1. บทนำ

การคัดเลือกทางธรรมชาติเป็นการตอบสนองของสิ่งมีชีวิตต่อสิ่งแวดล้อมที่สิ่งมีชีวิตเหล่านั้นอาศัยอยู่ ซึ่งสิ่งแวดล้อมนั้นไม่ได้หมายความเฉพาะทางกายภาพเท่านั้น แต่ยังรวมถึงสิ่งมีชีวิตชนิดอื่นที่อาศัยอยู่ร่วมกัน การปรับตัวต่อสิ่งแวดล้อมทำให้เกิดอิทธิพลที่รุนแรงต่อวิวัฒนาการของสิ่งมีชีวิตเหล่านั้น และเมื่อการเปลี่ยนแปลงทางวิวัฒนาการของสิ่งมีชีวิตหนึ่งมีอิทธิพลต่อการเปลี่ยนแปลงทางวิวัฒนาการของสิ่งมีชีวิตอีกชนิดหนึ่ง ซึ่งในบางกรณีเกิดเป็นปฏิสัมพันธ์ที่เอื้อประโยชน์ซึ่งกันและกัน ทำให้สิ่งมีชีวิตทั้งสองชนิดหรือมากกว่านั้นสามารถอยู่รอดได้ดีและดำรงเผ่าพันธุ์ต่อไปได้ในธรรมชาติ โดยลักษณะดังกล่าวอาจจะเกิดจากกระบวนการวิวัฒนาการร่วม (Coevolution) (Rahn, 1980 ; Barnard, 1983)

วิวัฒนาการร่วมระหว่างพืชกับสัตว์ในลักษณะพืชกับผู้ผสมเกสร ทำให้พืชและสัตว์มีการปรับเปลี่ยนลักษณะบางประการเพื่อให้เหมาะสมและเอื้อประโยชน์ซึ่งกันและกัน ในส่วนของพืชมีวิวัฒนาการของดอกเพื่อดึงดูดและให้เหมาะสมกับผู้ผสมเกสรชนิดนั้นๆเช่น เวลาบานของดอก รูปร่าง สี กลิ่น ปริมาณน้ำหวาน จำนวนละอองเกสรตัวผู้ และตำแหน่งของดอก เป็นต้น (Faegri and van der Pijl, 1971 in Bawa, 1990) ส่วนผู้ผสมเกสรก็มีวิวัฒนาการในด้านสัณฐานวิทยา สรีรวิทยา และวิธีการหากิน เป็นต้น (Barnard, 1983) โดยปฏิสัมพันธ์ระหว่างพืชกับสัตว์ในลักษณะนี้จะได้รับประโยชน์ร่วมกันทั้งสองฝ่ายคือ พืชได้รับการผสมเกสร (มีโอกาสเป็นแบบข้ามสูง ซึ่งเป็นแบบที่มีประสิทธิภาพสูงสุด) และสัตว์ได้รับประโยชน์สูงสุดจากการหาอาหาร

อาหารแต่ละชนิดที่สัตว์เลือกกินนั้น ย่อมมีค่าการลงทุน (cost) ในเรื่องของพลังงานที่ใช้ในการค้นหาและกินอาหาร และมีค่าการตอบแทน (benefit) ในเรื่องของพลังงานที่ได้รับสุทธิจากอาหารแตกต่างกัน แต่ถ้าหากพืชอาหารและสัตว์ชนิดนั้นๆมีวิวัฒนาการร่วมกันในเชิงของพืชกับผู้ผสมเกสร การกินอาหารของผู้ผสมเกสรจากพืชที่เป็นแหล่งอาหารชนิดนั้น ควรจะได้รับประโยชน์สูงสุดจากการกินอาหารแต่ละครั้ง นั่นก็คือ ผู้ผสมเกสรควรมีระดับกิจกรรมของการกินอาหารที่สัมพันธ์กับปริมาณอาหาร ณ ช่วงเวลาต่างๆในแหล่งอาหารนั้นๆ เพราะเมื่อพิจารณาในเชิงของวิวัฒนาการแล้ว พฤติกรรมใดๆที่ส่งผลให้สัตว์ชนิดนั้นอยู่รอดได้ดีที่สุดในธรรมชาติ จะเป็นลักษณะที่ถูกคัดเลือกให้สามารถดำรงอยู่ต่อไป แต่เมื่อพิจารณาเพียงภายในช่วงชีวิตหนึ่งๆของสัตว์ชนิดนั้นๆแล้ว พฤติกรรมการหาอาหารที่มีประสิทธิภาพสูงสุดเป็นสิ่งสำคัญที่จะส่งผลต่อความสำเร็จในการสืบพันธุ์ ซึ่งถือเป็นสิ่งที่สำคัญที่สุดสำหรับสิ่งมีชีวิตทุกชนิด

เมื่อกล่าวถึงพฤติกรรมการหาอาหารของสัตว์ชนิดต่างๆตามธรรมชาติ เป็นที่ยอมรับกันว่า 1) สัตว์ทุกชนิดต้องหาอาหาร 2) พฤติกรรมการหาอาหารควรจะเป็นลักษณะที่ถูกคัดเลือกโดยธรรมชาติ (Natural selection) เพื่อให้มีประสิทธิภาพเพิ่มขึ้น 3) ประสิทธิภาพในการหาอาหารขึ้นอยู่กับการเลือกช่วงเวลาที่เหมาะสม และ 4) สัตว์ทุกชนิดสามารถประมาณช่วงเวลาออกหากินซึ่งจะเป็นช่วงเวลาเดียวกับที่มีอาหาร ดังนั้นลักษณะพฤติกรรมการหาอาหารที่เป็นความสัมพันธ์ระหว่างการลงทุนและผลประโยชน์ที่จะได้รับ (costs & benefits) จึงมักจะถูกนำมาเกี่ยวเนื่องกับหลักทฤษฎี Optimization หรือ Optimal foraging theory ที่ใช้อธิบายรูปแบบการหาอาหารของสัตว์บนพื้นฐานของพลังงานที่ได้สุทธิต่อหน่วยเวลา ซึ่งเริ่มต้นด้วยข้อสันนิษฐานที่ว่า การหาอาหารที่มีประสิทธิภาพสูงสุดเป็นลักษณะที่ถูกคัดเลือกโดยธรรมชาติ และประสิทธิภาพสูงสุดเป็นการให้คำจำกัดความโดยทั่วไปตามการได้รับพลังงานสุทธิสูงสุดต่อหน่วยเวลา และตามด้วยข้อสันนิษฐานที่ว่า สัตว์ทุกชนิดต้องการได้รับพลังงานจากการหาอาหารในอัตราที่สูงที่สุด (Stephens and Krebs, 1986) ซึ่งจะให้พลังงานสุทธิสูงสุด เพื่อที่จะได้นำไปใช้ในการดำเนินชีวิต เจริญเติบโต และสืบพันธุ์ต่อไป

การศึกษาครั้งนี้เป็นการศึกษาปฏิสัมพันธ์ระหว่างค้างคาวเล็บกุด ซึ่งเป็นค้างคาวที่จัดอยู่ในอันดับย่อยค้างคาวกินผลไม้ (Megachiroptera) กินน้ำหวานจากดอกไม้เป็นอาหารหลักกับพืชที่เป็นแหล่งอาหารในเชิงของพืชกับผู้ผสมเกสร ในความสัมพันธ์ระหว่างพฤติกรรมการกินน้ำหวานของค้างคาวเล็บกุดกับอัตราการหลั่งน้ำหวานของดอกพืชที่เป็นแหล่งอาหาร โดยการศึกษาจะพิจารณาจากพฤติกรรมการเข้าเยือนในแต่ละช่วงเวลาในรอบคืนของค้างคาวเล็บกุดต่อดอกไม้ของพืชที่เป็นแหล่งอาหารชนิดต่างๆ ซึ่งมีความแตกต่างในเรื่องของจำนวนดอกบานในแต่ละคืน ระยะเวลาในการออกดอก อัตราการหลั่งน้ำหวาน ปริมาณสารอาหารในน้ำหวาน ซึ่งอาจจะทำให้รูปแบบและความถี่การเข้ามาเยือนของค้างคาวเล็บกุดแตกต่างกัน รวมถึงสัดส่วนของค้างคาวเล็บกุดเพศผู้และเพศเมีย (พิจารณาเรื่องอายุและภาวะการเจริญพันธุ์ร่วมด้วย) ที่มาเยือนพืชแต่ละชนิดอาจจะมีความแตกต่างด้วยเช่นกัน และถ้าพฤติกรรมการกินน้ำหวานของค้างคาวเล็บกุดเกิดขึ้นภายใต้ความสัมพันธ์ของการลงทุนและผลประโยชน์ที่จะได้รับในรูปของพลังงานเป็นหลักแล้ว ดังนั้นพฤติกรรมการกินน้ำหวานของค้างคาวเล็บกุดควรสัมพันธ์กับการหลั่งน้ำหวานของดอกพืชนั้นและด้วยเหตุผลดังกล่าวจึงตั้งสมมติฐานว่า

1. ค้างคาวเล็บกุดควรมีระดับกิจกรรมของการกินน้ำหวานสูงที่สุดในช่วงเวลาที่มีน้ำหวานหลั่งสูงสุด ทั้งนี้เนื่องจากช่วงเวลาดังกล่าวจะเป็นช่วงเวลาที่ค้างคาวจะได้รับพลังงานในอัตราที่สูงที่สุดในรอบคืน

2. รูปแบบการเข้ามาเยือนในรอบคืนของค้างคาวเล็บกุดควรจะมีความแตกต่างกันตามอัตราการหลั่งน้ำหวานของดอกพืชแต่ละชนิด เพราะจากการศึกษาเบื้องต้นพบว่าเหรียง (*Parkia timoriana* Merr.) มีอัตราการหลั่งน้ำหวานมากกว่ากล้วยป่า (*Musa acuminata* Colla) ประมาณ 10 เท่า เมื่อเปรียบเทียบจากช่วงเวลาเดียวกัน ดังนั้นเหรียงจึงอาจจะสามารถรองรับการเข้ามาเยือนได้อย่างต่อเนื่องตลอดเวลาที่มีการหลั่งน้ำหวาน ในขณะที่กล้วยมีอัตราการหลั่งน้ำหวานที่ต่ำกว่ามาก ซึ่งการเข้ามาเยือนเพียงไม่กี่ครั้งติดต่อกัน น้ำหวานก็จะหมดไปจากที่เก็บน้ำหวาน จึงทำให้ไม่พบการเข้ามาเยือนของค้างคาวเล็บกุดในช่วงเวลาหลังจากนั้น

3. สัดส่วนของค้างคาวเล็บกุดเพศผู้และเพศเมียที่มาเยือนพืชแต่ละชนิดควรจะแตกต่างกันตามอัตราการหลั่งน้ำหวานโดยรวมจากทั้งต้น ทั้งนี้เนื่องจากความต้องการด้านพลังงานที่แตกต่างกันโดยเฉพาะเพศเมียที่อยู่ในช่วงภาวะสืบพันธุ์ ย่อมมีความต้องการพลังงานมากกว่าเพศผู้

วัตถุประสงค์

เพื่อศึกษาความสัมพันธ์ระหว่างการหลั่งน้ำหวานของดอกเหรียง (*Parkia timoriana* Merr.) นุ่น (*Ceiba pentandra* Gaertn.) สะตอ (*Parkia speciosa* Hassk.) เพกา (*Oroxylum indicum* (L.) Kurz) และกล้วย (*Musa* spp.) กับความถี่ในการมาเยือนของค้างคาวเล็บกุด (*Eonycteris spelaea* Dobson)

การตรวจเอกสาร

ค้างคาวประมาณ 250 ชนิดจากกว่า 850 ชนิดที่มีการสำรวจพบบนโลกหรือประมาณ 30% ของชนิดค้างคาวทั้งหมดใช้ประโยชน์จากพืชเพื่อเป็นแหล่งอาหาร (Fleming, 1982) ค้างคาวเหล่านี้ได้รับอาหารจากพืชในรูปของ น้ำหวาน ละอองเกสรดอกไม้ และผลไม้ ในขณะเดียวกันพืชก็ได้รับการผสมเกสรและการกระจายเมล็ดเป็นการตอบแทน ซึ่งการมีปฏิสัมพันธ์ระหว่างพืชกับสัตว์ในลักษณะการเอื้อประโยชน์ซึ่งกันและกันนี้ จะช่วยให้สิ่งมีชีวิตทั้ง 2 กลุ่มนี้สามารถอยู่รอดและดำรงเผ่าพันธุ์ต่อไปได้ในธรรมชาติ

ค้างคาวเล็บกุด (*Eonycteris spelaea* Dobson)

ค้างคาวเล็บกุด (*E. spelaea*) เป็นค้างคาวกินผลไม้ที่กินน้ำหวานและเกสรดอกไม้เป็นอาหารหลัก และเป็นผู้ผสมเกสรที่สำคัญอีกชนิดหนึ่งของระบบนิเวศป่าเขตร้อน ค้างคาวเล็บกุด มี

ชื่อสามัญคือ Dawn bats, Lesser dawn bats, Cave fruit bat หรือ Cave nectarivorous bat เป็นสัตว์เลี้ยงลูกด้วยน้ำนมในอันดับ Chiroptera อันดับย่อย Megachiroptera หรือค้างคาวกินผลไม้โลกเก่า อยู่ในวงศ์ Pteropodidae, วงศ์ย่อย Macroglossinae, สกุล *Eonycteris* มีด้วยกัน 4 ชนิดคือ *E. robusta, E. major, E. rosenbergi* และ *E. spelaea* โดย *E. spelaea* เป็นเพียงชนิดเดียวที่พบในประเทศไทย และมีการกระจายอยู่ทางตอนเหนือของประเทศอินเดีย พม่า และแถบอินโดจีน จนถึง อินโดนีเซีย ฟิลิปปินส์ และมาเลเซีย มีแหล่งอาศัยอยู่ในแถบป่าดิบชื้นระดับต่ำและป่าชายเลน และมักจะเกาะนอนในถ้ำ ลักษณะโดยทั่วไปคือ เป็นค้างคาวกินผลไม้ขนาดเล็ก ความยาวลำตัวประมาณ 85 - 125 มม., หางยาวประมาณ 12 - 33 มม., ปีกยาวประมาณ 60 - 81 มม. และที่นิ้วชี้ไม่มีเล็บ ค้างคาวเล็บกุดเพศผู้จะมีขนาดใหญ่กว่าเพศเมีย โดยเพศผู้มีน้ำหนักตัวประมาณ 55 - 82 กรัม และเพศเมียประมาณ 35 - 78 กรัม (Beck and Lim, 1973) ค้างคาวในสกุล *Eonycteris* รวมทั้งอีก 5 สกุลที่อยู่ในวงศ์ย่อย Macroglossinae มีลิ้นที่เรียวยาวจนโผล่ออกนอกปาก และมีลักษณะคล้ายแปรง เพื่อประโยชน์ในการกินน้ำหวานและเกสรของดอกไม้ซึ่งเป็นอาหารหลักของค้างคาวในกลุ่มนี้

ค้างคาวชนิดนี้จะอยู่รวมกันเป็นกลุ่ม ซึ่งพบได้ตั้งแต่กลุ่มละประมาณ 10-20 ตัวถึงกลุ่มละหลายหมื่นตัว ค้างคาวเพศเมียจะเข้าสู่วัยเจริญพันธุ์เมื่ออายุประมาณ 1 ปีในขณะที่เพศผู้จะเข้าสู่วัยเจริญพันธุ์เมื่ออายุประมาณ 2 ปี เพศเมียสามารถมีลูกได้ทุกเวลาตลอดทั้งปี โดยจากการศึกษาของ Beck and Lim (1973) พบว่า ทุกครั้งที่สำรวจจะพบเพศเมียตัวเต็มวัยมากกว่าครึ่งหนึ่งกำลังตั้งท้องหรือไม่ก็กำลังให้น้ำนมหรือทั้ง 2 อย่าง ซึ่งระยะตั้งท้องของเพศเมียกินเวลาประมาณ 6 เดือนหรืออาจจะยาวนานถึง 200 วัน และมักจะให้กำเนิดลูกคราวละ 1 ตัว (พบน้อยมากที่มีคราวละ 2 ตัว) หลังจากให้กำเนิดไม่นาน ลูกจะคลานขึ้นไปเกาะที่บริเวณหน้าอกแล้วใช้ปากคาบหัวนมแม่ไว้ และจะเกาะติดอยู่อย่างนี้ตลอดเวลาแม้กระทั่งขณะที่แม่ค้างคาวออกหาอาหารเป็นเวลาประมาณ 4-6 สัปดาห์ หลังจากช่วงนี้ลูกค้างคาวจะไม่เกาะอยู่กับแม่อีก และจะพบการฝึกบินด้วยตัวเองในระยะทางสั้นๆ แต่จะไม่หย่านมจนกว่าจะมีอายุอย่างน้อย 3 เดือน (Beck and Lim, 1973)

จากการศึกษานิสัยการกินอาหารของค้างคาวเล็บกุด (*E. spelaea*) ของ Start and Marshall (1976) ในประเทศมาเลเซีย โดยการจับด้วยตาข่าย แล้วเก็บตัวอย่างเกสรตัวผู้บนหน้าอกและบนหน้าของค้างคาวเล็บกุด ซึ่งสามารถจำแนกชนิดของละอองเกสรตัวผู้ได้เป็น 31 ชนิด และมี 11 ชนิดที่พบได้บ่อยคือ ทุเรียน (*Durio* spp.) สะตอ เหรียง (*Parkia* spp.) ขนุน (*Artocarpus* spp.) ชมพู่ (*Eugenia mallaccensis* Linn.) ลำพูป่า (*Duabanga grandiflora* (Roxb. ex DC.) Wall.) และลำพู (*Sonneratia* spp.) คิดเป็นร้อยละ 93.9% ของจำนวนละออง

เกสรตัวผู้ทั้งหมด และยังแบ่งดอกไม้เหล่านี้ออกเป็น 2 กลุ่มด้วยกันคือ Aseasonal flowering หรือ Steady state flowering (เป็นชนิดที่มีจำนวนดอกน้อยต่อคืนแต่จะออกเรื่อยๆหรือเป็นช่วงเวลานาน) เช่น กล้วย (*Musa* spp.) เพกา (*O. indicum*) ลำพูป่า (*D. grandiflora*) และลำพู (*Sonneratia* spp.) เป็นต้น และ Seasonal flowering หรือ Mass flowering (เป็นชนิดที่มีจำนวนดอกมากต่อคืน ทุกต้นของชนิดนี้จะออกดอกพร้อมกันในพื้นที่เดียวกัน) เช่น ทุเรียน (*Durio* spp.) นุ่น (*Ceiba pentandra* Gaertn.) และสะตอ เหรียง (*Parkia* spp.) เป็นต้น

จากการศึกษาพฤติกรรมการหาอาหารของค้างคาวเล็บกุด (*E. spelaea*) ในประเทศมาเลเซียของ Gould (1978) พบว่า มีความแตกต่างกันในรูปแบบและช่วงเวลาของการเข้ามาเยือนดอกทุเรียน (*D. zibethinus*) และดอกสะตอ (*P. speciosa*) ซึ่งเป็นพืชที่มีรูปแบบการออกดอกเป็นแบบ Mass flowering และดอกเพกา (*O. indicum*) และดอกกล้วย (*Musa acuminata* Colla) ซึ่งเป็นพืชที่มีรูปแบบการออกดอกเป็นแบบ Steady state flowering โดยทั้งนี้อาจจะเป็นความแตกต่างในเรื่องของปริมาณ ความเข้มข้นและอัตราการหลั่งของน้ำหวานของพืชแต่ละชนิด แต่อย่างไรก็ตามจำนวนครั้งของการมาเยือนดอกไม้ของพืชทั้ง 4 ชนิดก็สัมพันธ์กับปริมาณน้ำหวานที่มีอยู่ในช่วงเวลานั้นๆ ส่วนรูปแบบการเข้ามาเยือนนั้นมีความแตกต่างกันคือ รูปแบบการเข้ามาเยือนดอกกล้วย (*Musa*) และดอกเพกา (*O. indicum*) ซึ่งเป็นพืชกลุ่ม Steady state flowering ไม่มีรูปแบบที่ขึ้นกับช่วงเวลาที่แน่นอน และแต่ละวันก็มีรูปแบบที่ไม่เหมือนกัน ส่วนสะตอ ซึ่งเป็นพืชกลุ่ม Mass flowering มีรูปแบบการเข้ามาเยือนที่ขึ้นกับช่วงเวลาที่แน่นนอน และรูปแบบเช่นนี้ก็ปรากฏเหมือนกันทุกวัน

พฤติกรรมการกินอาหาร

จากการศึกษาพฤติกรรมการกินน้ำหวานของค้างคาวขอบหูขาวกลาง (*Cynopterus sphinx*) ต่อพืชที่มีรูปแบบการออกดอกเป็นแบบ Steady state flowering คือ *Musa paradisiacal* Linn. และ Mass flowering คือ *Bassia latifolia* Roxb. ทางตอนใต้ของประเทศอินเดียของ Elangovan et al. (2000) พบว่า ความถี่สูงสุดของการมาเยือนสัมพันธ์กับช่วงเวลาที่พืชทั้ง 2 ชนิดนี้มีปริมาณน้ำหวานหลั่งสูงสุด ความสัมพันธ์ดังกล่าว (สัดส่วนของจำนวนครั้งการมาเยือนดอก/ต้น) เห็นได้ชัดเจนในต้น *B. latifolia* มากกว่า ในกล้วย (*Musa*) และยังพบว่าการเข้ามาเยือนพืชในกลุ่ม Steady state flowering จะเป็นแบบเดี่ยวๆ ซึ่งแตกต่างจากการเข้ามาเยือนพืชในกลุ่ม Mass flowering ที่จะเป็นแบบเป็นกลุ่ม

จากการศึกษาของ Voigt (2003) ในเรื่องของความต้องการด้านพลังงานของค้างคาวกินน้ำหวาน (*Glossophaga soricina*) เมื่ออยู่ในภาวะสืบพันธุ์ ซึ่งจากการศึกษาที่ผ่านมาได้ชี้ให้เห็นว่า ค้างคาวกินน้ำหวานจะมีอัตราเมตาบอลิซึมที่สูงกว่าค้างคาวกินแมลงที่มีขนาดตัวเท่ากัน ดังนั้นค้างคาวกินน้ำหวานเพศเมียย่อมมีความต้องการด้านพลังงานที่สูงมากกว่าค้างคาวกินแมลงดังที่ได้มีการศึกษามาก่อนนี้ โดยการศึกษาครั้งนี้ต้องการทดสอบว่า ค้างคาวกินน้ำหวานเพศเมียมีการตอบสนองต่อความต้องการด้านพลังงานของร่างกายอย่างไรเมื่อเข้าสู่ภาวะสืบพันธุ์ พบว่า อัตราการได้รับพลังงานค่อนข้างคงที่ตลอดช่วงภาวะสืบพันธุ์แต่เวลาที่ใช้ในการบินออกกินลดลง ซึ่งอาจเป็นไปได้ว่าเป็นการใช้เวลาบินให้น้อยลงของค้างคาวตั้งท้องเพื่อชดเชยกับพลังงานที่ต้องใช้ในการบินที่เพิ่มขึ้นเมื่อต้องรับน้ำหนักจากลูกในท้องมากขึ้น ดังนั้นพลังงานสุทธิที่ได้จึงมักจะคงที่ และเมื่ออยู่ในช่วงให้น้ำนมก็ไม่พบว่าเวลาที่ใช้บินออกหากิน และพลังงานที่ได้รับในแต่ละวันจะแตกต่างกับช่วงที่กำลังตั้งท้องและช่วงที่ไม่อยู่ในภาวะสืบพันธุ์ ซึ่งดูเหมือนว่า ค้างคาวกินน้ำหวานเพศเมียคงอัตราการได้รับพลังงานในแต่ละวันในระดับที่สูงทั้งที่อยู่ในช่วงและหลังภาวะสืบพันธุ์ ทั้งที่จากการศึกษาในลักษณะเดียวกันนี้กับค้างคาวกินแมลง พบว่า ค้างคาวเพศเมียที่อยู่ในภาวะสืบพันธุ์มีอัตราการกินอาหารเพิ่มขึ้น 40-80%

นอกจากพฤติกรรมการหาอาหารของค้างคาวจะมีขึ้นอยู่กับความต้องการด้านพลังงาน ความต้องการด้านสารอาหารและแร่ธาตุที่จำเป็นในช่วงภาวะสืบพันธุ์ในระยะต่างๆของเพศเมียก็เป็นสิ่งที่จำเป็นด้วยเช่นกัน เพราะจากการศึกษาพฤติกรรมการหาอาหารของค้างคาวแม่ไก่ (*Pteropus alecto*) ในประเทศออสเตรเลียของ Barclay (2002) พบว่า พืชอาหารที่ค้างคาวแม่ไก่ชนิดนี้เลือกที่จะเข้าไปกินน้ำหวานจากดอกพืชนี้ มีปริมาณแคลเซียมในน้ำหวานในปริมาณที่สูงกว่าพืชทั่วไปอย่างมีนัยสำคัญ ทั้งนี้ธาตุแคลเซียมเป็นทรัพยากรที่จำกัด (limiting resourse) ของค้างคาว (Barclay, 1994) และความต้องการแคลเซียมจะสูงขึ้นเมื่อค้างคาวเพศเมียกำลังอยู่ในภาวะสืบพันธุ์ เพราะแคลเซียมเป็นแร่ธาตุที่จำเป็นต่อการสร้างกระดูกและฟันของลูกในท้องเพราะถ้าหากได้รับแคลเซียมในปริมาณที่ไม่เพียงพอต่อความต้องการแล้ว ร่างกายก็จะเริ่มกระบวนการสลายแคลเซียมจากกระดูกของตัวแม่เพื่อนำไปสร้างกระดูกให้ลูกในท้อง ซึ่งจะทำให้แม่ค้างคาวเป็นโรคกระดูกพรุนสืบเนื่องไปจนถึงช่วงให้น้ำนมด้วย และช่วงให้นมนั้นก็ยังจะมีความต้องการแคลเซียมในปริมาณที่สูงอยู่เช่นกัน ดังนั้นจากลักษณะดังกล่าวอาจส่งผลต่อความสมบูรณ์ของลูกค้างคาวต่อไปได้

จากการศึกษาในห้องปฏิบัติการของ Zani *et al.* (2003) ถึงผลกระทบของอาหารที่มีปริมาณแคลเซียมแตกต่างกันต่อมวลรวมกระดูกของหนูตัวเมียที่กำลังตั้งท้องและให้น้ำนมและลูกหนู โดยแบ่งการทดลองออกเป็น 3 กลุ่มและให้อาหารที่มีเฉพาะปริมาณแคลเซียมเท่านั้นที่แตก

ต่างกัน (LCD หรือ low calcium density: 0.14%, NCD หรือ normal calcium density: 0.6% และ HCD หรือ high calcium density: 1.2%) พบว่าเมื่อลูกหนูเริ่มหย่านม มวลรวมกระดูกของแม่หนูจะลดลงจากค่าเริ่มต้นขณะที่ยังไม่ตั้งท้องมากที่สุดในกลุ่ม LCD 15% รองลงมาในกลุ่ม HCD 10.5% และในกลุ่ม NCD 7.3% ตามลำดับ สำหรับลูกหนูแรกเกิดไม่พบว่ามวลรวมกระดูกจากทั้ง 3 กลุ่มมีความแตกต่างกัน แต่พบว่าลูกหนูในกลุ่ม LCD มีน้ำหนักตัวโดยเฉลี่ยน้อยที่สุด ซึ่งจากการผลศึกษานี้ชี้ให้เห็นว่า การกินอาหารที่ไม่คำนึงถึงปริมาณแคลเซียมในอาหารจะได้รับผลกระทบเพียงเล็กน้อยในช่วงกำลังตั้งท้องแต่จะรุนแรงในช่วงกำลังให้น้ำนม อย่างไรก็ตามผลกระทบดังกล่าวไม่ได้ขึ้นอยู่กับปริมาณแคลเซียมในอาหารเพียงอย่างเดียว แต่ยังขึ้นอยู่กับสัดส่วนของแคลเซียมและฟอสฟอรัสในอาหารด้วย

การศึกษาพฤติกรรมการกินอาหารของผู้ผสมเกสรที่เป็นค้างคาวต่อความผันแปรของปริมาณน้ำหวานของดอกไม้ที่ค้างคาวเข้าไปเยือนยังมีอยู่น้อย ซึ่งการศึกษาส่วนใหญ่มักจะเป็นในกลุ่มของแมลงภู่ (bumblebees) เช่น การศึกษาการเลือกกินน้ำหวานของแมลงภู่ จากดอกแอปเปิ้ล จากต้นแอปเปิ้ลจำนวน 54 ต้น ที่มีความผันแปรของปริมาณน้ำหวาน ความเข้มข้นของน้ำตาลในน้ำหวาน และพลังงานที่แมลงภู่จะได้รับ ของ Abrol (1990) พบว่า กลุ่มแมลงภู่เลือกที่จะเข้าไปกินน้ำหวานจากดอกแอปเปิ้ลที่มีปริมาณน้ำหวาน และความเข้มข้นของน้ำตาลในน้ำหวานสูงๆอย่างมีนัยสำคัญ

จากการศึกษาการกระจายกันออกหากินน้ำหวานของแมลงภู่ (Bumblebees) โดยอิงทฤษฎี Optimal foraging theory ของ Dreisig (1995) พบว่า การกระจายกันออกหาน้ำหวานของแมลงภู่ไม่เป็นแบบ random คือ จำนวนแมลงภู่ที่มาเยือนต้นพืชที่เป็นแหล่งอาหาร (น้ำหวาน) ขึ้นอยู่กับขนาดของต้น *Viscaria vulgaris* Rohl. ซึ่งเป็นสัดส่วนโดยตรงกับจำนวนดอกที่บาน/ต้น และขึ้นอยู่กับอัตราการหลั่งน้ำหวานของดอกไม้จากต้น *Anchusa officinalis* L. ด้วย ทำให้ได้สัดส่วนการมาเยือนของแมลงภู่ต่อความหนาแน่นของดอกที่เท่ากัน และจากผลดังกล่าว แมลงภู่จะได้รับผลประโยชน์ต่อดอกที่คงที่ ซึ่งตรงกันกับการทำนายโดยใช้หลัก Optimal foraging theory ในประเด็น แมลงภู่ควรมีการกระจายกันออกหากินตามแหล่งอาหารที่แต่ละตัวจะได้รับอาหารในอัตราเดียวกันและเป็นเช่นนี้ในทุกๆพื้นที่หากิน

นอกจากผู้ผสมเกสรจะได้รับพลังงานและธาตุอาหารจากน้ำหวานแล้ว ส่วนหนึ่งยังจะได้รับจากเกสรตัวผู้ของดอกไม้ด้วย ซึ่งจากการศึกษาของ Qingdian et al. (1997) เกี่ยวกับปริมาณและองค์ประกอบของธาตุอาหารในเกสรตัวผู้ของดอก *Rosa zaxa* Retz ในมณฑลซินเจียง ประเทศจีน จากการเก็บตัวอย่างจาก 3 ลักษณะพื้นที่ที่แตกต่างกันพบว่า มีโปรตีน (crude protein) เป็นองค์ประกอบ 6.62-8.25%, น้ำตาล 15.27-17.53% และกรดอะมิโน 6.94-6.99%

นอกจากนี้ยังมีวิตามินและแร่ธาตุต่างๆเช่น เหล็ก สังกะสี ทองแดง แมงกานีส แคลเซียม ฟอสฟอรัส โพแทสเซียม เป็นต้น

การหลั่งน้ำหวานของดอกไม้

การหลั่งน้ำหวานของดอกพืชแต่ละชนิดมีความแตกต่างกัน ขึ้นอยู่กับกระบวนการทางสรีรวิทยา (เช่น กระบวนการสังเคราะห์แสง และการเจริญเติบโต เป็นต้น) รวมถึงลักษณะทางสัณฐานวิทยา (เช่น ขนาดและตำแหน่งของต่อมน้ำหวาน เป็นต้น) ของพืชชนิดนั้น (Rathcke, 1992) ในการศึกษาครั้งนี้สามารถแบ่งพืชทั้ง 5 ชนิดออกเป็น 2 กลุ่มตามรูปแบบการออกดอก (Gentry, 1974) ดังนี้คือ พืชในกลุ่ม Mass flowering เป็นพืชที่ออกดอกเป็นแบบครั้งละมากๆในระยะเวลาสั้นๆได้แก่ เหรียง นุ่น และสะตอ พืชในกลุ่ม Steady state flowering เป็นพืชที่ออกดอกปริมาณน้อยแต่ระยะเวลานาน ได้แก่ เพกาและกล้วย

พืชทั้ง 5 ชนิดที่เลือกศึกษาในครั้งนี้มีลักษณะของดอกที่ต้องการผู้ผสมเกสรที่เป็นค้างคาว (Faegri and van der Pijl, 1971 in Bawa, 1990) คือ

1. ดอกบาน ละอองเกสรตัวผู้พร้อมผสม และน้ำหวานหลั่ง ในเวลากลางคืน
2. ดอกบานช้าและเริ่มบานตั้งแต่ตอนกลางวัน
3. กลีบดอกมีสีขาว ขาวครีม เหลืองอ่อน และม่วง เป็นต้น
4. ดอกมักจะอยู่ได้คืนเดียวหลังบาน
5. ดอกจะมีกลิ่นแรง คล้ายกลิ่นอับ กลิ่นบูดเปรี้ยว เป็นต้น
6. ตัวดอกและก้านดอกมีความแข็งแรง
7. น้ำหวานมีปริมาณมาก
8. ละอองเกสรตัวผู้มีปริมาณมาก
9. ตำแหน่งของดอกยื่นออกมานอกลำต้นชัดเจน

ซึ่งลักษณะที่กล่าวมาทั้งหมดข้างต้นดังกล่าว พบในพืชทั้ง 5 ชนิดที่เลือกศึกษาในครั้งนี้ (Vogel, 1958 ; Baker and Harris, 1959 ; Hopkins, 1983 in Bawa, 1990 ; Start and Marshall, 1976 ; Gould, 1978)

การเริ่มหลั่งน้ำหวานของพืชทั้ง 2 กลุ่มมีความแตกต่างกันคือ พืชในกลุ่ม Mass flowering จะเริ่มหลั่งน้ำหวานเมื่อดอกบานเต็มที่แล้ว ซึ่งแตกต่างจาก พืชในกลุ่ม Steady state flowering จะเริ่มหลั่งน้ำหวานตั้งแต่กลีบดอกยังไม่เปิด (ดอกยังไม่บานเต็มที่) จากลักษณะดังกล่าวอาจจะเป็นผลจากวิวัฒนาการของพืชทั้ง 2 กลุ่มโดยที่ปริมาณน้ำหวานและอัตราการหลั่งน้ำหวานมีความ

หวานที่ขังไว้บริเวณคอดอกเท่านั้น ต่างจากดอกเพกาที่มีรูปร่างคล้ายระฆังและการเอียงของดอกทำมุมประมาณ 20 องศากับแนวราบ (Gould, 1978) จึงช่วยให้สามารถกักเก็บน้ำหวานได้ดี และดอกกล้วยที่มีส่วนของกลีบดอกที่ปรับเปลี่ยนรูปร่างเพื่อใช้สำหรับเก็บน้ำหวานโดยเฉพาะ (free tepal) (Simmond, 1966) จากความแตกต่างของลักษณะการเก็บสะสมน้ำหวานที่แตกต่างกัน จึงอาจจะทำให้พืชทั้ง 2 กลุ่มนี้มีลักษณะในการสะสมน้ำหวานเพื่อที่จะดึงดูดค้างคาวเล็บกุดให้เข้ามาเยือนแตกต่างกัน โดยพืชในกลุ่ม Mass flowering คือ เหรียง นุ่น และสะตอ เนื่องจากไม่มีส่วนใดของดอกที่ใช้สำหรับเก็บน้ำหวานโดยเฉพาะ แต่จากดอกที่บานในแต่ละคืนของพืชทั้ง 3 ชนิดมีจำนวนมาก และทุกต้นในพื้นที่เดียวกันบานพร้อมกัน (Start and Marshall, 1976) ประกอบกับอัตราการหลั่งน้ำหวานต่อชั่วโมงที่สูง (เหรียงและสะตอ) หรือแม้ว่ามีอัตราการหลั่งน้ำหวานที่ต่ำก็ตาม (นุ่น) ปริมาณน้ำหวานโดยรวมทั้งต้นที่หลั่งออกมาภายในช่วงเวลาสั้นๆหลังดอกบานเต็มที่ ก็ทำให้เพียงพอที่จะดึงดูดค้างคาวเล็บกุดให้เข้ามาเยือนได้ ส่วนพืชในกลุ่ม Steady state flowering คือ เพกา และกล้วย เนื่องจากมีลักษณะดอกที่สามารถเก็บน้ำหวานได้ดี แม้มีอัตราการหลั่งน้ำหวานต่อชั่วโมงที่น้อย และจำนวนดอกบานต่อคืน แต่การเริ่มหลั่งน้ำหวานตั้งแต่ดอกยังไม่บานเต็มที่ เก็บสะสมไว้เรื่อยๆเพื่อให้เมื่อถึงเวลาที่ค้างคาวออกหากิน จะได้มีน้ำหวานมากเพียงพอสำหรับการเข้ามาเยือนของค้างคาวในแต่ละครั้ง อย่างไรก็ตาม การที่พืชแต่ละชนิดมีอัตราการหลั่งน้ำหวานที่แตกต่างกันอาจจะเป็นวิวัฒนาการของพืชเพื่อลดการแย่งชิงผู้ผสมเกสรชนิดเดียวกัน (Howell, 1977)

จากลักษณะของการสะสมน้ำหวานของพืชทั้ง 2 กลุ่มแสดงให้เห็นถึงข้อได้เปรียบในการดึงดูดผู้ผสมเกสรของพืชแต่ละชนิด เป็นลักษณะของการมีปฏิสัมพันธ์กันระหว่างพืชและสัตว์ในแบบพืชกับผู้ผสมเกสรตามธรรมชาติ น้ำหวานที่ผลิตออกมาจึงเปรียบเสมือนเป็นสิ่งตอบแทนแก่ผู้ผสมเกสรทั้งหลายที่เข้ามาเยือน ความผันแปรของอัตราการหลั่งน้ำหวานจะส่งผลต่อความถี่ในการมาเยือนและจำนวนครั้งที่มาเยือน ซึ่งเกี่ยวข้องกับความสำเร็จในการสืบพันธุ์ของพืช (Rathcke, 1992) การมีผู้ผสมเกสรที่เป็นค้างคาวเล็บกุดจะช่วยเพิ่มความสำเร็จในการสืบพันธุ์ของพืชได้ดียิ่งขึ้น เนื่องจากค้างคาวเล็บกุดมีพื้นที่หากินเป็นบริเวณกว้าง (ในรัศมีประมาณ 40 กิโลเมตรรอบถ้ำ) และสามารถนำเกสรดอกไม้ติดตัวไปได้คราวละมากๆ ทำให้เพิ่มโอกาสในการผสมเกสรข้ามต้นระหว่างพืชชนิดเดียวกันที่อยู่ไกลๆได้ดี ส่งผลต่อเปอร์เซ็นต์การติดผลและเมล็ด และยังส่งผลต่อการเพิ่มความหลากหลายของจีน (gene) ในรุ่นถัดไป ทำให้สามารถปรับตัวต่อสิ่งแวดล้อมใหม่ๆที่มีเปลี่ยนแปลงอยู่เสมอได้ดี ซึ่งเป็นลักษณะที่ได้เปรียบต่อวิวัฒนาการของพืชชนิดนั้น (Wilson, 1967) ดังนั้นจึงอาจจะพอสันนิษฐานได้ว่า พืชที่มีการสร้างน้ำหวานออกมามากๆ เพื่อต้องการดึงดูดให้ผู้ผสมเกสรเข้ามาเยือนบ่อยๆ ซึ่งจะเป็นการเพิ่มโอกาสในการผสมเกสรแบบข้ามต้นมากขึ้น

1967) โดยหมายความรวมถึงพืชที่มีการสร้างดอกออกมาจำนวนมากในระยะเวลาสั้นๆ (พืชกลุ่ม Mass flowering) อย่างเช่น เหรียง นุ่น และสะตอ ส่วนพืชกลุ่ม Steady state flowering อย่างเช่น เพกา และกล้วย แม้ปริมาณการสร้างน้ำหวานโดยรวมทั้งต้นจะน้อยเมื่อเทียบกับพืชกลุ่ม Mass flowering แต่ช่วงเวลาการออกดอกที่นานกว่าและมีอยู่เรื่อยๆเกือบตลอดทั้งปี ทำให้ค้างคาวสามารถเรียนรู้และกลายเป็นแหล่งอาหารที่คาดคะเนได้ว่าสามารถหากินจากพื้นที่เดิมๆได้ตลอดทั้งปี สำหรับค้างคาวเล็บกุดกลุ่มที่เป็นขาประจำ (Fleming, 1982) และกลุ่มขาจรที่แวะเวียนมาเยือนเป็นบางช่วงเมื่ออาหารจากแหล่งอื่นเริ่มลดน้อยลง ซึ่งก็อาจจะเป็นอีกกลยุทธอย่างหนึ่งที่ช่วยเพิ่มโอกาสในการผสมเกสรแบบข้ามในพืชกลุ่ม Steady state flowering

การสร้างน้ำหวานของดอกพืชแต่ละชนิดถูกกำหนดโดยอิทธิพลของความแปรผันทางพันธุกรรม ความแปรผันทางสิ่งแวดล้อม และความเชื่อมโยงกับลักษณะเฉพาะบางประการของพืชชนิดนั้นๆ (Rathcke, 1992) ซึ่งอาจจะมีความสัมพันธ์โดยตรงกับความสำเร็จในการสืบพันธุ์ แต่ถ้าหากพิจารณาเฉพาะในส่วนของความสัมพันธ์ดังกล่าว ดอกกล้วยจึงไม่มีความจำเป็นที่จะต้องสร้างน้ำหวาน เพื่อดึงดูดผู้ผสมเกสร หรือสร้างเกสรตัวผู้จำนวนมากเพื่อหวังผลจากการผสมเกสรให้เกิดการติดเมล็ด เพราะกล้วยยังสามารถขยายพันธุ์โดยการแตกหน่อได้อีก แทนที่จะอาศัยการขยายพันธุ์จากเมล็ดเพียงอย่างเดียวเหมือนในเหรียง นุ่น สะตอ และเพกา แต่อย่างไรก็ตามดอกกล้วยที่ได้รับการผสมเกสรจะให้ผลดก เมล็ดมากและเมล็ดสามารถเจริญเป็นต้นได้ดี (Liu *et al.*, 2002) เมื่อผลสุก ต้นที่ให้ผลกล้วยมากกว่าก็จะดึงดูดสัตว์ต่างๆให้เข้ามากินได้มากกว่า เป็นการเพิ่มโอกาสในการกระจายเมล็ดไปยังที่ต่างๆ และต้นกล้วยต้นใหม่ที่เกิดจากเมล็ดย่อมจะมีความสามารถในการปรับตัวต่อสิ่งแวดล้อมใหม่ๆและสามารถอยู่รอดตามธรรมชาติได้ดีกว่าต้นใหม่ที่เกิดจากการแตกหน่อ (เพราะมีความหลากหลายทางพันธุกรรมมากกว่า)