

พ่อเลี้ยงเดี่ยวในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง :
เมื่อตัวผู้เท่านั้นที่มีพฤติกรรมในการดูแลลูก

Single Father among Invertebrate Animals:
Exclusive Paternal Care

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

พฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยวในทางชีววิทยาหมายถึงพฤติกรรมใด ๆ ที่พ่อหรือตัวผู้เท่านั้นที่มีหลังการปฏิสนธิหรือหลังการวางไข่ เพื่อช่วยเหลือและสนับสนุนให้ลูกมีชีวิตรอดและสืบพันธุ์ต่อไปได้ ซึ่งในครอบครัวของพ่อเลี้ยงเดี่ยวตัวเมียหรือแม่จะไม่มีพฤติกรรมในการดูแลลูก โดยตัวเมียจะละทิ้งไข่หลังจากการวางไข่ การรวบรวมเอกสารในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังพบว่าพฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยวจัดเป็นพฤติกรรมหลังการปฏิสนธิที่ต่างจากรูปแบบทั่วไปของการลงทุนในการมีลูก อย่างไรก็ตาม พฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยวพบในสัตว์บางสปีชีส์ใน 3 ไฟลัม คือ (1) ไฟลัมแอนนิลิดา เช่น แม่เพรียง *Neanthes (Nareis) acuminata* (2) ไฟลัมอาร์โทรโพดา เช่น แมงโหย่งในสกุล *Zygopachylus* และ *Lepchana* แมงมุมทะเล *Achelia simplissima* กิ้งกือ *Brachycybe nodulosa* และ *Yamasinaium noduligerum* แมลงดานา *Kirkaldyi adehyrolli* แมลงดาสน *Abedus herberti* มวนพิฆาต *Rhynocoris tristis*, *Zelus* sp. มวนนักกล้ำ *Scolopocerus* sp. และ *Plunentis* sp. เพลี้ยไฟ *Holothrips kamyi* และ (3) ไฟลัมมอลลัสกา เช่น หอยทะเลฝาเดี่ยว *Solenosteira macrospira* ซึ่งรายละเอียดของพฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยวของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังในแต่ละกลุ่ม รวมถึงลักษณะร่วมของพฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยวที่พบในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังนั้นได้นำเสนอในบทความนี้

คำสำคัญ : แมงโหย่ง; แมงมุมทะเล; พฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยว

Abstract

In biology, exclusive paternal care (EPC) means any behavior that only a father or a male animal has after post-fertilization, also called spawning, to help and increase the offspring's survival

rate. In the case of single father family, the mother or female will not show maternal care but leave after egg laying. Based on the review of the literature in invertebrate animals, this behavior is considered to be a very uncommon form of post-fertilization parental investment. However, EPC in invertebrates is found in some species for instances of the following 3 phylums: (1) Annelida; such as *Neanthes (Nareis) acuminata* (2) Arthropoda; such as harvestman: *Zygopachylus* and *Lepchana*, Millipede: *Brachycybe nodulosa*, *Yamasinaium noduligerum*, Sea spider: *Achelia simplissima*, Giant water bug: *Kirkaldyia deyrolli* and *Abedus herberti*; Assassin bug: *Rhynocoris tristis* and *Zelus* sp., Leaf-footed bugs: *Scolopocerus* sp. and *Plunentis* sp., Thrips: *Holothrips karnyi*, and (3) Mollusca; such as the gastropod sea snail *Solenosteira macrospira* and others. Details of EPC behavior in each animal taxa, including the common behavior of the single father among invertebrates, are presented in this article.

Keywords: harvestman; sea spider; exclusive paternal care

1. บทนำ

ตัวเมียในสัตว์หลายสปีชีส์มีพฤติกรรมในการดูแลเลี้ยงดูลูก ไม่ว่าจะเป็นการดูแลลูกแต่เพียงฝ่ายเดียว (maternal care, female care only) หรือการดูแลลูกร่วมกันกับตัวผู้ (bi-parental care) ซึ่งเป็นรูปแบบพฤติกรรมที่พบได้ทั่วไป (common form) [1-3] อย่างไรก็ตาม นักพฤติกรรมได้รายงานว่า มีสัตว์บางสปีชีส์ที่มีพฤติกรรมในการดูแลเลี้ยงดูลูกในรูปแบบที่ต่างไปจากรูปแบบทั่วไป (uncommon form) นั่นคือการที่พ่อหรือตัวผู้มีพฤติกรรมในการดูแลลูกแต่เพียงฝ่ายเดียว (exclusive paternal care, male care only) หรือการเป็นพ่อเลี้ยงเดี่ยว (single father) ซึ่งเป็นรูปแบบพฤติกรรมที่พบได้ยาก (rare form) [2,3,5,6]

ปัจจุบันนี้นอกจากการพบพฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยวในสัตว์มีกระดูกสันหลัง (vertebrate) บางชนิด ได้แก่ ปลา สัตว์สะเทินน้ำสะเทินบก นก เป็นต้น [5-9] นักพฤติกรรมยังพบว่า สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง (invertebrate) บางชนิดมีวิวัฒนาการของพฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยว ซึ่งท่ามกลางยุทธวิธีที่สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังใช้ในการเพิ่มอัตราการรอดชีวิตของลูก พฤติกรรม

พ่อเลี้ยงเดี่ยวในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังจัดเป็นรูปแบบการลงทุนหลังการปฏิสนธิที่พบได้ยากมากที่สุด (rarest form) เมื่อเปรียบเทียบกับรูปแบบการลงทุนในลูกแบบอื่น ๆ [2,4,5,10] ซึ่งจากวิวัฒนาการที่มีความแตกต่างอย่างเด่นชัดนี้ทำให้นักพฤติกรรมได้นำตัวอย่างของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังบางชนิดที่เป็นพ่อเลี้ยงเดี่ยวมาใช้เป็นสิ่งมีชีวิตต้นแบบ (model organism) ในการศึกษาวิวัฒนาการเกี่ยวกับการคัดเลือกคู่ผสมพันธุ์ ระบบการผสมพันธุ์ และพฤติกรรมการดูแลลูกของสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง [4,11-13] และจากการที่สัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังเหล่านี้มีวงจรชีวิตสั้น สามารถเพาะเลี้ยงและขยายพันธุ์ได้ในห้องปฏิบัติการ จึงทำให้ปัจจุบันนี้มีรายงานการวิจัยเกี่ยวกับสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังที่เป็นพ่อเลี้ยงเดี่ยวมากขึ้น [14]

อย่างไรก็ตาม ยังไม่เคยมีรายงานเกี่ยวกับพฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยวในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังเหล่านี้ในฉบับภาษาไทย ดังนั้นเพื่อเป็นการเพิ่มองค์ความรู้ในศาสตร์ของการศึกษาพฤติกรรมสัตว์ ในบทความนี้จึงมีวัตถุประสงค์ที่จะทบทวนเอกสารที่เกี่ยวกับพ่อเลี้ยงเดี่ยวในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง โดยจะ

นำเสนอหัวข้อ (1) นิยามและบริบทที่เกี่ยวข้อง (2) พฤติกรรมพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยวในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังในแต่ละกลุ่ม และ (3) ลักษณะร่วมของพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยวที่พบในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง

2. นิยามและบริบทที่เกี่ยวข้อง

พฤติกรรมการดูแลลูกของมนุษย์ สุจิตรา และคณะ (2559) ได้ให้คำจำกัดความว่า “พ่อแม่เลี้ยงเดี่ยว” หมายถึง พ่อที่เลี้ยงลูกคนเดียวภายหลังจากภรรยาเสียชีวิตหรือแยกทาง ซึ่งพ่อจะต้องปรับบทบาทในการทำหน้าที่ทดแทนในส่วนของแม่ เช่น การดูแลเลี้ยงลูกในชีวิตประจำวัน การดูแลงานบ้าน การเตรียมอาหาร การหิวผ้มให้ลูก หรือแม้แต่การซักผ้ารีดผ้า เพื่อทดแทนบทบาทของแม่ที่หายไป [15] ซึ่งจากนิยามของพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยวในมนุษย์ได้นำมาปรับใช้เพื่อให้เกิดความเข้าใจได้ง่ายขึ้นในการศึกษาพฤติกรรมสัตว์ ดังนั้นในบทความนี้จึงขอใช้คำว่า “พฤติกรรมพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยว” แทนความหมายของการที่สัตว์ตัวผู้มีความพฤติกรรมการดูแลลูกแต่เพียงฝ่ายเดียว

ในทางชีววิทยานั้น “พฤติกรรมพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยว” (exclusive paternal care, EPC) หมายถึง พฤติกรรมใด ๆ ที่พ่อหรือตัวผู้แต่เพียงฝ่ายเดียวเท่านั้นที่จะแสดงออกต่อลูกในช่วงหลังการปฏิสนธิหรือหลังการวางไข่ (post zygotic parental care) เพื่อช่วยเหลือและสนับสนุนให้ลูกมีชีวิตรอดและสืบพันธุ์ต่อไปได้ [4, 5, 10] พฤติกรรมการดูแลลูกของพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยวจัดเป็นการลงทุนพิเศษ (extra investment) นอกเหนือไปจากการลงทุนในการสร้างเซลล์สืบพันธุ์ที่ตัวผู้จะต้องเพิ่มต้นทุน (cost) เช่น พลังงาน เวลา ความเสี่ยงต่อการถูกล่า และโอกาสในการมีลูกรุ่นต่อไป เพื่อลงทุนดูแลและเลี้ยงดูลูก การลงทุนพิเศษของพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยวในการดูแลลูกแบ่งได้หลายรูปแบบ ได้แก่ การสร้างรัง (nest building) การเฝ้าดูแลารักขาไข่ (egg attendance,

egg guarding) การขนไข่ติดตัวไปด้วย (egg carrying) การเฝ้าดูแลารักขาลูก (offspring attendance) และการจัดหาอาหารให้กับลูก (food provision) เป็นต้น [16] พฤติกรรมพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยวจัดเป็นพฤติกรรมที่มีมาแต่กำเนิด (innate behavior) หรือเกิดขึ้นโดยสัญชาตญาณ (instinct) ซึ่งสัตว์ตัวผู้แต่ละสปีชีส์จะมีรูปแบบ (form) และแบบแผน (pattern) ที่มีความจำเพาะเจาะจง (fixed action pattern) และสามารถถ่ายทอดลักษณะการดูแลลูกไปยังลูกตัวผู้รุ่นต่อไปได้ [4-9] ในครอบครัวของพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยว ตัวเมียหรือแม่จะไม่มีพฤติกรรมการดูแลลูกหลังการปฏิสนธิหรือการวางไข่ ตัวเมียส่วนใหญ่มักละทิ้งไข่เพื่อเตรียมตัวในการผสมพันธุ์ในรอบใหม่ ซึ่งอาจผสมกับตัวผู้ตัวเดิมหรือตัวผู้อื่น ๆ หรือตัวเมียบางชนิดจะตายหลังจากการวางไข่ [7-9, 18]

3. พฤติกรรมพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยวในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง

การรวบรวมเอกสาร พบสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังที่มีพฤติกรรมพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยวอยู่ใน 3 ไฟลัม คือ (1) ไฟลัมแอนเนลิดา (Phylum Annelida) (2) ไฟลัมอาร์โทรพอดา (Phylum Arthropoda) และ (3) ไฟลัมมอลลัสกา (Phylum Mollusca)

3.1 ไฟลัมแอนเนลิดา (หนอนปล้อง)

พฤติกรรมพ่อแม่เลี้ยงเดี่ยวพบในกลุ่มไส้เดือนทะเลหรือแม่เพรียง (polychaetes) สปีชีส์ *Platynereis massiliensis*, *P. megalops*, *Micronereis variegata*, *M. nanaimoensis*, *Laconereis glauca* และ *Ceratonereis costae* [17] และ *Neanthes (Nereis) acuminata* [18] ซึ่งตัวผู้ของแม่เพรียงเหล่านี้จะมีพฤติกรรมในการเฝ้าอารักขาไข่ การศึกษาของ Beidges และคณะ (1996) พบว่าแม่เพรียง *N. acuminata* ตัวผู้และตัวเมียจะจับคู่ (pair forming) และสร้างโพรงใต้

พื้นทะเลเป็นเส้นยาวและเคลือบด้วยเมือก (mucous-lined burrow) ตัวผู้และตัวเมียจะเข้าคู่อยู่ด้วยกันในโพรง 1-3 สัปดาห์ เมื่อไข่ของตัวเมียพัฒนาอย่างเต็มที่ ตัวเมียจะวางไข่ แล้วออกไปนอกโพรง และตัวเมียจะตายภายใน 1-2 วัน หลังไข่ปฏิสนธิ ตัวผู้จะมีพฤติกรรมเฝ้าดูแลารักษาไข่ (รูปที่ 1A) ซึ่งใช้เวลาประมาณ 2-4 สัปดาห์หลังการวางไข่ โดยขณะเฝ้าดูแลไข่ตัวผู้จะเคลื่อนไหวส่วนของลำตัว (body undulation) เพื่อทำให้เกิดการไหลเวียนของน้ำออกซิเจนในช่องไข่ ซึ่งเป็นพฤติกรรมที่ช่วยเพิ่มออกซิเจนให้กับเอมบริโอที่กำลังพัฒนา และขณะเดียวกันจะแสดงพฤติกรรมก้าวร้าวต่อผู้ล่าและตัวผู้ตัวอื่นในสปีชีส์เดียวกัน ความรับผิดชอบในการดูแลไข่ของพ่อจะสิ้นสุดลงเมื่อไข่ฟักเป็นตัวอ่อนและลอยออกไปนอกโพรงเพื่อดำรงชีวิตอย่างอิสระบนพื้นทะเล ตัวผู้จะเริ่มจับคู่และผสมพันธุ์กับตัวเมียตัวใหม่และดูแลกลุ่มไข่ในครอก (clutche) ใหม่ต่อไป [18] ตัวผู้ของแม่เพรียง *N. acuminata* สามารถผสมพันธุ์และดูแลไข่ถึง 7 กลุ่ม ในช่วงชีวิต [19] จากการศึกษาของ Sutton และคณะ (2005) พบว่าแม่เพรียง *N. acuminata* มีระดับการคัดเลือกทางเพศสูงมาก ตัวเมียมักจะเลือกผสมกับตัวผู้ที่มีประสบการณ์การดูแลลูกมาก่อน (experienced male) [19,20] และเนื่องจากตัวเมียจะตายหลังการวางไข่ ดังนั้นความสำเร็จทางการสืบพันธุ์และการมีชีวิตรอดของลูกของแม่เพรียงในสปีชีส์นี้จะขึ้นอยู่กับความสามารถในการดูแลลูกของตัวผู้เท่านั้น [20]

3.2 ไพลัมอาร์โทรพอดา (สัตว์ขาข้อ)

พฤติกรรมพ้อเลี้ยงเดี่ยวพบในกลุ่มแมงโหย่ง แมงมุมทะเล กิ้งกือ และแมลง [4,12] Requena และคณะ (2014) รายงานว่าพฤติกรรมพ้อเลี้ยงเดี่ยวมีวิวัฒนาการอย่างเป็นอิสระอย่างน้อย 15 กลุ่มของสัตว์ขาข้อ [12] ตัวอย่างของสัตว์ขาข้อที่มีพฤติกรรมพ้อเลี้ยงเดี่ยวมีดังต่อไปนี้

3.2.1 กลุ่มแมงโหย่ง (Harvestmen, Order Opiliones, Class Arachnida) พฤติกรรมพ้อเลี้ยงเดี่ยวพบในแมงโหย่งในวงศ์ Assamiidae, Gonyleptidae, Manaosbiidae, Podoctidae, Triaenonychidae Cosmetidae และ Stygnidae [21-23,27] พฤติกรรมดูแลลูกของพ้อเลี้ยงเดี่ยวในกลุ่มแมงโหย่งแบ่งได้หลายรูปแบบ เช่น

(1) แบบที่ตัวผู้มีการสร้างรังดินเป็นอาณาเขต เช่น แมงโหย่งในสกุล *Zygopachylus* และ *Lepchana* ตัวผู้จะมีพฤติกรรมในการสร้างรังดินแบบเปิด (open mud nest) และมีพฤติกรรมเฝ้าอารักขาไข่ที่อยู่ภายในรัง การศึกษาแมงโหย่ง *Z. albomarginis* พบว่าตัวผู้จะสร้างรังดินแบบเปิดไว้บนพื้นดิน (รูปที่ 1B) หรือบนท่อนซุง ตัวผู้จะเตรียมตัวในการสร้างและซ่อมแซมรังดินหลายเดือนจนถึงฤดูกาลผสมพันธุ์ หลังการผสมพันธุ์และตัวเมียวางไข่ภายในรัง ตัวเมียจะละทิ้งไข่ ส่วนตัวผู้จะมีพฤติกรรมเฝ้าดูแลารักษาไข่ จากศัตรูผู้ล่าและสปีชีส์เดียวกันที่มีพฤติกรรมในการกินไข่ นอกจากนั้นจะคอยทำความสะอาดรังและทำความสะอาดไข่ โดยการกินเส้นใยที่ขึ้นอยู่ในพื้นที่รังและบนเปลือกไข่ ตัวผู้ตัวหนึ่งจะผสมพันธุ์กับตัวเมียหลายตัวในช่วงฤดูกาลผสมพันธุ์หนึ่ง ทำให้ในรังมีกลุ่มไข่ที่มีระยะการเจริญของเอมบริโอต่างกัน การทดลองนำตัวผู้ออกไป (male remove experiment) พบว่าไข่ทั้งหมดจะถูกกินโดยผู้ล่าหรือติดเชื้อราจนไม่สามารถฟักเป็นตัวอ่อน ดังนั้นพฤติกรรมการดูแลลูกของพ่อในสปีชีส์นี้มีความสำคัญมากต่อการรอดของลูก [22] การศึกษาของ Machado และคณะ (2004) พบว่าตัวผู้อาจใช้เวลาในการดูแลไข่นานถึง 8 เดือน หากมีการผสมกับตัวเมียจำนวนมาก และต้องดูแลไข่แต่ละครอกที่มีระยะการเจริญที่ต่างกัน ดังนั้นตัวผู้จะมีพฤติกรรมดูแลารักษาไข่ไปจนกว่าไข่จะฟักเป็นตัวอ่อนทั้งหมด ซึ่งอาจใช้เวลายาวนานขึ้น เนื่องจากไข่แต่ละครอกจะมี

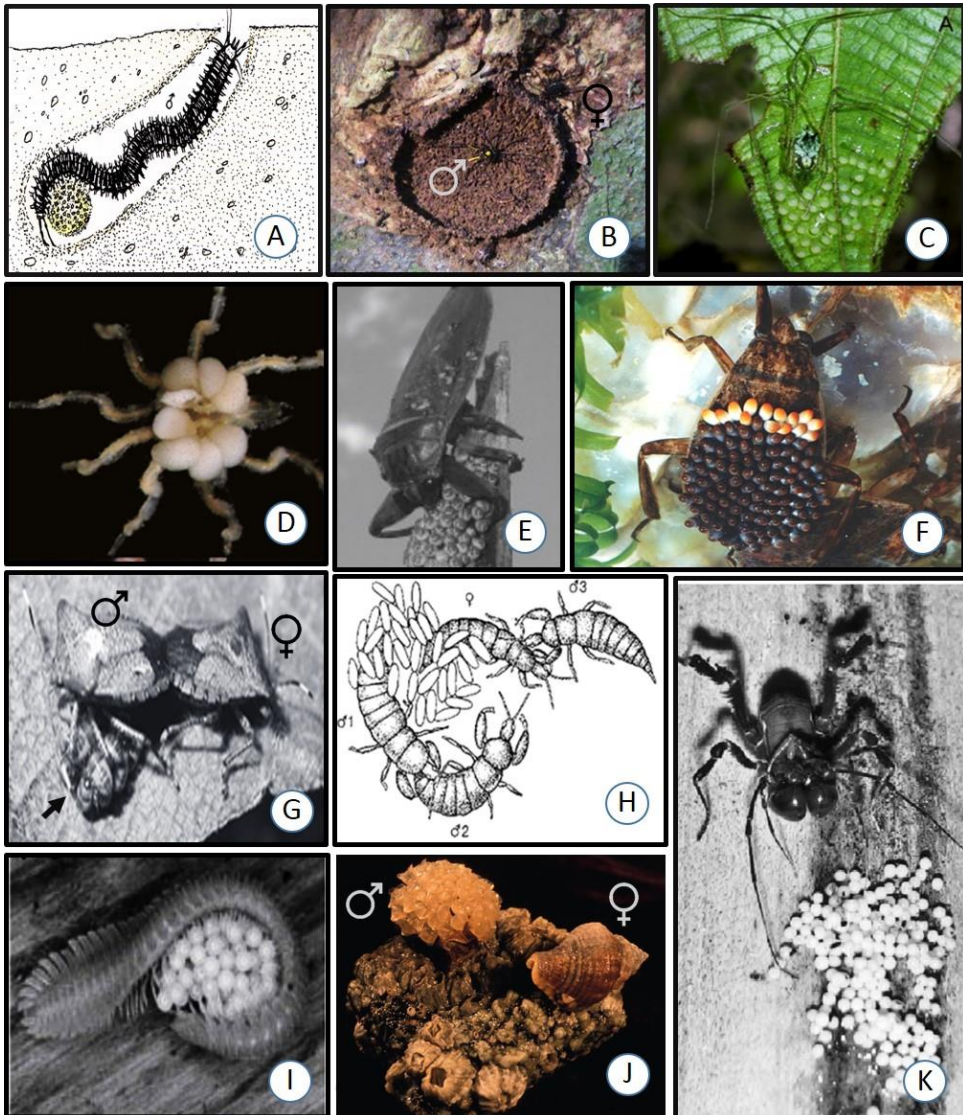


Figure 1 Examples of single father in invertebrate animals. A: Male polychaeta worm, *N. acuminata*, guards the eggs in his borrow. B: Male harvestman, *Z. albomarginis*, is in inside his nest, while a female is outside [44]. C: Male harvestman, *I. pustulosa*, guards egg batches on a leaf [25]. D: Male sea spider, *A. simplissima*, carries eight egg masses on the ventral side [30]. E: Male giant water bug, *Kirkaldyia* sp., guards egg masses [12]. F: Male giant water bug, *Belostoma* sp., carries the eggs on his back [5]. G: Males stink bugs, *L. augur*, guards the egg mass of early hatched nymphs while copulating with a female [36]. H: Male thrip, *H. karnyi*, guards an egg mass [41]. I: Male millipede, *Brachycybe* sp., guards an egg mass by coiling around it [12]. J: Male marine whelk, *S. macrospira*, carries egg capsules [43]. K: Male, harvestman, *S. aff. flavolimbatus*, guards the egg mass on the palm petiole [27].

ระยะการฟักเป็นตัวอ่อนที่ต่างกัน อย่างไรก็ตาม พบว่าตัวผู้อาจจะทิ้งไข่ในบางเวลาเพื่อออกไปหาอาหาร โดยพบว่าจะออกไปจากรังไกลถึง 5 เมตร [23] และการศึกษาของ Mora (1990) และ Nazareth และ Machado (2010) พบว่าตัวผู้ที่มีทั้งรังและมีกลุ่มไข่อยู่ภายในรังจะได้รับการเลือกผสมพันธุ์จากตัวเมียมากที่สุด ดังนั้นการสร้างรังและพฤติกรรมการดูแลไข่ของตัวผู้จึงเป็นปัจจัยที่สำคัญมากที่มีผลต่อการคัดเลือกคู่ผสมพันธุ์ (sexual selection) [22,24]

(2) แบบที่ตัวผู้สร้างอาณาเขตอยู่บนใบไม้ เช่น ตัวผู้ของแมงโหยง *Iporangaia pustulosa* จะมีพฤติกรรมเฝ้าอารักขาไข่ในอาณาเขตที่อยู่บนใบไม้ (รูปที่ 1C) ซึ่งกลุ่มไข่ที่ตัวผู้ดูแลและประกอบด้วยไข่ที่มาจากไข่หลายครอก เนื่องจากพบไข่มีระยะการพัฒนาการที่ต่างกัน และตัวผู้ตัวหนึ่งมักจะผสมพันธุ์กับตัวเมียหลายตัวในช่วงฤดูการผสมพันธุ์ [25] การศึกษาของ Proud และคณะ (2011) พบว่าตัวผู้ของแมงโหยงบางชนิดในวงศ์ Cosmetidae (ซึ่งยังไม่สามารถระบุสปีชีส์) มีพฤติกรรมเฝ้าอารักขาไข่ที่อยู่บนใบไม้เฉพาะในช่วงเวลากลางคืนเท่านั้น ส่วนในเวลากลางวันจะละจากกลุ่มไข่ นอกจากนี้ยังพบว่าตัวผู้ตัวหนึ่งจะดูแลไข่หลายครอก เพราะสีและขนาดของไข่ต่างกัน [21]

(3) แบบที่ตัวผู้ชนไข่ไปด้วย เช่น แมงโหยงตัวผู้ *Leytpodoctis oviger* จะตีไข่ไว้บนขาส่วนฟีเมอร์ (femur leg) กลุ่มไข่จะได้รับการดูแลจากตัวผู้จนกระทั่งฟักเป็นตัวอ่อน [26]

(4) แบบที่ตัวผู้สร้างอาณาเขตอยู่ในโพรงของท่อนซุง เช่น แมงโหยงตัวผู้ *Stenostygnellus flavolimbatus* จะสร้างอาณาเขตอยู่ในโพรงของท่อนซุงที่ผุพัง (rotting log) ตัวผู้แต่ละตัวจะเฝ้าอารักขา กลุ่มไข่ที่ประกอบด้วยไข่กว่า 100 ฟอง และกลุ่มไข่ประกอบด้วยไข่ที่มีการพัฒนาของระยะเอมบริโอที่ต่างกัน [27]

(5) แบบที่ตัวผู้สร้างอาณาเขตอยู่ที่โคนก้านใบของต้นปาล์ม เช่น แมงโหยงตัวผู้ *S. aff. flavolimbatus* สร้างอาณาเขตที่ฐานของก้านใบของต้นปาล์ม ตัวผู้แต่ละตัวจะเฝ้าอารักขา กลุ่มไข่ที่ประกอบด้วยไข่กว่า 150 ฟอง (รูปที่ 1K) การศึกษาพบว่ากลุ่มไข่มีการพัฒนาของระยะเอมบริโอที่ต่างกัน นอกจากนี้ยังพบว่าตัวผู้จะมีพฤติกรรมเคาะไข่ (egg tapping) ด้วยรยางค์ขาคู่ที่ 2 [27]

3.2.2 กลุ่มแมงมุมทะเล (Sea spider, Order Pantopoda, Class Pycnogonida)

พฤติกรรมพอลีแกมมีพบในแมงมุมทะเลกว่า 1,200 สปีชีส์ โดยแมงมุมทะเลตัวผู้จะมีรูปแบบการดูแลลูกแบบการชนไข่ติดตัวไปด้วย พอแมงมุมทะเลจะใช้ขาเกี่ยว (oviger, ovigerous leg) ซึ่งเป็นรยางค์คู่พิเศษที่อยู่ด้านท้อง รวบรวมไข่ที่ปฏิสนธิแล้วให้มาอยู่เป็นกลุ่มก้อน (masses) และก้อนไข่แต่ละก้อนจะถูกอุ้มด้วยขาเกี่ยวจนกระทั่งไข่ฟักเป็นตัวอ่อน [28,29] เช่น การศึกษาในแมงมุมทะเล (*Achelia simplissima*) ซึ่งเป็นแมงมุมทะเลขนาดเล็ก ความยาวประมาณ 1 มิลลิเมตร พบว่ามีการผสมพันธุ์ตลอดทั้งปี และมีระบบการผสมพันธุ์เป็นแบบหลายผัวหลายเมีย (polygamy) และพบว่าหลังการปฏิสนธิตัวผู้จะรวบรวมและชนกลุ่มไข่จำนวน 3-12 ก้อน ไว้บนขาเกี่ยว (รูปที่ 1D) ซึ่งก้อนไข่แต่ละอันเป็นผลมาจากการผสมพันธุ์แบบสั้น ๆ 1 ครั้ง (โดยเฉลี่ย 3.3 ชั่วโมง) และภายในก้อนไข่ 1 ก้อน พบว่ามีไข่เล็ก ๆ ภายในประมาณ 700 ฟอง ตัวผู้จะผสมพันธุ์ได้อีกภายในเวลา 12 ชั่วโมงหลังการอุ้มไข่ครอกหนึ่งไว้บนขาเกี่ยว ซึ่งพบว่ามันอาจผสมกับตัวเมียตัวเดิมหรือผสมกับตัวเมียตัวใหม่ ตัวผู้ที่มีไข่ในการดูแลมักจะหยุดนิ่งอยู่กับที่ และมีพฤติกรรมแกว่งขาเกี่ยวไปด้านหน้าและด้านหลังสลับกันไปมา (swinging movement) เพื่อเป็นการเพิ่มออกซิเจนให้กับกลุ่มไข่ ซึ่งไข่ในแต่ละครอกจะใช้

เวลาในการฟักเป็นตัวอ่อนประมาณ 18 วัน และจะล่องลอยจากตัวผู้ไปดำรงชีวิตแบบปรสิตในสิ่งมีชีวิตอื่น [29,30]

3.2.3 กลุ่มกิ้งกือ (Platydesmidans Millipede, Family Andrognathidae, Order Platydesmida, Class Diplopoda)

พฤติกรรมพื่อเลี้ยงเดี่ยวถูกพบในกิ้งกือสกุล *Brachycybe*, *Platydesmus*, *Pseudodesmus* และ *Yamasinaium* โดยตัวผู้ของกิ้งกือ *B. lecontii*, *B. petasata*, *B. product*, *B. rosea*, *B. nodulosa* และกิ้งกือกินรา *Y. noduligerum* จะมีพฤติกรรมการเฝ้าดูแลอารักขาไข่ [11,31] เช่น Kudo และคณะ (2009) พบว่ากิ้งกือกินรา *Y. noduligerum* ตัวผู้จะขดตัวเป็นวงคล้ายกับตะกร้ารองรับกลุ่มไข่ (basket form) [31] Kudo และคณะ (2011) พบว่ากิ้งกือ *B. nodulosa* ขดตัวรอบกลุ่มไข่ที่อยู่ภายใต้ท่อนซุงที่ผุพัง (รูปที่ 1) การทดลองนำตัวผู้ออกไปชี้ให้เห็นอย่างชัดเจนว่าตัวผู้จะช่วยปกป้องไข่จากการติดเชื้อรา (fungal infection) เนื่องจากไข่ที่ไม่มีพ่อดูแลจะถูกปกคลุมด้วยเส้นใยราและไม่สามารถฟักเป็นตัวอ่อน นอกจากนี้ยังพบว่าตัวผู้แต่ละตัวจะมีจำนวนไข่ในการดูแลต่างกัน โดยจำนวนไข่ในการอารักขาของตัวผู้จะแปรผันตามความกว้างของปล้องที่ 7 ซึ่งเป็นอวัยวะที่ใช้ผสมพันธุ์ (gonopod) [11]

3.2.4 กลุ่มแมลงในคลาสอินเซกตา (Class Insecta)

คลาสนี้พบพฤติกรรมพื่อเลี้ยงเดี่ยวได้ในแมลงที่อยู่ในอันดับเฮมิพเทอรา (Order Hemiptera) และอันดับไทแซนโนพเทอรา (Order Thysanoptera)

(1) แมลงในอันดับเฮมิพเทอรา พฤติกรรมพื่อเลี้ยงเดี่ยวพบในมวนหลายกลุ่ม เช่น กลุ่มมวนน้ำขนาดใหญ่หรือแมลงดา (giant water bug)

การศึกษาพบว่าตัวผู้ในทุกสปีชีส์ที่อยู่ในวงศ์ย่อย Belostomatinae และ Lethocerinae จะมีพฤติกรรมการเป็นพื่อเลี้ยงเดี่ยวทั้งหมด [5] โดยจะมีพฤติกรรมการดูแลลูกแบบ 2 รูปแบบ คือ การเฝ้าดูแลไข่อยู่กับที่ (รูปที่ 1E) และการขนไข่ติดตัวไปด้วย (รูปที่ 1F) ตัวอย่าง เช่น แมลงดา *Kirkaldyia (Lethocerus) deyrolli* ตัวเมียจะละทิ้งกลุ่มไข่ที่พวกมันวางไว้บนลำต้นของพืชน้ำหรือตามแท่งไม้แห้งที่อยู่เหนือผิวน้ำ ส่วนตัวผู้จะมีพฤติกรรมเฝ้าอารักขากลุ่มไข่ โดยในเวลากลางวันตัวผู้จะเฝ้าอยู่ที่ปลายของแท่งไม้ในระดับใต้น้ำ และมักจะไต่ขึ้นไปครอบที่กลุ่มไข่ เพื่อให้หน้าที่ติดอยู่ตามลำตัวของมันตกลงบนกลุ่มไข่ ซึ่งความชื้นจะมีส่วนสำคัญมากในการพัฒนาการของเอมบริโอ และในเวลากลางคืนตัวผู้จะไต่ขึ้นไปครอบกลุ่มไข่เอาไว้ ตัวผู้จะทำพฤติกรรมเช่นนี้จนกว่าไข่จะฟัก นอกจากนี้ตัวผู้ยังมีพฤติกรรมการปกป้องไข่จากผู้ล่าและตัวเบียนไข่ [32, 33] ส่วนรูปแบบการขนไข่ติดตัวไปด้วยนั้นจะเป็นแบบการขนไข่บนหลัง (back brooding) พบในแมลงดาหลายสกุล เช่น *Abedus*, *Appasus*, *Belostoma*, *Diplonychus*, *Hydrocyrius* และ *Limnogeton* [5, 34] เช่น การศึกษาพฤติกรรมของแมลงดาสวน (*Abedus herberti*) พบว่าตัวเมียจะวางกลุ่มไข่ติดลงบนหลังของตัวผู้ ซึ่งตัวผู้จะมีพฤติกรรมยกหลังของมันขึ้นลงกับน้ำ (brood pumping) เพื่อเพิ่มออกซิเจนและรักษาความชื้นให้กับไข่ การขนไข่ติดตัวไปด้วยจะช่วยปกป้องไข่จากผู้ล่า ตัวเบียน และสภาวะแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม [5,35]

(2) กลุ่มมวนพิฆาต (assassin bug) พื่อเลี้ยงเดี่ยวในกลุ่มนี้มีการดูแลลูกแบบการเฝ้าดูแลอารักขาไข่และการเฝ้าดูแลอารักขาลูกอ่อน ซึ่งแบบแผนในการดูแลลูกของมวนที่เป็นพื่อเลี้ยงเดี่ยวมีความแตกต่างกัน เช่น มวน Stink bug (*Lopadusa (Lopadusa) augur* Stål, 1860) และ *Edessa nigropunc-*

tata Berg, 1884 พบว่าหลังตัวเมียวางไข่ตัวผู้จะยังคงอยู่ดูแลปกป้องไข่และนิมฟ์ระยะที่ 1 โดยตัวผู้หนึ่งตัวจะผสมพันธุ์กับตัวเมียหลายตัวในช่วงฤดูกาลผสมพันธุ์และจะดูแลกลุ่มไข่หลายครอกและนิมฟ์หลายกลุ่มในเวลาเดียวกัน รายงานของ Requena และคณะ (2010) พบว่าตัวผู้ยื่นคร่อมอยู่บนกลุ่มของนิมฟ์ระยะที่ 1 ในขณะเดียวกันที่กำลังผสมพันธุ์กับตัวเมีย (รูปที่ 1G) [36] มวนพิฆาต *Zelus* sp. ตัวผู้จะมีพฤติกรรมเฝ้าอารักขาไข่และเฝ้าอารักขาลูก รวมทั้งมีการจับเหยื่อสำหรับนิมฟ์ระยะที่ 1 [37] มวนพิฆาตในสกุล *Rhynchoris* เช่น *R. tristis* และ *R. albopilosus* พบว่าตัวผู้จะอยู่เฝ้าดูแลอารักขาไข่จากการเข้าทำลายของผู้ล่า การเข้าเบียนของแตนเบียนไข่ และจากสภาพแวดล้อมที่ไม่เหมาะสม เช่น จากฝนหรือลมที่พัดรุนแรงในช่วงฤดูฝน ดังนั้นไข่ที่ไม่ได้รับการดูแลจะมีอัตราการตายสูง 100 % ในสภาพธรรมชาติ [38]

(3) กลุ่มมวนนกก้าม (leaf-footed bug) การศึกษาพบว่าตัวผู้ของมวนนกก้ามในสกุล *Scolopocerus* และ *Plunentis* จะมีพฤติกรรมเฝ้าอารักขาไข่ โดยการยื่นคร่อมอยู่บนกลุ่มไข่ หรือการเฝ้าอยู่ข้าง ๆ กลุ่มไข่ โดยตัวผู้จะปกป้องอาณาเขตจากผู้บุกรุกและตัวผู้ตัวอื่นในสปีชีส์เดียวกัน ตัวผู้เหล่านี้มักจะมีขาหลังส่วนฟีเมอร์ (femur) ที่ขยายขนาดออกและมีหนามที่แหลมคมที่พวกมันจะใช้เป็นอาวุธในการต่อสู้กับตัวผู้ตัวอื่นและผู้ล่า [4,39,40]

3.2.4.2 แมลงในอันดับโทแซนอพเทอรา

พฤติกรรมพ้อเลี้ยงเดี่ยวพบในตัวผู้ของเพลี้ยไฟบางชนิดในสกุล *Hoplothrips*, *Sporothrips* และ *Idolothrips* เพลี้ยไฟตัวผู้จะมีพฤติกรรมเฝ้าดูแลอารักขากลุ่มไข่ และมีพฤติกรรมก้าวร้าวต่อผู้บุกรุกในสปีชีส์เดียวกันและผู้ล่า [41] Crespi (1988) พบว่าตัวผู้ของเพลี้ยไฟ *H. karnyi* (Hood) จะต่อสู้กันเพื่อปกป้องอาณาเขตในบริเวณพื้นที่วางไข่ ตัวผู้ที่ต่อสู้กัน

จะแทงกันและกันด้วยขาหน้าที่ยาวขนาดออก (รูปที่ 1H) และตีกันด้วยส่วนท้อง การต่อสู้ที่รุนแรงมักจะจบลงด้วยการตายของฝ่ายใดฝ่ายหนึ่ง ตัวผู้ที่มีขนาดใหญ่ มักจะชนะและเป็นผู้ดูแลกลุ่มไข่และได้ผสมพันธุ์กับตัวเมียหลายตัว ซึ่งเพลี้ยไฟตัวผู้ที่เป็นเจ้าของอาณาเขตมักจะเลือกผสมกับตัวเมียที่ยังไม่เคยวางไข่และจะมีพฤติกรรมผสมพันธุ์กับตัวเมียตัวหนึ่งหลายครั้ง ส่วนตัวผู้ที่ไม่แพ้หรือตัวผู้ที่ไม่มียาเขตมักจะผสมพันธุ์กับตัวเมียที่อยู่ห่างจากอาณาเขตของตัวผู้ที่ชนะ หรือในบางครั้งอาจแอบเข้ามาผสมกับตัวเมีย (sneaking behavior) ที่กำลังวางไข่ในอาณาเขตของตัวผู้ที่ชนะ (รูปที่ 1H) [41]

3.3 ไพลัมมอลัสกา (หอยและหมีก)

พฤติกรรมพ้อเลี้ยงเดี่ยวพบในหอยทะเลฝาเดียว เช่น สปีชีส์ *Solenosteira macrospira* การศึกษาของ Kamel และ Grosberg (2012) พบว่าหอย *S. macrospira* เป็นพวกหลายตัวหลายเมีย และมีการปฏิสนธิภายใน หลังการผสมพันธุ์ตัวเมียจะวางไข่ในถุงแบบแคปซูล (capsule) ลงบนเปลือกของตัวผู้ ตัวผู้อาจผสมกับตัวเมียหลายตัว (ประมาณ 2-5 ตัว) ซึ่งทำให้ในปลายฤดูกาลผสมพันธุ์พบกลุ่มไข่บนหลังของตัวผู้จำนวนมาก (รูปที่ 1J) ตัวผู้ตัวหนึ่งจะขนไข่หลายครอกจากการผสมกับตัวเมียหลายตัวในช่วงเวลาเดียวกัน กลุ่มไข่บนหลังของตัวผู้จะมีขนาด สี และลักษณะภายนอกต่างกัน ระยะเวลาการฟักของไข่ไปเป็นตัวอ่อนอาจใช้เวลาประมาณ 1 เดือน การให้ตัวผู้ขนไข่หลายครอกที่มีระยะการพัฒนากันต่างกันจะทำให้ระยะเวลาของการดูแลลูกขยายออกไปหลายเดือน [43] พฤติกรรมการดูแลลูกของตัวผู้ของหอยชนิดนี้เป็นสิ่งที่มีความจำเป็นมากต่อการอยู่รอดของลูก เพราะการเคลื่อนที่ของพ้อไปยังบริเวณที่มีน้ำขังจะช่วยให้ในการลดอุณหภูมิและความเครียดจากภาวะแห้ง (desiccation stress) ในช่วงน้ำลง และการขนไข่ยังช่วยให้ไข่

ได้รับออกซิเจนมากขึ้น เนื่องจากหากไข่ถูกวางบนหินหรือใต้ดินโคลนจะทำให้ไข่ขาดออกซิเจน (anoxic) และไม่สามารถฟักเป็นตัวอ่อน [42,43]

4. ลักษณะร่วมของพฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยวที่พบในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลัง

การทบทวนเอกสารที่เกี่ยวข้องกับพฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยวในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังพบลักษณะร่วมหรือคล้ายคลึงกันดังนี้ (1) ตัวผู้จะผสมพันธุ์กับตัวเมียหลายตัว (2) ตัวผู้มีการดูแลลูกแบบการเฝ้าดูแล อารักขาไข่ และมีการป้องกันอาณาเขต (3) ตัวผู้จะดูแลกลุ่มไข่หลายครอก (clutches) ซึ่งมาจากการผสมกับตัวเมียหลายตัว และ (4) ตัวผู้ที่มีประสบการณ์ในการดูแลลูกมักจะได้รับการคัดเลือกผสมพันธุ์จากตัวเมียเป็นอันดับแรก ดังนั้นตัวผู้ที่มีใจในการอารักขามักจะได้ผสมกับตัวเมียอีกหลายตัวในช่วงฤดูการผสมพันธุ์

5. สรุป

พฤติกรรมพ่อเลี้ยงเดี่ยวพบในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังบางชนิดใน 3 ไฟลัม คือ ไฟลัมแอนนิลิดา ไฟลัมอาร์โทรพอดา และไฟลัมมอลลัสกา โดยสัตว์ที่เป็นพ่อเลี้ยงเดี่ยวในแต่ละสปีชีส์จะมีรูปแบบและแบบแผนของพฤติกรรมดูแลลูกที่ต่างกันไป เช่น การสร้างรังหรือโพรง การเฝ้าดูแลอารักขาอยู่กับที่ การขนไข่ติดตัวไปด้วย การดูแลอารักขาลูกอ่อนและการเตรียมอาหารสำหรับลูก การศึกษาลักษณะร่วมของพ่อเลี้ยงเดี่ยวทำให้เห็นว่าตัวผู้จะผสมพันธุ์กับตัวเมียหลายตัว ดูแลอารักขาไข่หลายครอกในช่วงชีวิต และตัวผู้ที่มีประสบการณ์ในการดูแลลูกมักจะได้รับการคัดเลือกผสมพันธุ์จากตัวเมียเป็นอันดับแรก ซึ่งจากการรวบรวมเอกสารนี้สามารถใช้เป็นข้อมูลในการสนับสนุนข้อสันนิษฐานที่ว่าวิวัฒนาการของพฤติกรรมการเป็นพ่อเลี้ยงเดี่ยวในสัตว์ไม่มีกระดูกสันหลังเป็นผลมาจากการ

คัดเลือกคู่ผสมพันธุ์ของตัวเมีย (female mate choice) ที่จะชอบตัวผู้ที่มีพฤติกรรมการดูแลลูกมากกว่าตัวผู้ที่ไม่ม่พฤติกรรมการดูแลลูก ซึ่งการคัดเลือกของตัวเมียและการปรับตัวของตัวผู้ผ่านกระบวนการวิวัฒนาการอย่างยาวนาน ส่งผลให้ยีนของตัวผู้ที่มีพฤติกรรมการดูแลลูกยังคงอยู่และถ่ายทอดไปยังลูกตัวผู้ในแต่ละรุ่น ๆ จนมาถึงรุ่นปัจจุบัน [40]

6. References

- [1] Trivers, R.L., 1972, Parental Investment and Sexual Selection, pp. 136- 179, In Campbell, B. (Eds.), Sexual Selection and the Descent of Man 1871- 1971, Aldine Press, Chicago.
- [2] Ridley, M., 1978, Paternal care, *Anima. Behav.* 26: 904-932.
- [3] Clutton-Brock, T.H., 1991, The Evolution of Parental Care, Princeton University Press, New Jersey, 352 p.
- [4] Tallamy, D.W., 2001, Evolution of exclusive paternal care in arthropods, *Ann. Rev. Entomol.* 46: 139-165.
- [5] Alcock, J., 2009, *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 9th Ed., Sinauer Associates Inc., Massachusetts, 606 p.
- [6] Nordell, S. and Valone, T., 2015, *Animal Behavior: Concepts, Methods, and Applications*, Oxford University Press, Oxford, 368 p.
- [7] Reynolds, J.D., Goodwin, N.B. and Freckleton, R.P., 2002, Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates, *Philos. Trans. R.*

- Soc. Lond. B 357: 269-281.
- [8] Wesolowski, T. , 2004, The origin of parental care in birds: A reassessment, *Behav. Ecol.* 15: 520-523.
- [9] Gross, M.R. and Sargent, R.C., 1985, The evolution of male and female parental care in fishes, *Am. Zool.* 25: 807-822.
- [10] Zeh, D.W. and Smith, R.L., 1985. Paternal investment by terrestrial arthropods, *Am. Zool.* 25: 785-805.
- [11] Kudo, S.I., Akagi, Y., Hiraoka, S., Tanabe, T. and Morimoto, G. , 2011, Exclusive male egg care and determinants of brooding success in a millipede, *Ethology* 117: 19-21.
- [12] Requena, G. S. , Munguía-Steyer, R. and Machado, G. , 2014, Paternal Care and Sexual Selection in Arthropods, pp. 201-233, In Macedo, R.H and Machado, M.G. (Eds.), *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics*, Academic Press, Amsterdam.
- [13] Barreto, F.S. and Avise, J.C., 2008, Polygynandry and sexual size dimorphism in the sea spider *Ammothea hilgendorffi* (Pycnogonida: Ammotheidae), a marine arthropod with brood-carrying males, *Mol. Ecol.* 17: 4164-4175.
- [14] Storey, E. J. , Reish, D. J and Hardege, J. D. , 2013, Conditioned water affects pair formation behaviour in the marine polychaete *Neanthes (Nereis) acuminata*, *Anim. Cogn.* 16: 85-89.
- [15] Uratanamane, S. , Wacharasin, C. and Karuhadej, P. , 2016, The adaptation of single father families: The life experience of single fathers, *J. Royal Thai Army Nurs.* 17(3): 217-225. (in Thai)
- [16] Trumbo, T. S. , 2012, Patterns of 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, Oxford.
- [17] Reish, D. J. , 1957, The life history of the polychaetous annelid *Neanthes caudate* (delle Chiaje), including a summary of development in the family Nereidae, *Pac. Sci.* 11: 216-227.
- [18] Bridges, T.S., Farrar, J.D., Gamble, E.V. and Dillon, T. M. , 1996. Intraspecific density effects in *Nereis (Neanthes) arenaceodentata* Moore (Polychaeta: Nereidae), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 195: 221-235.
- [19] Sutton, R. , Bolton, E. , Bartels-Hardege, H.D., Eswards, M., Reish, D.J. and Hardege, J. D. , 2005, Chemical signal mediated premating reproductive isolation in a marine polychaete, *Neanthes acuminata (arenaceodentata)*, *J. Chem. Ecol.* 31: 1865-1876.
- [20] Fletcher, N. , Storey, E. J. , Johnson, M, Reish, D. J. and Hardege, J. D. , 2009, Experience matters: Females use smell to select experienced males for paternal care, *PLoS ONE* 4(11): e7672.
- [21] Proud, D.N., Viquez, C. and Townsend, Jr.

- V. R. , 2011, Paternal care in a Neotropical harvestman (Opiliones: Cosmetidae) from Costa Rica, *J. Arachnol.* 39: 497-499.
- [22] Mora, G., 1990, Paternal care in a Neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida, Opiliones: Gonyleptidae), *Anima. Behav.* 39: 582-593.
- [23] Machado, G., Requena, G.S., Buzatto, B.A., Osses, F. and Rossetto, L. M. , 2004, Five new cases of paternal care in harvestmen (Arachnida: Opiliones): Implications for the evolution of male guarding in the Neotropical family Gonyleptidae, *Sociobiology* 44: 577-598.
- [24] Nazareth, T. M. and Machado, G. 2010, Mating system and exclusive postzygotic paternal care in a Neotropical harvestman (Arachnida: Opiliones), *Animal. Behav.* 79: 547-554.
- [25] Requena, G.S., Buzatto, B.A., Martins, E.G. and Machado, G. , 2012, Paternal care decreases foraging activity and body condition, but does not impose survival costs to caring males in a Neotropical arachnid, *PLoS ONE* 7(10): e46701.
- [26] Marten, J., 1993, Further cases of paternal care in Opiliones (Arachnida), *Trop. Zool.* 6: 97-107.
- [27] Manzanilla, V. O. and Machado, G. , 2011, First record of paternal care in the family Stygnidae (Opiliones: Laniatores) , *J. Arachnol.* 39: 500-502.
- [28] Bain, B.A. and Govedich, F.R., 2004, Courtship and mating behavior in the Pycnogonida (Chelicerata: Class Pycnogonida): A summary, *Invertebr. Reprod. Dev.* 46: 63-79.
- [29] Burriss, P.Z., 2011, Costs of exclusive male parental care in the sea spider *Achelia simplissima* (Arthropoda: Pycnogonida), *Mar. Biol.* 158: 381-390.
- [30] Burriss, P.Z., 2011, The polygamous mating system of the sea spider *Achelia simplissima*, *Invertebr. Reprod. Dev.* 55: 162-167.
- [31] Kudo, S.I., Koshio, C. and Tanabe, T., 2009, Male egg-brooding in the millipede *Yamasinaium noduligerum* (Diplopoda: Andrognathidae), *Entomol. Sci.* 12: 346-347.
- [32] 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.
- [33] Ichikawa, N., 1988, Male brooding behavior of the giant water bug *Lethocerus deyrollei* Vuillefroy. (Hemiptera: Belostomatidae), *J. Ethol.* 6: 121-128.
- [34] Inada, K., Kitade, O. and Morino, H., 2011, Paternity analysis in an egg-arrying aquatic insect *Appasus major* (Hemiptera: Belostomatidae) using microsatellite DNA markers, *Entomol. Sci.* 14: 43-48.
- [35] Smith, R.L., 1979, Paternity assurance and

- altered roles in the mating-behavior of a giant water bug, *Abedus herberti* (Heteroptera, Belostomatidae), *Anim. Behav.* 27: 716-725.
- [36] Requena, G.S., Nazareth, T.M., Schwertner, C.F. and Machado, G., 2010, First cases of exclusive paternal care in stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae), *Zoologia.* 27: 1018-1021.
- [37] Ralston, J. S. , 1977, Egg guarding by male assassin bugs of the genus *Zelus* (Hemiptera: Reduviidae), *Psyche* 84: 103-107.
- [38] Beal, C.A. and Tallamy, D.W., 2006, A new record of amphisexual care in an insect with exclusive paternal care: *Rhynocoris tristis* (Heteroptera: Reduviidae), *J. Ethol.* 24: 305-307.
- [39] Hadley, D. , 2018, Leaf- Footed Bugs, Family Coreidae Habits and Traits of Leaf-Footed Bugs, Available Source: <https://www.thoughtco.com/leaf-footed-bugs-family-coreidae-1968621>, July 21, 2018.
- [40] Tallamy, D.W., 2000, Sexual selection and evolution of exclusive paternal care in arthropods, *Anima. Behav.* 60: 559-567.
- [41] Crespi, B. J. , 1988, Risks and benefits of lethal male fighting in the colonial, polygynous thrips *Hoplothrips karnyi* (Insecta: Thysanoptera) , *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 293-301.
- [42] Houston, R.S., 1978, Notes on the spawning and egg capsules of two prosobranch gastropods: *Nassarius tiarula* (Kiener, 1841) and *Solenosteira macrospira* (Berry, 1957), *Veliger* 20: 367-368.
- [43] Kamel, S.J. and Grosberg, R.K., 2012, Exclusive male care despite extreme female promiscuity and low paternity in a marine snail, *Ecol. Lett.* 15: 1167-1173.
- [44] Requena, G.S. and Machado, G. , 2014, Lack of costs associated with nest related behaviors in an arachnid with exclusive paternal care, *Oikos* 124: 372-380.