



แสงกับการตอบสนองทางชีวภาพของสัตว์
ในช่วงเวลาของการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ
The Light and Biotic Response in Animals
in the Periods of Climate Change

สิทธิศักดิ์ ปิ่นมงคลกุล¹

บทคัดย่อ

ช่วงแสงมีผลโดยตรงต่อการเปลี่ยนแปลงทางด้านสรีรวิทยาและพฤติกรรมของสัตว์ในสภาพภูมิอากาศที่มีการเปลี่ยนแปลงในปัจจุบัน การศึกษาการใช้ช่วงความยาวของวันโดยสัตว์ในระดับสรีรวิทยาและยีนเริ่มจากการทดลองเปรียบเทียบแสดงให้เห็นถึงบทบาทที่สำคัญของแสงในการกำหนดความเหมาะสมของสัตว์ตามสภาพแวดล้อมในแต่ละฤดูกาล ช่วงฤดูกาลที่เหมาะสมนั้นแสงจะเริ่มส่งผลต่อลำดับทางสรีรวิทยาผ่านการนำเข้าไปทำให้เกิดจากการแปรผลจากการใช้ช่วงความยาวของวันและส่งผลกระทบต่อฮอร์โมนเฉพาะที่จะกำหนดว่าสัตว์ต้องเตรียมตัวพัฒนา เจริญพันธุ์ จำศีล เข้าสู่ระยะพักตัวหรือย้ายถิ่น กลไกพื้นฐานในการรักษาช่วงระยะเวลาตามฤดูกาลและการปรับตัวในช่วงที่มีการเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศได้ถูกนำมาศึกษาในระดับสรีรวิทยาและยีน บทความนี้แสดงให้เห็นว่าการปรับตัวของสัตว์ต่อสภาพอากาศที่เปลี่ยนแปลงขึ้นอยู่กับการพึ่งพาตัวชี้้นำในระหว่างการปรับตัวเพื่อการอยู่รอดของสัตว์ในสภาพภูมิอากาศวิฤติ

¹สาขาชีววิทยา คณะวิทยาศาสตร์ มหาวิทยาลัยพะเยา จ.พะเยา 56000

E-mail: Sitthisak.pi@up.ac.th

ABSTRACT

Day light has direct effects to physiological changes and animal behaviors of the current climate change. The study use of day length by animals at physiological and genetic levels, beginning with a comparative experimental study that shows the preeminent role of light in determining fitness in seasonal environments. Seasonally appropriate times, light initiates a cascade of physiological events mediating the input and interpretation of day length to the output of specific hormones that ultimately determine whether animals prepare to develop, reproduce, hibernate, enter dormancy, or migrate. The mechanisms that form the basis of seasonal time keeping and their adjustment during climate change are reviewed at the physiological and genetic levels. This article shows that animal adaptations to climate change dependency on internal cues during adaptations for animal survival in periods of climatic stress.

คำสำคัญ: การตอบสนองทางชีวภาพ การเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศ แสง

Keywords: Biotic response, Climate change, Light

บทนำ

สรีรวิทยา (physiology) มีความเกี่ยวเนื่องกันระหว่างจีโนม (genome) และสภาพแวดล้อม (environment) ซึ่งการตอบสนองทางสรีรวิทยาต่อสภาพแวดล้อมสามารถเกิดขึ้นได้หลายระดับ รวมถึงความสามารถในการเปลี่ยนแปลงของลักษณะทางฟีโนไทป์ต่อการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อม (phenotypic plasticity) ในระดับสิ่งมีชีวิตและการเกิดวิวัฒนาการของสิ่งมีชีวิต เช่น การเปลี่ยนแปลงของยีนในระดับประชากร การเปลี่ยนแปลงของสภาพอากาศเกิดขึ้นอย่างรวดเร็วตั้งแต่สิ้นสุดยุคระหว่างยุคน้ำแข็งกับยุคที่โลกอบอุ่นขึ้นอย่างเฉียบพลันที่เรียกว่าปรากฏการณ์นี้ว่า Younger-Dryas เมื่อประมาณ 12,000 ปีก่อน (Steffenson et al., 2008) ซึ่งอุณหภูมิพื้นผิวโลกในปัจจุบันร้อนขึ้นกว่าเมื่อ 1,200 ปีที่แล้ว (Esper et al., 2002) ระดับของ CO₂ ในบรรยากาศในปัจจุบันสูงกว่าเมื่อประมาณ 125,000 ปีก่อน (Siegenthaler et al., 2005) บรรยากาศใน

ปัจจุบันที่ละติจูดเขตร้อนและขั้วโลกร้อนเร็วกว่าละติจูดเขตศูนย์สูตร (IPCC, 2001) การเพิ่มขึ้นของอุณหภูมิส่งผลโดยตรงต่อโลกของสิ่งไม่มีชีวิต (abiotic) ได้แก่ การหายไปของภูเขาและธารน้ำแข็งขั้วโลก การละลายของน้ำแข็งขั้วโลก และการเพิ่มขึ้นของระดับน้ำทะเล (IPCC, 2007)

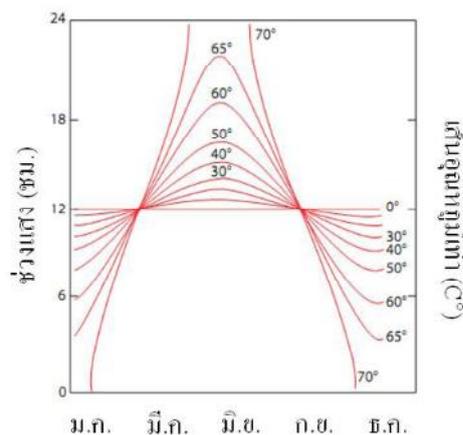
การเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศมีความสัมพันธ์กับความยาวของช่วงแสงของโลก ความยาวของช่วงแสงทำให้เกิดฤดูกาลที่แตกต่างกันส่งผลให้สัตว์มีการปรับตัวด้านลักษณะและพฤติกรรมเพื่อให้เหมาะสมกับสภาพแวดล้อมตามฤดูกาลทั้งในเขตอบอุ่นและเขตร้อนโลกที่เปลี่ยนแปลงไป พฤติกรรมและกิจกรรมตามฤดูกาลในสัตว์มักจะเกี่ยวข้องกับการตอบสนองต่อช่วงแสง ความสามารถในการใช้ความยาวของช่วงแสงในการกำหนดพฤติกรรมตามฤดูกาลหรือสรีรวิทยา ดังนั้นเพื่อความเข้าใจการตอบสนองทางชีวภาพต่อการเปลี่ยนแปลงของสภาพภูมิอากาศจึงต้องมีการศึกษากลไกต่าง ๆ ของการตอบสนองทางชีวภาพกับการ

เปลี่ยนแปลงสภาพอากาศที่เกิดขึ้นอย่างรวดเร็วในปัจจุบัน ในบทความนี้ได้รวบรวมทฤษฎีและงานวิจัยที่ได้ตรวจสอบพื้นฐานทางสรีรวิทยาของการตอบสนองทางชีวภาพต่อการเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศที่เกิดขึ้นอย่างรวดเร็วในช่วงเวลาที่ผ่านไป โดยให้ความสำคัญกับงานวิจัยที่มีการศึกษาในเขตโซนร้อนและเขตร้อนซึ่งตั้งอยู่บน 2 ใน 3 ของทวีปทั่วโลก ทำการตรวจสอบรูปแบบตามเขตภูมิศาสตร์ทั้งด้านแสงและอุณหภูมิรวมทั้งบทบาทที่สัมพันธ์กันของแสงและอุณหภูมิที่ได้จากการทดลองในการกำหนดความเหมาะสมของประชากร ที่เกิดจากการตอบสนองทางสรีรวิทยาและฮอร์โมนที่มักจะเปลี่ยนแปลงไปเนื่องจากผลของการคัดเลือกประชากรที่มีผลต่อการวิวัฒนาการต่อไป

การเปลี่ยนแปลงของแสงและอุณหภูมิ

การหมุนรอบของแกนโลกส่งผลให้แสงและอุณหภูมิเกิดการเปลี่ยนแปลงในแต่ละวัน และการที่โลกหมุนรอบดวงอาทิตย์ทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงทั้ง

แสง อุณหภูมิและฤดูกาล ถึงแม้ว่าจะไม่มีการเปลี่ยนแปลงในความยาวของช่วงแสง ที่เกิดขึ้นเป็นประจำในแต่ละปีตามแนวบริเวณเขตเส้นศูนย์สูตร (รูปที่ 1) แต่ในบริเวณขั้วโลกกลับพบว่ามีการเปลี่ยนแปลงประจำปีในช่วงความยาวของช่วงแสง เพิ่มขึ้นโดยรูปแบบของความยาวของช่วงแสงในฤดูร้อนเพิ่มขึ้น ความยาวของช่วงแสงในช่วงฤดูหนาวสั้นลง โดยการเปลี่ยนแปลงของความยาวช่วงแสงที่สัมพันธ์กับการเพิ่มขึ้นของละติจูดไม่ได้รับผล กระทบจากการเปลี่ยนแปลงสภาพภูมิอากาศที่เกิดขึ้น ในขณะที่ความยาวของช่วงแสง ของโลกเรายังเหมือนเดิมเช่นทุกวันนี้มากกว่า 10,000 ปี และจะยังคงสภาพเดิมต่อไปอีก 10,000 ปี ดังนั้น การเปลี่ยนแปลงความยาวของช่วงแสงที่เกิดขึ้นในทุกปีจึงมีความสัมพันธ์กับการเปลี่ยนแปลงของฤดูกาลในแต่ละปีและจะยังคงดำเนินต่อไปตลอดระยะเวลาของวิวัฒนาการ (Walther et al., 2002)



รูปที่ 1 ความผันแปรของภูมิศาสตร์และฤดูกาลในช่วงความยาวของช่วงแสง (ดวงอาทิตย์ขึ้นถึงดวงอาทิตย์ตก) ที่ละติจูดที่แตกต่างกัน ($^{\circ}$ N) (Danilevskii et al., 1965) ในบริเวณขั้วโลกเหนือ

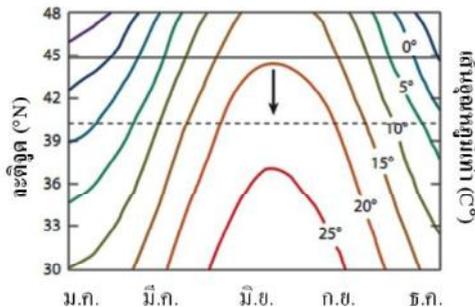
เนื่องจากแกนการหมุนของโลกจะทำมุมเอียงกับดวงอาทิตย์ แสงของดวงอาทิตย์จึงแผ่ไปทั่วขั้วโลก

และส่งผลให้พื้นผิวโลกร้อนน้อยลง การเปลี่ยนแปลงอุณหภูมิในแต่ละปีจะเพิ่มขึ้นตามความสูงของเส้น

ละติจูด ในรูปที่ 2 แสดงถึงเส้นอุณหภูมิเท่า (isotherm) ของอุณหภูมิประจำเดือนโดยเฉลี่ยในทวีปอเมริกาเหนือทางทิศตะวันออกจากอ่าวเม็กซิโกถึงชายแดนแคนาดา สิ่งที่สังเกตได้ 3 ประการจากลักษณะของเส้นอุณหภูมิเท่าในรูปที่ 2 คือ 1) เส้นไอโซเทอร์ม ในช่วงฤดูร้อนห่างกันมาก ทำให้เกิดความแตกต่างทางความร้อนไม่มากนัก โดยพบว่าอุณหภูมิในช่วงฤดูร้อนใน รัฐมินนิโซตา (Minnesota) ไม่ค่อยมีความแตกต่างจาก รัฐมิสซิสซิปปี (Mississippi) 2) เส้นอุณหภูมิเท่าฤดูหนาวใกล้เคียงกัน ทำให้เกิดความแตกต่างของอุณหภูมิสูงมาก และพบว่าอุณหภูมิในช่วงฤดูหนาวใน รัฐมินนิโซตา แตกต่างจากรัฐมิสซิสซิปปี 3) เส้นอุณหภูมิเท่า 15 °C ทำให้เกิดฤดูร้อนถึง 10 เดือนครึ่งตลอดบริเวณอ่าวเม็กซิโก (30 °N) แต่มีเพียง 2 เดือนเท่านั้นที่เกิดฤดูร้อนแถวชายแดนแคนาดา (48 °N) ข้อสังเกตนี้ชี้ให้เห็นถึงความแตกต่างของสภาพภูมิอากาศทางตะวันออกของทวีปอเมริกาเหนือซึ่งมี

ความหนาวเย็นในฤดูหนาวเพียงชั่วคราวเท่านั้น (IPCC, 2001)

จากรูปแบบทางภูมิศาสตร์และอุณหภูมิประจำปีที่มีการเปลี่ยนไปตามภาวะโลกร้อน ทำให้ภูมิอากาศที่อบอุ่นมีกระบวนการที่เร็วขึ้นในช่วงฤดูหนาวมากกว่าในฤดูร้อนและเกิดการเปลี่ยนแปลงที่รวดเร็วขึ้นตามการเพิ่มขึ้นของละติจูด (IPCC, 2001; IPCC, 2007) ฤดูหนาวที่อุ่นขึ้นส่งผลต่อการเริ่มต้นของฤดูใบไม้ผลิ การเข้าสู่ฤดูหนาวช้าลง ฤดูที่เหมาะสมในการเจริญของพืชพันธุ์ยาวนานขึ้น ลดความรุนแรงและช่วงเวลาของฤดูหนาวจากการเพิ่มขึ้นของความร้อน ในส่วนของซีกโลกเหนือ ภูมิภาคต่าง ๆ ทางซีกโลกเหนือจะเหมือนกับซีกโลกใต้มากขึ้น ในขณะเดียวกัน ซีกโลกใต้ก็จะเหมือนกับภูมิภาคในซีกโลกเหนือมากขึ้น ในไม่ช้า ผลกระทบโดยตรงของอุณหภูมิจะทำให้เกิดการเปลี่ยนแปลงกับสิ่งมีชีวิตซึ่งไม่สามารถคาดการณ์ได้



รูปที่ 2 เส้นอุณหภูมิเท่า (isotherm) สำหรับอุณหภูมิโดยเฉลี่ยในแต่ละวันในตอนกลางและทางเหนือของอเมริกาเหนือจากอ่าวเม็กซิโกถึงชายฝั่งแคนาดา (Bradshaw et al., 2004) ภาวะโลกร้อน (ลูกศรชี้) ทำให้อุณหภูมิเฉลี่ยตลอดปีของละติจูดทางเหนือ (เส้นทึบสีดำ) มีความใกล้เคียงกับอุณหภูมิละติจูดทางใต้ (เส้นประสีดำ) มากยิ่งขึ้น

จังหวะพฤติกรรมที่สัตว์แสดงเป็นประจำในรอบปี (Circannual Rhythms)

สัตว์ที่มีช่วงชีวิตสั้นโดยส่วนใหญ่จะมีระยะเวลาของการเจริญพันธุ์สั้นซึ่งขึ้นอยู่กับความยาว

ของช่วงแสง แต่สำหรับสัตว์ที่มีช่วงชีวิตที่ยาวไม่ว่าจะเป็นสัตว์จำพวกหนอนปล้อง (annelids) สัตว์พวกผิวหนาม (echinoderms) นก และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม จะขึ้นอยู่กับทั้งการเปลี่ยนแปลงความยาวของช่วงแสง

ที่สอดคล้องกับพฤติกรรมที่สัตว์แสดงเป็นประจำทุกปี และระยะดื้อ (refractory period) ต่อกิจกรรมต่าง ๆ ตามฤดูกาล (Bradshaw and Holzapfel, 2007) การเกิดพฤติกรรมที่เกิดขึ้นประจำรอบปีของสัตว์นั้นจะเกิดจากภายในตัวสัตว์โดยมีช่วงจังหวะทางสรีรวิทยา ประมาณ 1 ปี (9 - 15 เดือน) สำหรับช่วงชีวิตของสัตว์ที่มีอายุยาวนานมากขึ้นจังหวะพฤติกรรมที่สัตว์แสดงเป็นประจำในรอบปีอาจจะใช้เวลาหลายปี เช่น ในนกยอหดน้ำหัวดำ (Stonechat; *Saxicola torquata*) เพศผู้จะมีชีวิตอยู่ประมาณ 10 ปี หากมีอุณหภูมิคงที่ มีรอบของแสงสว่างและความมืดคงที่ และได้รับอาหารที่คงที่ นกจะมีจังหวะของต่อมบ่งเพศและการสลัดขนที่ชัดเจนทุก 10 เดือน (Gwinner, 1996) พฤติกรรมที่เกิดขึ้นในรอบปีของสัตว์นี้ถูกกำหนดโดยความยาวของช่วงแสง โดยไม่มีการกำหนดช่วงแสงวิกฤตที่ตายตัว ความยาวของช่วงแสงอาจจะสั้นหรือยาวก็ได้ขึ้นอยู่กับวงจรชีวิตต่อการตอบสนองต่อช่วงแสงของสิ่งมีชีวิตนั้น ๆ ภายใต้สภาวะทางธรรมชาติ พฤติกรรมของสัตว์ที่เกิดขึ้นในรอบปีจะถูกกำหนดโดยการเปลี่ยนแปลงของความยาวของช่วงแสงตามฤดูกาล วันสั้นในช่วงปลายฤดูร้อนจะเป็นประโยชน์ต่อจังหวะชีวิตของสัตว์เนื่องจากพฤติกรรมของสัตว์ที่เกิดขึ้นในรอบปีจะเกิดขึ้นหลังตามเวลาที่เกิดขึ้นจริง ในขณะที่วันสั้นในช่วงต้นฤดูร้อนจะทำให้เกิดจังหวะของพฤติกรรมล่าช้าเนื่องจากพฤติกรรมของสัตว์ที่เกิดขึ้นในรอบปีจะเกิดขึ้นก่อนตามเวลาที่เกิดขึ้นจริง (Gwinner, 1986; Miyazaki et al., 2006) ในช่วงระหว่างรอบฤดูกาลประจำปี พฤติกรรมของสัตว์ที่เกิดขึ้นจะมีการเปลี่ยนแปลงโดยแรงกระตุ้นทางสรีรวิทยา และถ้าสัตว์ต่าง ๆ ไม่มีการกระตุ้นทางสรีรวิทยาเกินขีดขนาดของความเปลี่ยนแปลงที่จะทำให้วงจรชีวิตเปลี่ยนแปลง จะทำให้การเปลี่ยนแปลงการแสดงพฤติกรรมเป็นไปอย่างล่าช้าประมาณในปีถัดไป ยกตัวอย่างเช่น ปลาที่อยู่ใน

สภาพแวดล้อมในทะเล ถ้าไม่มีการเจริญทางเพศเต็มที่ และมีการย้ายถิ่นในช่วงเวลาที่เหมาะสม อาจจะต้องรอไปจนถึงปีถัดไปในการสืบพันธุ์ (Duston and Bromage, 1986; Taranger et al., 1999) ดังนั้นการเปลี่ยนแปลงความยาวของช่วงแสงจะเป็นตัวกำหนดความสมบูรณ์ทางเพศโดยมีการปรับให้สัมพันธ์กับรอบเวลาที่จะเป็นตัวกระตุ้นประจำรอบปีของสัตว์ให้มีการปรับเปลี่ยนช่วงชีวิตไปพร้อม ๆ กับช่วงจังหวะของรอบปี (Miyazaki et al., 2006)

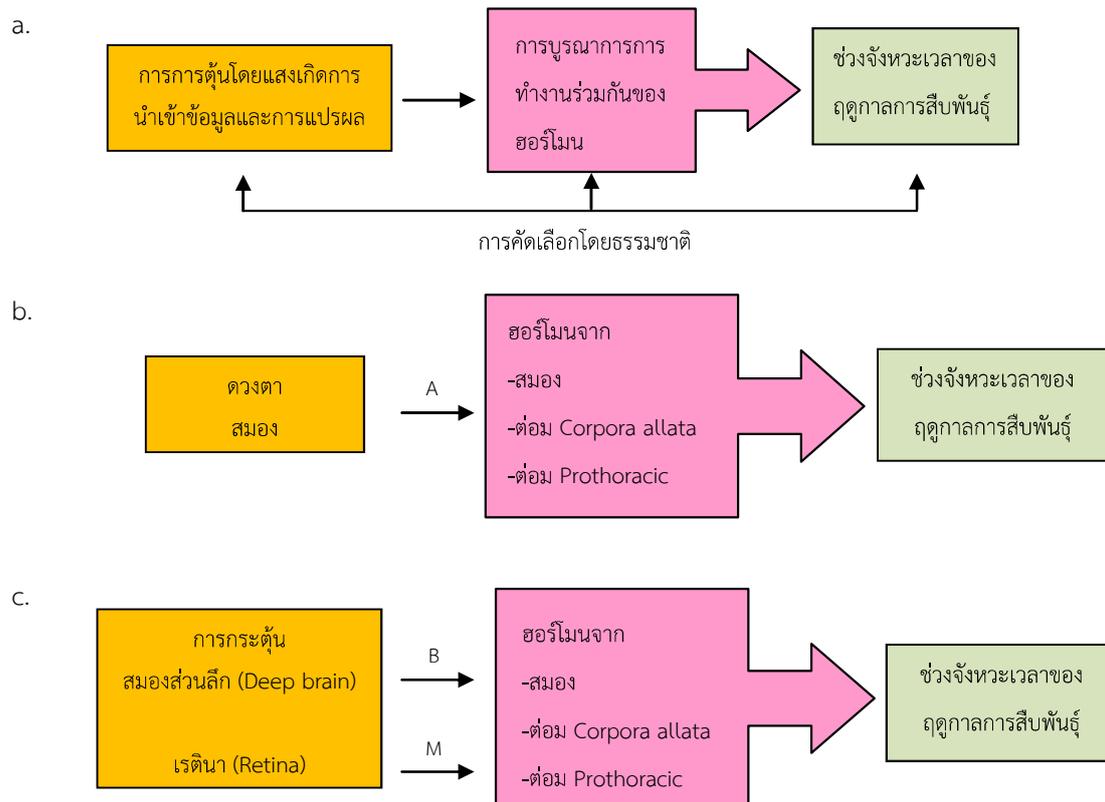
ในส่วนของนกกระหม่อมดำ (Blackcap warbler; *Sylvia atricapilla*) ในยุโรป ช่วงกลางวันที่ยาวนานขึ้นในฤดูใบไม้ผลิทำให้เกิดการย้ายถิ่นและเจริญพันธุ์ และช่วงวันที่ยาวนานขึ้นในฤดูร้อนทำให้เกิดระยะดื้อและนกหยุดการเจริญพันธุ์และเริ่มผลิตขน ความยาวของช่วงแสงที่สั้นขึ้นในฤดูใบไม้ร่วงเร่งให้เกิดการย้ายถิ่น ในช่วงปลายฤดูร้อนและฤดูใบไม้ร่วงจะมีระยะดื้อหลายวัน และในระยะดื้อดังกล่าว จะไม่มีกิจกรรมใด ๆ สำหรับการเจริญพันธุ์ และระยะดื้อจะสิ้นสุดลงในช่วงวันสั้นในช่วงฤดูหนาวและนกก็จะเริ่มเจริญพันธุ์อีกครั้งไปจนถึงช่วงความยาวของช่วงแสงที่นานขึ้นในฤดูใบไม้ผลิ (Dawson et al., 2001; Dawson, 2002) จากกรณีนี้การเปลี่ยนแปลงทางสรีรวิทยาจะมีปฏิสัมพันธ์กันระหว่างการเปลี่ยนแปลงของฤดูกาลและความยาวของช่วงแสงกับการเกิดพฤติกรรมประจำรอบปีของสัตว์และระยะดื้อจะส่งผลต่อเวลาของการเจริญพันธุ์ การผลิตขนและอพยพซึ่งสอดคล้องกับโอกาสตามฤดูกาล

การแปลผลความยาวของวันสู่ลักษณะฟีโนไทป์ตามฤดูกาล: การทำงานของฮอร์โมน

ความยาวของรอบวันแสดงบทบาทสำคัญในการกำหนดช่วงของการพัฒนาระบบสืบพันธุ์ให้เป็นไปตามฤดูกาลโดยการทำงานของฮอร์โมนเพื่อปรับ

ปริมาณของฮอร์โมนให้เหมาะสมกับอัตราการพัฒนาใน
ระยะต่าง ๆ จึงจำเป็นจะต้องมีกลไกในการนำเข้าและ
การแปรผลความยาวของช่วงแสงและผลิตผลทางวิทยา
ต่อมไร้ท่อซึ่งส่งผลต่อลักษณะทางฟีโนไทป์ตามฤดูกาล
(รูปที่ 3) เพื่อให้เห็นภาพของวิถีของการนำเข้าและ

ผลผลิตในสัตว์ต่าง ๆ ได้มีการเปรียบเทียบการควบคุม
การตอบสนองต่อช่วงแสงของการเจริญพันธุ์ตาม
ฤดูกาลของสัตว์ต่างๆ ในกลุ่มของแมลง นกและสัตว์เลี้ยง
เลี้ยงลูกด้วยนม

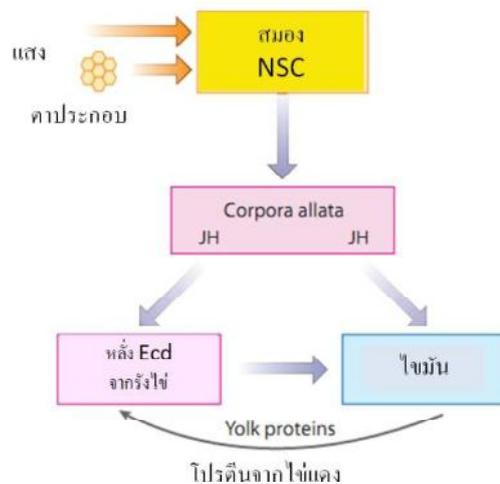


ภาพที่ 3 การนำเข้า (input) การแปรผล (interpretation) และการบูรณาการการทำงานของฮอร์โมน (hormonal integration) ของระบบสรีรวิทยาต่อปฏิบัติการตอบสนองต่อช่วงแสง (photoperiodic response) (a) ความสามารถในการสืบพันธุ์ถูกกำหนดโดยเวลาที่เหมาะสมที่สุดของช่วงฤดูกาลสืบพันธุ์ โดยจะประสานกันระหว่างการเปลี่ยนแปลงของฤดูกาลในสภาวะแวดล้อม และความผันแปรของช่วงเวลาที่เหมาะสมจะอยู่ภายใต้กระบวนการคัดเลือกโดยสภาวะแวดล้อมและธรรมชาติแบบย้อนกลับ (feed back) จากนั้นจะปรับกระบวนการการตอบสนองทางสรีรวิทยาให้เหมาะสมสำหรับช่วงเวลาของการสืบพันธุ์ (b) กลุ่มแมลง (A. arthropods) (c) กลุ่มนก (B, bird) และสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม (M, mammals)

แมลง

การควบคุมการตอบสนองต่อช่วงแสงของการพัฒนาตามฤดูกาลในระดับฮอร์โมนในกลุ่มแมลง (arthropod) ได้จากการเจริญเต็มวัยและการพักการเจริญของแมลงวัน (diptera) เนื่องจากงานวิจัยส่วนใหญ่เกี่ยวข้องกับการเปลี่ยนตามอายุของ *Drosophila* และสรีรวิทยาการเจริญพันธุ์ของยุงพาหะที่ทำให้เกิดโรคในมนุษย์ ทั้งแมลงหวี่ชนิด *Drosophila melanogaster* (Saunders et al., 1990) และยุงรำคาญ (*Culex pipiens*) (Tate and Vincent, 1936) สามารถผ่านช่วงเวลาการพักการเจริญของรังไข่ของตัวเต็มวัยและการพัฒนาของรังไข่จะหยุดเมื่อถึงระยะการพัฒนาของเซลล์สืบพันธุ์ในระยะแรก (previtellogenic stage) ไขมันถูกทำลายและเพิ่มการ

ต้านทานความเครียดที่เกิดขึ้น การพัฒนารังไข่อย่างต่อเนื่องหรือการหยุดพักการเจริญของรังไข่ขึ้นอยู่กับวิถีสัญญาณของอินซูลิน (insulin) และจูวีไนล์ฮอร์โมน (juvenile hormone) สารประกอบกลุ่มเซสควิเทอร์พีนอยด์ (sesquiterpenoid) ถูกหลั่งจากคอร์โปลา อัลลาตา (corpora allata) อยู่เหนือหลอดอาหารใกล้ ๆ กับเส้นประสาทเชื่อมปมประสาทสมอง (รูปที่ 4) กล่าวโดยสรุป ทั้งวิถีสัญญาณของอินซูลินที่มีหรือไม่มีจูวีไนล์ฮอร์โมนจากคอร์โปลา อัลลาตา (corpora allata) และฮอร์โมน เอคโตสเตอร์รอยด์ (ecdysteroid) ซึ่งเป็นฮอร์โมนที่เกี่ยวข้องกับการลอกคราบ (molting hormone) ของแมลงจากรังไข่ จะควบคุมการพัฒนาของไข่ (Nijhout, 1994)

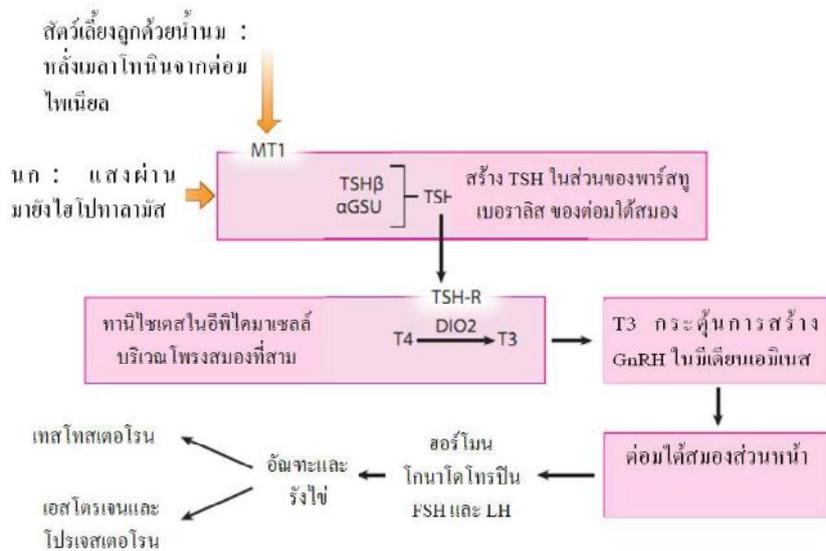


รูปที่ 4 แสดงการควบคุมการเจริญของรังไข่ในแมลงวัน (Diptera) โดยช่วงของแสงที่ผ่านเข้าสู่ตาประกอบหรือส่องผ่านโดยตรงเข้าสู่ตาที่ทำหน้าที่พิเศษเป็นตัวรับแสง (extraoptic photoreceptors) ในสมอง ผลจากการกระตุ้นดังกล่าวทำให้เกิดการหลั่งของ insulin-like proteins (IIP) จาก median dorsal neurosecretory cells (NSC) ในสมอง ไปกระตุ้น corpora allata ให้หลั่ง juvenile hormone (JH) ไปมีผลต่อการเจริญของรังไข่ในช่วงแรกเพื่อกระตุ้นการสร้างโปรตีนจากไข่แดง (yolk protein) ในรังไข่และไขมันในร่างกาย (fat body) และเกิดการหลั่ง ecdysteroid (Ecd) โดยรังไข่ ซึ่ง Ecd จากรังไข่จะยังคงรักษาสภาพการสร้างโปรตีนจากไข่แดงจากไขมันในร่างกายตลอดการเจริญของรังไข่

สัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมและนก

วงจรการเจริญพันธุ์ตามฤดูกาลของสัตว์ที่มีกระดูกสันหลังทั่วไปถูกควบคุมโดยการหลั่งฮอร์โมนจากไฮโปทาลามัส (hypothalamus) ถึงต่อมใต้สมองส่วนหน้า (anterior pituitary) (รูปที่ 5) ฮอร์โมนโกนาโดโทรปินรีลีสซิ่งฮอร์โมน (gonadotropin-releasing hormone ,GnRH) จากจากไฮโปทาลามัสกระตุ้นทำให้เกิดการหลั่งลูทีไนซิ่งฮอร์โมน (luteinizing hormone, LH) ทำหน้าที่กระตุ้นให้เกิดการตกไข่และ

สร้างคอร์ปัสลูเทียม (corpus lutium) และฟอลลิเคิลสติมูเลตติ้งฮอร์โมน (follicle-stimulating hormone, FSH) จากต่อมใต้สมองส่วนหน้า (anterior pituitary) ฮอร์โมน LH จะเร่งการผลิตฮอร์โมนเพศชาย (testosterone) จากอัณฑะและการผลิตฮอร์โมนเพศหญิง (estrogen) และโปรเจสเตอโรน (progesterone) จากรังไข่ และการตกไข่ ส่วนฮอร์โมน FSH การพัฒนาการเจริญของอสุจิในอัณฑะและการเจริญของไข่ในรังไข่ (Goldman, 2001)



รูปที่ 5 การกระตุ้นการทำงานของอวัยวะสืบพันธุ์ (gonadal finction) ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม โดยการกระตุ้นการทำงานจากแสง เมื่อแสงผ่านเข้าทางเรตินา (retina) ในตาสัตว์และส่งสัญญาณไปยังต่อมไพเนียล (pineal gland) ซึ่งมีผลต่อการทำงานของเมลาโทนิน (melatonin) ซึ่งเมลาโทนินจะถูกกระตุ้นโดยความมืดและถูกยับยั้งโดยแสงสว่าง เมลาโทนินจะรวมเข้ากับตัวรับเมลาโทนิน (melatonin receptor 1; MT 1) ที่ส่วนของพาร์สทูเบอร์าลิส (pars tuberalis) ของต่อมใต้สมอง (pituitary gland) ส่วนในนกนั้นได้รับแสงผ่านมายังบริเวณส่วนกลางด้านล่างของไฮโปทาลามัส (ventral medial hypothalamus) และส่งต่อไปยังส่วนของพาร์สทูเบอร์าลิส (pars tuberalis) บริเวณพาร์สทูเบอร์าลิส (pars tuberalis) จะเกิดการถอดรหัสของสายเบต้าไทรอยด์สติมูเลตติ้งฮอร์โมน (beta subunit of thyroid stimulating hormone; TSHβ) ที่อยู่ในรูปของโปรตีนที่แตกต่างกับสายอัลฟาไกลโคโปรตีนฮอร์โมน (alpha subunit of glycoprotein hormone; αGSU) ในการสร้างไทรอยด์สติมูเลตติ้งฮอร์โมน (thyroid stimulating hormone; TSH) ที่พร้อมจะออกฤทธิ์ ไทรอยด์สติมูเลตติ้งฮอร์โมนจะถูกส่งผ่านไปยังทานไซเตส (tanycytes) ในอีพิดิมาเซลล์ (epidymal cell) บริเวณผนังของโพรงสมองที่สาม (third

ventricle) เมื่อรวมกับตัวรับของไทรอยด์สติมูเลตติ้งฮอร์โมนผ่านทางการทำงานของ cAMP จะกระตุ้นให้เกิดการสร้างเอนไซม์ไดโอดิเนส 2 (deiodinase2; DIO2) ทำหน้าที่สลายโมนไอโอดไทโรซิน (monoiodotyrosine) และไดไอโอดไทโรซิน (diiodotyrosine) เป็นไอโอดีน (I_2) เร่งปฏิกิริยาการเปลี่ยนไทรอกซิน (thyroxine; T4) ไปเป็นไตรไอโอดไทโรนิน (tri-iodothyronine; T3) จากนั้น T3 จะกระตุ้นการสร้างโกนาโดโทรปินรีลีสซิงฮอร์โมน (gonadotropin releasing hormone; GnRH) ส่งไปยังต่อมใต้สมองส่วนหน้า (anterior pituitary) ผ่านทางหลอดเลือดระหว่างไฮโปทาลามัสกับต่อมใต้สมอง (pituitary portal system) กระตุ้นการหลั่งโกนาโดโทรปินฟอลลิเคิลสติมูเลตติ้งฮอร์โมน (gonadotropin follicle - stimulating hormone; FSH) และลูทีไนซิงฮอร์โมน (luteinizing hormone; LH) กระตุ้นการเจริญของอัมตะและรังไข่ให้สร้างฮอร์โมนเทสโทสเตอโรน (testosterone) ในเพศผู้ สร้างเอสโตรเจน (estrogen) และโปรเจสเตอโรน (progesterone) ในเพศเมีย (Paul et al., 2008)

ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม มีการรับแสงผ่านจอประสาทตาทางเดียว จากนั้นการกระตุ้นทางสัญญาณไฟฟ้าจะถูกส่งไปยังต่อมไพเนียล (pineal gland) ผ่านซุพราไคแอสมาติก นิวเคลียส (suprachiasmatic nucleus) ผ่านพาราเวนทริคิวลาร์ นิวเคลียส (paraventricular nucleus, PVN) และซุพีเรียเซอร์วิคัล แกงเกลีย (superior cervical ganglion, SCG) ในสมองส่วนไฮโปทาลามัส การกระตุ้นทางสัญญาณไฟฟ้าจะหยุดการผลิตเมลานิน (melatonin) จากต่อมไพเนียล (pineal gland) ทำให้ช่วงแสงยาวส่งผลให้การผลิตเมลานิน (Melatonin) ในเวลากลางคืนสั้นลง และทำให้ช่วงแสงสั้นส่งผลให้การผลิตเมลานิน (melatonin) ในเวลากลางคืนนานขึ้น (Goldman, 2001) การรวมกันของเมลานิน (melatonin) โดยตัวรับ Melatonin receptor – 1 ในพาร์ส ทูเบอร์าลิส (pars tuberalis) จากต่อมใต้สมอง (pituitary gland) จะกระตุ้นให้เกิดการผลิตโกนาโดโทรปิน (Gonadotropin) (Dardente et al., 2003) ในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่แตกต่างออกไป การเจริญพันธุ์เกิดจากการกระตุ้นจากช่วงแสงสั้นหรือช่วงแสงยาวอย่างใดอย่างหนึ่ง เนื่องจากการเหนี่ยวนำ Deiodinase 2 (DIO2) ที่กระตุ้นให้เกิดการสร้างไทรอยด์ฮอร์โมน (thyroid hormone) โดยเปลี่ยน

ไทรอกซิน (thyroxine, T4) ไปเป็นไตรไอโอดไทโรนิน (tri-iodothyronine, T3) T3 จะไปกระตุ้นให้เกิดการสร้างโกนาโดโทรปินรีลีสซิงฮอร์โมน (gonadotropin releasing hormone, GnRH) จากสมองส่วนล่างของไฮโปทาลามัสที่เรียกว่า median eminence GnRH จะถูกส่งผ่านทางหลอดเลือดระหว่างไฮโปทาลามัสกับต่อมใต้สมอง (pituitary portal system) ไปยังต่อมใต้สมองส่วนหน้า (anterior pituitary) กระตุ้นให้เกิดการหลั่งฟอลลิเคิลสติมูเลตติ้งฮอร์โมน (FSH) และลูทีไนซิงฮอร์โมน (LH) ซึ่งการตอบสนองนี้เกิดขึ้นได้โดยช่วงวันยาว แต่สามารถเกิดขึ้นได้กับสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมที่ผสมพันธุ์กันทั้งวันสั้นและวันยาว (Hanon et al., 2008)

ในนก การตอบสนองต่อช่วงแสงส่วนใหญ่ถูกควบคุมโดยนำแสงเข้าทางเข้าตาโดยตรงไปยังสมองไฮโปทาลามัสส่วนล่าง (ventral hypothalamus) (Dawson, 2002) จากนั้นการทำงานของแสงในนกก็น่าจะคล้าย ๆ กับในสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนม และกระตุ้นให้เกิดการผลิตโกนาโดโทรปิน (gonadotropin) (Nakao et al., 2008)

การเจริญพันธุ์ตามฤดูกาลโดยทั่วไปของสัตว์ขาปล้อง นกและสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมจะเกิดจากระบบประสาทต่อมไร้ท่อ (neuroendocrine axis) ซึ่งจะ

เริ่มต้นเมื่อมีแสงเข้าและหยุดเมื่อมีการหลั่งโกนาโดโทรปิน (gonadotropin) หรือสารเทอร์ปีนอยด์ (terpenoid) สำหรับแมลง หรือสารเปปไทด์ (peptide) ในสัตว์ที่มีกระดูกสันหลัง บทบาทของแสงในกระบวนการนี้เป็นการตอบสนองต่อช่วงแสงเพียงเริ่มต้นซึ่งส่งผลให้เกิดการเจริญพันธุ์ในช่วงเวลาที่เหมาะสมของปี การเริ่มต้นของเหตุการณ์นี้อาจจะมีการจับคู่ผสมพันธุ์ การให้กำเนิดลูก หรือการวางไข่ ออกเป็นหลายเดือน ดังนั้นแสงจึงเป็นตัวทำนายได้ว่าจะเกิดอะไรขึ้นในอนาคตของวงจรชีวิต หน้าที่ทางสรีรวิทยาโดยมากเกี่ยวข้องกับโดยตรงกับการตอบสนองการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมชั่วคราว แต่ในระยะยาว สภาพแวดล้อมในอนาคตที่มีแสงเป็นตัวกำหนดจะเกี่ยวข้องกับการตอบสนองต่อความยาวของช่วงแสง (photoperiodism) ทั้งในส่วนที่เกี่ยวข้องกับการตอบสนองต่อช่วงแสง ทั้งเป็นตัวกำหนดวงจรพฤติกรรมของสัตว์ที่เกิดขึ้นเป็นประจำ ทั้งนำไปสู่ระยะต้อ หรือว่าช่วงเวลาที่ยาวนานต่อไปหลังจากสิ้นสุดระยะต้อแล้ว การปรับเปลี่ยนวงจรชีวิตโดยทั่วไปจะสำเร็จได้ต้องอยู่ในสถานที่ที่เหมาะสมและเวลาที่เหมาะสม (Lyon et al., 2008) ถ้ามีเวลาที่เอื้อต่อการเจริญพันธุ์ ก็จะมีเวลาที่เหมาะสมในการเริ่มต้นการต่อเนืองของต่อมไร้ท่อและนำไปสู่การเจริญพันธุ์ได้ตลอดเวลาที่ผ่านมา มีการคัดเลือกที่คงที่ตามกระบวนการนี้ ดังนั้นความเหมาะสมของสภาพแวดล้อมในอนาคตจะเป็นตัวกำหนดการคัดเลือกการแปลผลของแสงและการผสมผสานของฮอร์โมน (รูปที่ 3a) ความแตกต่างทางภูมิศาสตร์และการแทนที่ของลักษณะสภาพอากาศ (Bradshaw and Holzapfel, 2007) ตามฤดูกาลแสดงถึงการคัดเลือกในอดีต แต่การเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศที่รวดเร็วในปัจจุบันก็มีอิทธิพลทำให้มีการคัดเลือกชั่วคราวด้วย

จากสรีรวิทยาสู่พันธุศาสตร์: การตอบสนองการวิวัฒนาการสู่การเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศที่รวดเร็ว

ในอดีต การเปลี่ยนแปลงทางวิวัฒนาการต้องใช้กระบวนการในระยะยาว แต่มีหลักฐานที่ยืนยันได้ว่าการวิวัฒนาการสามารถเกิดขึ้นได้ชั่วคราว (Hendry and Kinnison, 1999) ดังที่ได้กล่าวไว้ข้างบน การเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศที่รวดเร็วในปัจจุบันส่งผลที่แตกต่างต่อโลกของสิ่งไม่มีชีวิตและโลกของสิ่งมีชีวิต ซึ่งการตอบสนองของสิ่งมีชีวิตส่วนใหญ่ต่อการเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศคือการขยายตัวของสปีชีส์ทางชีวโลกและการปรับเปลี่ยนเวลาตามฤดูกาล การตอบสนองทั้งสองอย่างนี้ทำให้มีการคัดเลือกในการแปลผลของแสงและการทำงานของฮอร์โมน สำหรับประการที่หนึ่ง การขยายสปีชีส์ (species) ทางชีวโลก แม้ว่าจะไม่มีการเปลี่ยนแปลงช่วงที่เหมาะสมตามฤดูกาลจากที่มีอยู่เดิมเป็นสภาพแวดล้อมใหม่ แต่ที่อยู่อาศัยแถบชีวโลกก็ได้รับแสงมากขึ้น จึงมีการคัดเลือกประชากรจากการแปลผล ประมวลผลของแสงในสัตว์จากการปรับตัว ประการที่สอง การเปลี่ยนแปลงช่วงเวลาของฤดูกาลในสิ่งมีชีวิตในช่วงของการเริ่มต้นการเจริญพันธุ์ในฤดูใบไม้ผลิ มีการอพยพที่ล่าช้าหรือการหยุดกิจกรรมชั่วคราวและไม้อพยพในฤดูใบไม้ร่วง ล้วนแต่เกิดขึ้นเนื่องจากการรวบรวมและการแปลผลของแสง โดยทั่วไป การตอบสนองอย่างแรกต่อการแปรปรวนของสิ่งแวดล้อมคือผ่านการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางฟีโนไทป์จากการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อม (phenotypic plasticity) และเมื่อเกิดสภาพการเปลี่ยนแปลงของลักษณะทางฟีโนไทป์ต่อการเปลี่ยนแปลงของสภาพแวดล้อมมากขึ้น จะเกิดการคัดเลือกตามธรรมชาติสำหรับประชากรทั้งหมดและเกิดการวิวัฒนาการ (Nussey et al., 2005) การ

เปลี่ยนแปลงลักษณะทางฟีโนไทป์จากการเปลี่ยนแปลงสภาพแวดล้อมยังพบว่าเกิดขึ้นกับนกตีตใหญ่ในอังกฤษ (great tits; *Parus major*) ซึ่งพบว่ามีการเปลี่ยนแปลงลักษณะทางฟีโนไทป์ที่ไปกับสภาพแวดล้อมได้อย่างรวดเร็ว เกิดความก้าวหน้าในการพัฒนาการหาแหล่งอาหารหลักสำหรับป้อนให้ลูกๆ ได้เป็นอย่างดี (Charmantier et al., 2008) อย่างไรก็ตาม สำหรับนกนกตีตใหญ่ในเนเธอร์แลนด์กลับพบว่าฤดูกาลมีผลต่อการเปลี่ยนแปลงสภาพฟีโนไทป์ได้เพียงเล็กน้อยส่งผลให้นกมีการสะสมแหล่งอาหารไว้ล่วงหน้าได้น้อย ดังนั้นจึงทำให้การเจริญพันธุ์ประสบความสำเร็จแตกต่างกันระหว่างนกที่มีสภาพของช่วงของพลาสติกฟีโนไทป์ (plastic phenotype) มากหรือน้อย ก่อให้เกิดการคัดเลือกตามฤดูกาลภายในประชากร (Santos et al., 2005) นอกจากนี้ ยังพบหลักฐานถึงการเปลี่ยนแปลงชั่วขณะอีกอย่างหนึ่งในพืชรอบ ๆ Walden Pond เมืองคองคอร์ด มลรัฐแมสซาชูเซตส์ ประเทศสหรัฐอเมริกา ซึ่งไม่มีการออกดอกเร็วมาก่อนถึงฤดูใบไม้ผลิ (Miller-Rushing and Primack, 2008) และส่งผลต่อการลดขนาดของประชากรของนกอพยพทางไกลที่ไม่สามารถปรับช่วงเวลาให้ทันกับช่วงฤดูใบไม้ผลิและวางไข่ในละติจูดเขตอบอุ่นได้ (Moller et al., 2008)

สำหรับการตอบสนองต่อการคัดเลือก พบว่ามีตัวอย่างของบางสปีชีส์หรือประชากรซึ่งปรับเปลี่ยนหมุนเวียนตามฤดูกาลโดยเกิดการเปลี่ยนแปลงวัฏจักรชีวิตในระดับพันธุกรรม การวิเคราะห์สายสัมพันธ์ของกลุ่มเครือญาติแสดงให้เห็นถึงความก้าวหน้าทางพันธุกรรมของการให้กำเนิดลูกของกระรอกสีแดง (red squirrels) ในประเทศสหรัฐอเมริกา (Reale et al., 2003) ถึง 13% และพบว่ามีการเปลี่ยนแปลงทางพันธุกรรมในระดับของการเปลี่ยนแปลงของลักษณะทางฟีโนไทป์ในช่วงของการวางไข่ของประชากรนกตีต

ใหญ่ในเนเธอร์แลนด์ (Santos et al., 2005) การเปลี่ยนแปลงองค์ประกอบทางพันธุกรรมทำให้จำนวนของรุ่นต่อไปมากขึ้น การเข้าสู่ระยะการเจริญพันธุ์ช้าลง และการตอบสนองต่อช่วงแสงวิกฤตน้อยลงในแมลง (Gomi et al., 2007) นอกจากนี้ ยังพบการการเปลี่ยนแปลงองค์ประกอบทางพันธุกรรม ที่มีผลต่อการอพยพและเดินทางในช่วงต้นๆ ของนก การจับคู่ และการวางไข่ของของนก Blackcap warbler (*Sylvia atricapilla*) (Dawson, 2002) ในประเทศเยอรมันมีรายงานการเปลี่ยนแปลงองค์ประกอบทางพันธุกรรมในช่วงสั้น ๆ ประมาณ 5 ปี ในยุง *Wyeomyia smithii* ที่ได้รับผลกระทบจากภาวะโลกร้อน (Mathias et al., 2007) ส่วนการเปลี่ยนแปลงความถี่ของการผกผันในโครโมโซมและอัลโลไซม์ (allozyme) คู่ขนานกับการเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศก็มีการตีพิมพ์ของชนิดแมลงหัวี่สกุล *Drosophila* จาก 4 ชนิดในแต่ละทวีป แต่ไม่มีการรายงานที่ชัดเจนว่าการเคลื่อนย้ายอัลโลไซม์ (allozyme) หรือระดับของการผกผันนั้นเป็นผลโดยตรงจากฤดูร้อนที่ร้อนกว่าหรือเป็นผลทางอ้อมของฤดูเพาะปลูกที่ยาวนานกว่าซึ่งผสมผสานกับกับฤดูหนาวที่สั้นกว่า ในปัจจุบันไม่มีการพิสูจน์ที่ชัดเจนในสัตว์ใด เกี่ยวกับการเคลื่อนย้ายทางพันธุกรรมกับการเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศที่รวดเร็ว แม้ว่าเราจะคิดว่าการเคลื่อนย้ายเกิดขึ้นคล้าย ๆ กับ *Drosophila* ก็ตาม (Bradshaw and Holzapfel, 2008) รูปแบบทั่วไปในการเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศที่รวดเร็ว มักจะมีการเกิดวิวัฒนาการ (การเปลี่ยนแปลงระดับพันธุกรรม) ในระดับของประชากรและการคัดเลือกตามฤดูกาลมากกว่าความทนต่อความร้อน หลักฐานที่ได้ที่เกี่ยวกับการตอบสนองทางวิวัฒนาการต่อการเปลี่ยนแปลงสภาพอากาศที่รวดเร็ว ส่วนใหญ่มักจะเกี่ยวข้องกับระดับพันธุกรรมประชากร ซึ่งในปัจจุบันมีเพียงแผนที่ตำแหน่งทางพันธุกรรมของลักษณะปริมาณ QTL

(quantitative trait loci) เท่านั้นที่ใช้ในการหาการตอบสนองต่อช่วงแสงในสัตว์และยังไม่รู้ว่ามีแกตตัวของยีน (Genes segregating) ในประชากรตามธรรมชาติที่สามารถใช้บอกถึงการตอบสนองต่อช่วงแสงในสัตว์ใดๆ (Mathias, et al., 2007)

กระบวนการทางสรีรวิทยาจะบอกถึงการเชื่อมต่อนี้เป็นระบบระหว่างลักษณะทางพันธุกรรม และลักษณะที่แสดงออกมา ซึ่งจะเป็นผลจากสภาพแวดล้อมเป็นตัวกำหนด สิ่งมีชีวิตตามธรรมชาติมักจะประสบกับความหลากหลายของสิ่งแวดล้อม และรับมือกับความหลากหลายเหล่านี้โดยผ่านการปรับตัวทางสรีรวิทยาในระดับพฤติกรรม ฮอร์โมน เซลล์ และชีวเคมี หน้าที่ทางสรีรวิทยาที่มากมายนี้จะตอบสนองโดยตรงต่อความหลากหลายของสิ่งแวดล้อมอย่างเฉียบพลัน การจัดการกับฤดูกาลที่หลากหลายจะอาศัยการตอบสนองทางสรีรวิทยาที่ละเอียด ได้แก่ การเตรียมเพื่อการสืบพันธุ์ การจำศีล และย้ายถิ่นฐาน การตอบสนองทางสรีรวิทยาที่ละเอียดเหล่านี้จะต้องอาศัยระยะเวลาในการเตรียมการ ในขณะที่ฤดูกาลในอนาคตจะสามารถทำนายได้จากการเปลี่ยนแปลงในแต่ละวันของรอบปี สัตว์ทุกชนิดตั้งแต่จุลชีพไปจนถึงสัตว์เลี้ยงลูกด้วยนมมันนั้น จะใช้ความสั้นยาวของช่วงแสงเพื่อที่จะคาดเดาและเตรียมความพร้อมสำหรับความเปลี่ยนแปลงของฤดูกาลในอนาคต ซึ่งจะเหมาะสมต่อการเจริญเติบโต การเปลี่ยนแปลงรูปร่าง และการสืบพันธุ์ หรือไปทำให้ภาวะรุนแรงบรรเทาลง หรือหลีกเลี่ยงได้โดยการจำศีลหรือการย้ายถิ่นฐานต่อไป

เอกสารอ้างอิง

- Bradshaw, W.E. and Holzapfel, C.M. (2007). Evolution of animal photoperiodism. Annual Review. Ecology Evolution System 38:1-25.
- Bradshaw, W.E. and Holzapfel, C.M. (2008). Genetic response to rapid climate change: It's seasonal timing that matters. Molecular Ecology 17:157-166.
- Bradshaw, W.E., Zani, P.A. and Holzapfel, C.M. (2004). Adaptation to temperature climates. Evolution 58: 1748-1762.
- Charmantier, A., McCleery, R.H., Cole, L.R., Perrins, C., Kruuk, L.E.B. and Sheldon, B.C. (2008). Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. Science 320: 800-803.
- Danilevskii, A.S. (1965). Photoperiodism and seasonal development in Insects. Edinburgh: Oliver & Boyd 152-170.
- Dardente, H., Klosin, P., Pevet, P. and Masson-Pevet, M. (2003). MT1 melatonin receptor mRNA expressing cells in the pars tuberalis of the European hamster: effect of photoperiod. J. Neuroendocrinology 15: 778-786.
- Dawson, A. (2002). Photoperiodic control of the annual cycle in birds and comparison with mammals. Ardea. 90: 355-367.
- Dawson, A., King, V.M., Bentley, G.E. and Ball, G.F. (2001). Photoperiod control of

- seasonality in birds. *J. Biology Rhythms*. 16: 365-380.
- Duston, J. and Bromage, N. (1986). Photoperiodic mechanisms and rhythms of reproduction in female rainbow trout. *Fish Physiology Biochemistry* 2: 35-51.
- Esper, J., Cook, E.R. and Schweingruber F.H. (2002). Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science* 295: 2250-2253.
- Goldman, B.D. (2001). Mammalian photoperiodic system: formal properties and neuroendocrine mechanisms of photoperiodic time measurement. *J. Biology Rhythms*. 16: 283-301.
- Gomi, T., Nagasaka, M., Fukuda, T. and Hagihara, H. (2007). Shifting of the life cycle and life-history traits of the fall webworm in relation to climate change. *Entomology. Experiment. Applied*. 125: 179-184.
- Gwinner, E. (1986). *Circannual clocks*. Berlin: Springer-Verlag 130-143.
- Gwinner, E. (1996). Circannual clocks in avian reproduction and migration. *Ibis* 138 : 47-63.
- Hanon, E.A., Lincoln, G.A., Fustin, J.M., Dardente, H., Masson-Pe'vet, M. Morgan, P.J. and Hazlerigg, D.G. (2008). Ancestral TSH mechanism signals summer in a photoperiodic mammal. *Current Biology* 18: 1147-1152.
- Hendry, A.P. and Kinnison, M.T. (1999). The pace of modern life: measuring rates of contemporary microevolution. *Evolution* 53: 1637-1653.
- IPCC. (2001). *Climate Change 2001: The scientific basis*. Contribution of Working Group I to the third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 85 -94.
- IPCC. (2007). *Climate Change 2007: The Physical basis*. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: IPCC Secretariat. 2-10.
- Lyon, B.E., Chaine, A.S. and Winkler, D.W. (2008). A matter of timing. *Science* 321: 1051-1052.
- Mathias, D., Jacky, L., Bradshaw, W.E. and Holzapfel, C.M. (2007). Quantitative trait loci associated with photoperiodic response and stage of diapause in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Genetics* 176: 391-402.
- Miller-Rushing, A.J. and Primack, R.B. (2008). Global warming and flowering times

- in Thoreau's Concord: a community perspective. *Ecology* 89: 332-334.
- Miyazaki, Y., Nishimura, T. and Numata, H. (2006). Phase response in the circannual rhythm of the varied carpet beetle, *Antherenus verbasci*, under naturally changing day length. *Zoology Science* 23: 1031-1037.
- Moller, A.P., Rubolini, D. and Lehikoinen, E. (2008). Population of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105: 16195-16200.
- Nakao, N., Ono, H., Yamamura, T., Anraku, T. and Tkagi, T. (2008). Thyrotrophin in *Mycobacterium tuberculosis* triggers photoperiodic response. *Nature* 452: 317-322.
- Nijhout, H.F. (1994). *Insect Hormones*. Princeton, NJ: Princeton University Press. 201-242.
- Nussey, D.H., Postma, E., Gienapp, P. and Visser, M.E. (2005). Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. *Science* 310: 304-306.
- Reale, D., McAdam, A.G., Boutin, S. and Berteaux, D. (2003). Genetic and plastic response of a northern mammal to climate change. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 270: 591-596.
- Santos, M., Cespedes, W., Balanya, J., Trotta, V., Calboli, F.C.F., Fontdevila, A. and Serra, L. (2005). Temperature-related genetic change in laboratory populations of *Drosophila subobscura*: evidence against simple climatic-based explanation for latitudinal clines. *Am. Nat.* 165: 258-273.
- Saunders, D.S. and Gilbert, L.I. (1990). Regulation of ovarian diapause in *Drosophila melanogaster* by photoperiod and moderately low temperature. *J. Insect Physiology*. 36: 195-200.
- Siegenthaler, U., Stocker, T.F., Monnin, E., Luthi, D. and Schwander J. (2005). Stable carbon cycle-climate relationship during the late pleistocene. *Science* 310: 1313-1317.
- Steffenson, J.P., Anderson, K.K., Bigler, M., Clausen, H.B. and Dahl-Jensen, D. (2008). High-resolution Greenland ice core data show abrupt climate change happens in a few years. *Science* 321: 680-684.
- Taranger, G.L., Haux, C., Hansen, T., Stefansson, B.B.T., Walther, B.T. and Kryvi, H. (1999). Mechanisms underlying photoperiodic effects on age at sexual maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture* 177: 47-60.
- Tate, P. and Vincent, M. (1936). The biology of autogenous and anautogenous races

- of *Culex pipiens* L. *Parasitology* 28:
115-143.
- Walther, G.R, Post, E., Convey, P., Menzel, A.,
Parmesan, C., Beebee, J.T.C, Fromen
tin, J.M., Guldberg, O.H. and Bairlein,
F. (2002). Ecological response to
recent climate change. *Nature* 416:
389-395.

