวัย (care of mature offspring)

เป็นรูปแบบหนึ่งของพฤติกรรมการดูแลลูกที่พ่อแม่จะมีการลงทุนพิเศษในการเฝ้าดูแลลูกที่โตเต็มวัย เช่น แมลงสาบ (*Cryptocercus punctulatus*) จะดูแลลูกต่อเนื่องจากไข่ไปจนถึงระยะตัวเต็มวัย พ่อแม่จะยังคงอยู่ดูแลและปกป้องลูกที่โตเต็มวัยและเลี้ยงลูกด้วยสารหลั่งพิเศษจากทวาร (specialized anal secretion) ไปจนกว่าลูกจะออกจากรังเพื่อผสมพันธุ์ โดยทั่วไปการดูแลลูกที่โตเต็มวัยเป็นพฤติกรรมที่หายากมากในแมลง [7,45]

4. สรุป

พฤติกรรมการดูแลลูกของพ่อแม่แมลงเป็นการปรับตัวทางวิวัฒนาการที่โดดเด่นออกไปจากแมลงส่วนใหญ่ แม่อาจต้องใช้พลังงาน ความเสี่ยง และการลดโอกาสในการมีลูกรุ่นต่อไป แต่พฤติกรรมเหล่านี้ได้ผ่านการคัดเลือกตามธรรมชาติไว้เพื่อการเพิ่มฟิตเนสให้กับลูกและการดำรงเผ่าพันธุ์ของแมลงแต่ละสปีชีส์ การลงทุนที่แตกต่างกันของพ่อแม่จะส่งผลให้มีวิวัฒนาการของทั้งแบบแผนและรูปแบบของการดูแลลูกที่ต่างกันไป ซึ่งพฤติกรรมการดูแลลูกจะรวมถึงพฤติกรรมของพ่อแม่ก่อนการวางไข่และหลังการวางไข่ พฤติกรรมการดูแลลูกหลังจากไข่ปฏิสนธิของพ่อแม่แมลงบางชนิดเป็นการลงทุนพิเศษนอกเหนือไปจากการสร้างเซลล์สืบพันธุ์ การรวบรวมเอกสารสามารถจัดแบ่งรูปแบบของพฤติกรรมการดูแลลูกของพ่อแม่แมลงเป็น 9 รูปแบบ ได้แก่ (1) การเลือกตำแหน่งในการวางไข่ (2) การทำรังและการสร้างโพรง (3) การเฝ้าดูแลไข้อยู่กับที่ (4) การนำไข่ติดตัวไปด้วย (5) การดูแลออมบริโอ

ภายในร่างกายของแม่ (6) การนำลูกอ่อนติดตัวไปด้วย (7) การจัดหาอาหารสำหรับเลี้ยงลูกอ่อน (8) การเฝ้าดูแลลูกอ่อน และ (9) การเฝ้าดูแลลูกที่โตเต็มวัย ซึ่งพฤติกรรมการดูแลลูกของพ่อแม่เป็นกุญแจสำคัญมากสำหรับการอยู่รอดของลูก หลายการทดลองพบว่าหากนำพ่อแม่ออกไปจะทำให้อัตราการรอดชีวิตของลูกลดลง โดยเฉพาะเมื่อมีผู้ล่าอยู่ในบริเวณนั้นหรือในสภาวะแวดล้อมที่รุนแรง การศึกษาพฤติกรรมการดูแลลูกในแมลงสามารถนำมาประยุกต์ใช้ในการเลี้ยงแมลงที่มีประโยชน์ เช่น การเพาะเลี้ยงแมลงคานา การเพาะเลี้ยงแมลงตัวห้ำบางชนิดที่ใช้ในการควบคุมโดยชีววิธี การประยุกต์ใช้ในการควบคุมแมลงศัตรูที่พบในบ้านเรือน เช่น การดักจับพ่อแม่แมลงสาบบางชนิดจะส่งผลทำให้ลูกในรังตายเนื่องจากไม่ได้รับอาหารที่มาจากพ่อแม่ หรือการใส่สารเคมีหรือตัวห้ำลงไปในขณะที่ใส่น้ำเพื่อป้องกันการวางไข่ของยุงบางชนิดเนื่องจากยุงตัวเมียจะเลือกตำแหน่งในการวางไข่ที่ปลอดภัยให้กับลูก

5. References

- [1] Saranukromthai, A.S. , Available Source: http://kanchanapisek.or.th/kp6/Ebook/BOOK19/book19_5/Default.html, March 12, 2018. (in Thai)
- [2] Kelley, P., Parental Care from an Insect's Perspective, Available Source: https://www.insectslimited.com/assets/file_uploads/F&PNewsletter122%20Insects%20as%20Parents.pdf, March 6, 2018.
- [3] Nanor, P. , 2008, Bee and applications, Adv. Sci. J. 8(2): 75-81. (in Thai)
- [4] Nanor, P. , 2009, Social parasitism in bee, *Apis florea* Fabricius, Adv. Sci. J. 9(1): 24-

30. (in Thai)
- [5] Maksong, S., 2016, Diversity of bee flora at Tipuya, Chalaе, Thong Pha Phum, Kanchanaburi, Thai Sci. Technol. J. 24(1): 76-86. (in Thai)
- [6] Clutton-Brock, T.H., 1991, The Evolution of Parental Care. Princeton University Press, New Jersey, 352 pp.
- [7] Royle, N. J., Smiseth, P. T. and Kölliker, M., 2012, The Evolution of Parental Care. Oxford University Press, Oxford.
- [8] Wong, J.W.Y., Meunier, J. and Kolliker, M., 2013, The evolution of parental care in insects: The roles of ecology, life history and social environment, Ecol. Entomol. 38: 123-137.
- [9] Tallamy, D.W., 1999, Child care among the insects, Sci. Am. 172-77.
- [10] Smiseth, P.T., 2014, Parental Care, pp. 221-230, In Shuker, D. and Simmons, L. (Eds.), The Evolution of Insect Mating Systems, Oxford University Press, United Kingdom.
- [11] Trumbo, T. S., 2012, Parental Care in Invertebrates, pp. 81- 100, In Royle, N. J., Smiseth, P. T. and Kolliker, M. (Eds.), The Evolution of Parental Care, Oxford University Press, United Kingdom.
- [12] Alcock, J., 2009, Animal Behavior: An Evolutionary Approach, 9th Ed., Sinauer Associates Inc., Massachusetts.
- [13] Tallamy, D.W., 1984, Insect parental care, Biosciences 34: 20-24.
- [14] Trumbo, T.S., 2012, Parental Care in Invertebrates, pp. 81- 100, In Royle, N. J., Smiseth, P. T. and Kolliker, M. (Eds.), The Evolution of Parental Care, Oxford University Press, United Kingdom.
- [15] Wasserberg, G., White, L., Bullard, A., King, J. and Maxwell, R., 2013. Oviposition site selection in *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae): are the effects of predation risk and food level independent?, J. Med. Entomol. 50: 1159-1164.
- [16] Tjørnløv, R.S, Kissling, W.D, Barnagaud, J.Y., Bøcher, P. K. and Høye, T. T., 2015, Oviposition site selection of an endangered butterfly at local spatial scales, J. Insect Conserv. 19: 377-391.
- [17] Brockmann, H.J., 1980, Diversity in nesting behavior of Mud- Daubers (*Trypoxylon politum* Say; Sphecidae), Fla. Entomol. 63: 53-64.
- [18] Lamb, R.J., 1976, Parental behaviour in the Dermaptera with special reference to *Forficula auricularia* (Dermaptera: Forficulidae), Can. Entomol. 108: 609-19.
- [19] Suzuki, S., 2013, Biparental care in insects: Paternal care, life history, and the function of the nest, J. Insect Sci. 13: 131.
- [20] Mappes, J. and Kaitala, A., 1994. Experiments with *Elasmucha grisea* L. (Heteroptera: Acanthosomatidae): Does a female parent bug lay as many eggs as she can defend?, Behav. Ecol. 5: 314-317.
- [21] Smith, R. L. and Larsen, E., 1993, Egg attendance and brooding by males of the

- giant water bug *Lethocerus medius* (Guerin) in the field (Heteroptera: Belostomatidae), *Insect Behav.* 6:93-106.
- [22] Ichikawa, N., 1988, Male brooding behavior of the giant water bug *Lethocerus deyrollei* Vuillefroy. (Hemiptera: Belostomatidae), *J. Ethol.* 6: 121-128.
- [23] Smith, L.R., 1976, Male brooding behavior of the water bug *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae), *Ann. Entomol. Soc. Am.* 69: 740-747.
- [24] Mullins, E.D., Mullins, J.K. and Tigno, R.K., 2002, The structural basis for water exchange between the female cockroach (*Blattella germanica*) and her ootheca, *J. Exp. Biol.* 205: 2987-2996.
- [25] Varma, P. , *Phyllomorpha laciniata*, Available Source: <https://alchetron.com/Phyllomorpha-laciniata>, May 21, 2018.
- [26] McCarthy. M. , Ichneumon wasp (*Mega rhyssa macrurus lunato*) (7686081848).jpg, Available Source: <https://www.flickr.com/photos/seneynwr/7686081848/> CC BY-SA 2.0, March 8, 2018.
- [27] Miller, S.J. and Zink, G.A., 2012, Parental care trade-offs and the role of filial cannibalism in the maritime earwig, *Anisolabis maritime*, *Anima. Behav.* 83: 1387-1394.
- [28] Dean, R. Jr. , Embioptera: Webspinners, Available Source: <http://www.nhptv.org/wild/embioptera.asp>, March 7, 2018.
- [29] Slickers, G., Parent bug, Available Source: https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/eb/Elasmucha_grisea_2005_0608_916_part.jpg, May 21, 2018.
- [30] Hume, G. , *Abedus herberti* at the Cincinnati Zoo, Available Source: https://en.wikipedia.org/wiki/Abedus#/media/File:Abedus_herberti.jpg, May 21, 2018.
- [31] HYLA, Egg attendance and brooding by males of the giant water bug *Lethocerus indicus* in the field (Heteroptera: Belostomatidae), Available Source: <https://www.flickr.com/photos/hala2009/7260759022/>, May 21, 2018.
- [32] Meier, R., Kotbra, M. and Ferrar, P., 1999, Ovoviviparity and viviparity in the Diptera, *Biol. Rev.* 74: 199-258.
- [33] Marchal, E., Hult, E.F., Huang, J., Stay, B. and Tobe, S.S., 2013, *Diptera punctata* as a model for studying the endocrinology of arthropod reproduction and development, *Gen. Comp. Endocrinol.* 188: 85-93.
- [34] Bhoopathy, S., 1998, Incidence of parental care in the cockroach, *Thorax porcellana* (Saravas) (Blaberidae: Blattaria), *Curr. Sci.* 74: 248-251.
- [35] Ento, K., Araya, K. and Kudo, S., 2008, Trophic egg provisioning in a passalid beetle (Coleoptera), *Eur. J. Entomol.* 105: 99-104.
- [36] Attisano, A. and Kilner, R.M., 2015, Parental effects and flight behaviour in the burying beetle, *Nicrophorus vespilloides*, *Anima. Behav.* 108: 91-100.

- [37] Attisano, A. and Kilner, R. M. , 2015, Parental effects and flight behaviour in the burying beetle, *Nicrophorus vespilloides*, *Anima. Behav.* 108: 91-100.
- [38] Hunt, J. and Simmons, L. W. , 2002, Behavioural dynamics of biparental care in the dung beetle, *Onthophagus taurus*, *Anima. Behav.* 64: 65-75.
- [39] Suzuki, S., 2010, Progressive provisioning by the females of the earwig, *Anisolabis maritima*, increases the survival rate of the young, *J. Insect Sci.* 10: 184.
- [40] Suzuki, S., Kitamura, M. and Matsubayashi, K. , 2005, Matrophagy in the hump earwig, *Anechura harmandi* (Dermaptera: Forficulidae), increases the survival rates of the offspring, *J. Ethol.* 23: 212-213.
- [41] Kohno, K. , 1997, Possible influences of habitat characteristics on the evolution of semelparity and cannibalism in the hump earwig *Anechura harmandi*, *Res. Popul. Ecol.* 39: 11-16.
- [42] Tallamy, D. W. and Denno, R. F. , 1981, Maternal care in *Gargaphia solani* (Hemiptera: Tingidae), *Anim. Behav.* 29: 771-778.
- [43] Lin, C.P. , 2006, Social behaviour and life history of membracine treehoppers, *J. Nat. His.* 40: 32-34.
- [44] Windsor, D.M., 1987, Natural history of a subsocial tortoise beetle, *Acromis sparsa* Boheman (Chrysomelidae, Cassidinae) in Panama, *Psyche* 94: 127-149.
- [45] Maekawa, K. and Nalepa, C. A. , 2011, Biogeography and phylogeny of wood-feeding cockroaches in the Genus *Cryptocercus*, *Insects* 2: 354-368.
- [46] Mullins, D.E, Mullins K.J. and Tignor, K.R., 2002, The structural basis for water exchange between the female cockroach (*Blattella germanica*) and her ootheca, *J. Exp. Biol.* 19: 2987-2996.
- [47] The Guardian, Cockroach milk: The next superfood?, Available Source: <https://guardian.ng/features/cockroach-milk-the-next-superfood>, April 12, 2018.
- [48] Cockroaches B.G. , An amazing diversity, Available Source: <http://cockroach.Speciesfile.org/HomePage/Cockroach/Diversity/Diversity.aspx>, May 21, 2018.
- [49] Hare, O.R. , Bug off I'm not in the mood! Female beetles use pheromones like a repellent to curb the desires of lusty males, Available Source: <http://www.dailymail.co.uk/sciencetech/article-3504809/Bug-m-not-mood-Female-beetles-use-pheromones-like-form-Pepper-spray-curb-desires-lusty-males.html#ixzz5GfIDjyuC>, May 21, 2018.
- [50] Goredema, B. , Dung beetle, Available Source: <https://pixabay.com/en/wildlife-nature-little-dung-beetle-3168583>, May 22, 2018.
- [51] Guidotia, M, Tallamy, W.D. and Júniorc, M.L.A. , 2015, Maternal care in *Gargaphia decoris* (Heteroptera, Tingidae) , with

comments on this behavior within the genus and family, Rev. Bras. Entomol. 59:104-106.

[52] Hedin, M., *Umbonia crassicornis* (F Mem

bracidae).jpg, Available Source: [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Umbonia_crassicornis_\(F_Membracidae\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Umbonia_crassicornis_(F_Membracidae).jpg), May 22, 2018.