

УДК 612.82:57.034

В. П. Пішак, чл.-кор. АПН України, д-р мед. наук, проф.,

І. І. Заморський, д-р мед. наук, проф., Г. І. Ходоровський, д-р мед. наук, проф.

ФОТОПЕРІОД — ОСНОВНИЙ ЧАСОВИЙ ІНТЕГРАТОР ФІЗІОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ

Буковинська державна медична академія, Чернівці, Україна

УДК 612.82:57.034

В. П. Пышак, И. И. Заморский, Г. И. Ходоровский

ФОТОПЕРИОД — ОСНОВНОЙ ВРЕМЕННОЙ ИНТЕГРАТОР ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Буковинская государственная медицинская академия, Черновцы, Украина

В обзоре рассмотрен фотопериод как основной временной интегратор функциональных систем всех живых организмов, в том числе и человека. Введено понятие о хронопериодической и фотопериодической системах человеческого организма как функциональных системах, позволяющих синхронизировать хроноритмы разнообразных соматических и висцеральных функций и осуществлять координацию и модуляцию механизмов адаптации организма к влиянию стрессоров.

Ключевые слова: фотопериод, фотопериодизм, времязадател, хронопериодическая система, адаптация.

UDC 612.82:57.034

V. P. Pishak, I. I. Zamorsky, G. I. Khodorovsky

THE PHOTOPERIOD — THE MAIN TIME INTEGRATOR OF PHYSIOLOGICAL SYSTEMS

The Bucovinian State Medical Academy, Chernovtsy, Ukraine

The photoperiod as the basic temporary integrator of functional systems of all alive organisms, including man, was considered in this review. The concept about chronoperiodic and photoperiodic systems as the functional systems of the human organism was offered. Chronoperiodic and photoperiodic systems allow to synchronize the chronorhythms of different somatic and visceral functions and also realize the coordination and the modulation of mechanisms adaptation to the stressors influence.

Key words: photoperiod, photoperiodism, time-setter (zeitgeber), chronoperiodic system, adaptation.

Середовище, в якому знаходяться живі організми, підвладне глибоким змінам практично всіх геофізичних параметрів: тривалості та інтенсивності освітлення, величин навколишньої температури, атмосферного тиску і вологості, геомагнітного поля, електромагнітних коливань в атмосфері (атмосфериків), градієнта електричного потенціалу, електропровідності та іонізації повітря, швидкості руху повітря [21]. Такі зміни мають більш або менш ритмічний протягом доби характер, що пов'язаний з безперервним обертанням Землі в космічному просторі навколо своєї осі. Нахил земної осі до площини оберту Землі навколо Сонця приводить до виникнення протягом року сезонної компоненти періодичності геофізичних змін.

Освітленість — найчіткіший та найзакономірніший геофізичний параметр

Серед геофізичних параметрів найбільшу чіткість і астрономічну закономірність на поверхні Землі проявляє ритм освітленості. Зміни

його на відкритому місці настільки закономірні, що, знаючи широту місця, місцевий час і процент покриття неба хмарами, можна з достатньою точністю визначити освітленість, не використовуючи вимірювання її безпосередньо, а користуючись лише таблицями [21].

Ритмічність коливань освітленості залишається такою ж, як на поверхні Землі, при підніманні вгору, незалежно від висоти [13]. Вираженість ритмічних змін освітленості зберігається навіть у поверхневих шарах ґрунту і води річкових і морських басейнів, а також може бути досить чіткою всередині рослин і тіл невеликих тварин. Аперіодичні порушення добової ходи освітленості часто виникають внаслідок підвищеної хмарності, при цьому рівень освітленості може зменшуватися на один–два порядки. Ще істотніші зрушення добової ритмічності освітленості виникають при сонячному та місячному затемненні (із зменшенням освітленості при повному сонячному затемненні іноді до сутінкового рівня). Однак амплітуда

цих порушень завжди нижча за амплітуду добової ходи освітленості. У цілому, освітленість щодобово, незалежно від порушень, проходить обов'язковий діапазон від 0,5 лк вночі до декількох десятків тисяч люксів вдень [21].

Добовий хід освітленості закономірно змінюється в залежності від місячних ритмів: нічна освітленість у повний місяць на відкритому місці досягає десятих часток люкса, а в новий місяць зменшується до тисячних часток люкса. Крім того, добовий ритм освітленості суттєво залежить від сезону року. Ця залежність проявляється на різних широтах Землі нерівномірно. У тропічних широтах (від 23,5° північної широти до 23,5° південної широти) існує відносна сталість добових змін світла і темряви протягом усього року, при цьому в цих широтах річні зміни інших геофізичних параметрів (температури, геомагнітних бур тощо) практично не виражені і лише іноді можуть проявлятися зміною вологості повітря у вигляді сухого і вологого сезонів. На противагу тропічним у полярних широтах (вище 66,6° північної і південної широт) існує різка контрастність двох сезонів: світлого та відносно теплішого (полярний день) і темного та дуже холодного (полярна ніч). Інші, помірні (середні) широти, — неоднорідні за характеристикою річного ритму освітленості та поділяються на дві зони [20]: субтропічні (нижче 45° північної і південної широт) та субполярні (вище 45° північної і південної широт). У субтропічних зонах відсутні значні коливання світлового періоду, максимальна тривалість світлового проміжку доби ніколи не буває меншою за 8,5 год, а темного — за 7 год.

Ці умови добового ритму освітлення для людини є комфортними, вони повністю відповідають власному ритму активності — спокою (сон — бадьорість) людського організму в усі сезони [12] і, відповідно, не потребують напруження адаптаційних систем.

Такі умови освітлення існують тільки в південних районах Криму. Решта території України належить до субполярної зони, де влітку ніч (темновий проміжок доби) коротша, ніж час, необхідний для сну, а взимку тривалість дня (світлова частина доби) менша за час фізіологічної активності (неспанья) людини. У середніх, як і в полярних, широтах періодичні річні зміни геофізичних факторів за амплітудою суттєво перевищують добові. Велика амплітуда і тривалість річних змін середовища призводить до глибоких перебудов фізіології і поведінки більшості тварин і рослин [21]. Така невідповідність зовнішніх умов існування потребам людського організму вносить додаткове напруження в його системи та механізми адаптації.

У середніх і полярних широтах, а в деяких місцях і в тропічних широтах, де виражені до-

щовий і посушливий сезони, рік поділяється на дві частини, або на два сезони: сприятливу для продуктивних процесів (розмноження, росту, нарощування маси тіла тощо) та несприятливу, яку організм долає за допомогою зменшення потреб, збільшення стійкості, призупинення продуктивних процесів (у тварин часто виникає міграція або утворюються стани фізіологічного спокою, наприклад сплячки). У середніх широтах існує більш чіткий поділ на чотири сезони, який підкріплюється точними астрономічними змінами довжини світлового дня і є надійним сигналом настання певного часу року: весна розпочинається з весняного рівнодення, коли тривалість дня дорівнює тривалості ночі (20–21 березня); літо — з вищого сонцестояння, коли тривалість темного періоду доби найменша (21–22 червня); осінь — з осіннього рівнодення (22–23 вересня); а зима — з нижчого сонцестояння, коли тривалість темного періоду доби найбільша (21–22 грудня) [13]. Сезонні зміни температури також чітко виражені у всіх зонах, окрім тропічної, але, як сигнал настання сезону, за своєю надійністю значно поступаються змінам освітленості [21].

Зрозуміло, що добові зміни геофізичних параметрів середовища (в першу чергу освітлення і температури) можуть мати як сприятливий, так і небезпечний характер для існування кожної живої істоти й окремих популяцій, а також для продовження виду. Саму добу за аналогією з роком можна також поділити на сприятливий і несприятливий для життєдіяльності окремого організму періоди. З другого боку, зрозуміло, що в функціонуванні окремих тканин та організму в цілому повинні бути і є в дійсності два біологічних стани: функціональної активності і спокою. Така ритмічність в навколишньому середовищі та в живих істотах зумовила необхідність їх взаємного узгодження, активного протистояння живого організму несприятливому періоду доби, максимального використання сприятливого періоду. А під тиском ритмічності змін у навколишньому середовищі виникла необхідність їх передбачення. Ця спрямованість у формуванні механізмів адаптації до періодичних добових коливань навколишнього середовища суттєво ускладнюється річними ритмічними змінами.

Виняткова регулярність періодичності геофізичних параметрів середовища, яка ґрунтується на законах астрономічної, «небесної» механіки [14], наділила живі організми можливістю створювати уроджені запобіжні програми адаптації до періодичних змін у навколишньому середовищі та коригувати їх із зовнішньою періодикою. В організмі всіх еукаріотичних істот утворилася досить потужна функціональна система, яка синхронізує хроноритми. Таку систему, в залежності від типу ритму, —

циркадіанного (близькодобового) або циркануального — називають у першому випадку циркадіанною системою, а в другому — циркануальною [1]. Однак в організмі ці системи взаємопов'язані, а для сприймання і захоплення зовнішніх ритмів, синхронізації та керування коливальниками (осциляторами) в периферичних тканинах вони використовують практично одні і ті ж самі структури нервової та ендокринної систем незалежно від типу ритму. Тому, на наш погляд, ці дві системи варто об'єднати в одну загальну функціональну систему регуляції хроноритмами, а для її назви використовувати один термін — *хроноперіодична система* [10].

Функціональна хроноперіодична система організму

Хроноперіодична система, розташовуючись на всіх рівнях організації живого організму, генерує коливання власної активності з частотами, які наближені до частот основних зовнішніх геофізичних циклів (добових, місячних, річних), та здатна захоплювати зовнішні часозадавачі і таким чином синхронізувати власну активність із зовнішніми ритмічними змінами. Отже, хроноперіодична система створює універсальну часову основу [2] усіх динамічних процесів, що перебігають у біологічних системах різного рівня від клітини до біоценозів.

Головною функцією хроноперіодичної системи є синхронізація уроджених періодичних програм між собою всередині організму та із зовнішніми періодичними змінами. Власні періодичні програми потрібні організму для забезпечення таких процесів [17]:

— по-перше, для синхронізації активності своїх функцій з циклічними добовими і річними змінами зовнішніх умов. Організм в одному випадку своєчасно готується до неминучих змін у навколишньому середовищі, які обов'язково повинні настати протягом доби або року, таким чином «передбачає» [21] зовнішні зміни; в іншому разі організм зовсім не реагує на неперіодичну несвоечасну і неприродну «провокаційну» зміну зовнішніх сигнальних параметрів (наприклад, несподіване і нетривале потепління під час холодної пори року). В останньому випадку чим вираженіші власні періодичні програми організму, тим стійкіший він до несприятливого впливу зовнішніх умов;

— по-друге, для роз'єднання в часі несумісних фізіологічних процесів, які можуть потребувати різного характеру метаболізму, різних форм поведінки й особливих зовнішніх умов (наприклад, споживання їжі та сон, ріст та нарощування біомаси), і узгодження сумісних процесів всередині одного організму. Таке поперемінне переключення організму на виконання одного із завдань у сприятливий період доби

або року та вивільнення його від виконання таких навантажень у несприятливий період може допомагати швидшій і якіснішій перебудові адаптивних реакцій;

— по-третє, для взаємної синхронізації біологічних процесів у різних особин одної популяції; це необхідно для забезпечення ефективності статевої, міграційної і зграйної поведінки.

Саме ці різноманітні адаптаційні можливості хроноперіодичної системи дозволили живим організмам розселитися по всій планеті й проникнути в усі кліматичні зони [17]. Як справедливо зазначає В. Б. Чернишов [21]: чим складніша жива система — тим більше значення має її організація в часі.

Разом з цим хроноперіодична система використовує основну функцію для виконання низки вторинних функцій, пов'язаних з вимірюванням часу [14; 21]: *рефлекс на час*, або пам'ять на час (в організмі тварин запам'ятовується певний час з виникненням якоїсь достатньо важливої зовнішньої події для майбутньої підготовки до цієї події; наприклад, підвищення активності травних ферментів у лабораторних тварин перед годуванням у певний час доби); *астротаксис*, або просторова орієнтація за «сонячним компасом» (використовується при пересуванні або міграції тварин на досить великій відстані); *фотоперіодична реакція*, або вимірювання довжини дня (здатність хроноперіодичної системи вимірювати наявну довжину дня і порівнювати її з довжиною, що була в попередню добу, а також, можливо, зіставляти з власною частотою ритмічної активності). Остання функція використовується як у тваринному, так і в рослинному світі для пристосування до сезонних змін річного циклу середовища.

Поняття про часозадавачі хроноперіодичної системи

Для синхронізації власних ритмів із зовнішніми періодичними змінами хроноперіодична система організму повинна орієнтуватись на якісь з цих змін, сприймати їх, «захоплювати» їхній ритм власними осциляторами. Такі зовнішні періодичні зміни, що здатні здійснювати вплив на ендогенні ритми організму, дістали назву «часозадавачі» (*Zeitgeber*) [1]. Експериментально встановлено, що з усієї різноманітності зовнішніх періодичних факторів реальний виражений вплив на власні ритми хроноперіодичної системи тварин здійснюють періодичні коливання освітленості, температури, геомагнітного поля і вологості [4; 17]. Ці фактори мають найбільш регулярний періодичний характер [21]. При цьому геомагнітні параметри середовища можуть здійснювати лише модулюючий вплив на хроноперіодичну систему [13; 17]. Коливання вологості є часозадавачем для сезонних ритмів тих організмів, що мешкають у

тропічних зонах; коливання температури — для пойкилотермних тварин, а для гомойотермних є лише зовнішнім подразнювальним фактором хроноперіодичної системи, тобто лише «суттєвим» фактором [19].

Вплив геомагнітних коливань як часозадавача для хроноперіодичної системи визнається не всіма дослідниками [21], на це, зокрема, вказують дані щодо виникнення явища циркадіанності, тобто відхилення циркадіанних ритмів від точної добової періодичності, при ізоляції організму за умов постійного освітлення; та про відсутність підстроювання ендогенних ритмів до місцевого часу після переміщення тварин і людини в інший часовий пояс за обов'язкового перебування їх в умовах постійного освітлення.

Фотоперіод як основний часодавач хроноперіодичної системи

Таким чином, для гомойотермних тварин основним часозадавачем (датчиком часу, або зовнішнім синхронізуючим фактором) є *фотоперіод* [15], тобто добова (або сезонна) тривалість світла і темряви або довжина добової освітленості. Він є найстабільнішим і найнадійнішим з усіх інших параметрів середовища, найстійкішим до дії перешкод, повністю збігається з головним зовнішнім періодичним фактором — обертанням Землі, а також відокремлений в часі від тих «суттєвих» для організму факторів (величина добової температури, кількість доступної їжі), які безпосередньо визначають виживання як окремих індивідів, так і виду в цілому. Іншими словами, фотоперіод у даному разі є «попереджувачим» (предикативним) фактором [3] для хроноперіодичної системи організму.

Сила впливу фотоперіоду як часозадавача визначається амплітудою його змін і спектральним складом [21]. Зокрема встановлено, що для людини рівень освітленості, який може вплинути на ендогенний ритм хроноперіодичної системи, наприклад на ритм продукції мелатоніну шишкоподібним тілом, повинен становити не менш ніж 1500–2500 лк [24]. При меншій освітленості постійне світло червоного спектра зовсім не впливає на добовий ритм продукції мелатоніну у більшості хребетних, хоча воно, навіть за низького рівня, продовжує здійснювати синхронізуючий вплив на циркадіанну рухову активність щурів [27].

В організмі тварин і людини фотоперіод [17] може здійснювати або фотоперіодичне настроювання (встановлювати його початок або кінець на «шкалі часу», не змінюючи інтенсивності або напрямку біологічного процесу), або фотоперіодичну індукцію (визначати інтенсивність або напрямку біологічних процесів, викликаючи так звану фотоперіодичну реак-

цію). Тому він володіє такими головними властивостями:

— по-перше, він є ознакою часу доби і тому головним синхронізатором для ендогенних близькодобових (циркадіанних) ритмів [21];

— по-друге, він є надійною [14] ознакою сезону року і тому необхідний для виникнення під час розвитку тварин першого близькорічного (цирканнуального) ритму, а за умов життя організму, що перевищує декілька років, — для подальшої синхронізації цих ритмів [4].

На регуляцію сезонних ритмів фотоперіод як часозадавач може здійснювати як *ультимативну* (пряму) дію, нав'язуючи сезонний ритм, так і *сигнальну* (попереджувальну, предикативну) дію, сигналізуючи хроноперіодичній системі організму про настання певного сезону [17].

За характером відповіді на дію фотоперіоду розрізняють *кількісну* і *якісну* реакції. У кількісній реакції фотоперіод контролює інтенсивність біологічних процесів, не змінюючи їх напрямку. При цьому ступінь прояву відповіді організму градуально залежить або від добової довжини світлової чи темної частин фотоперіоду, або від сезонної довжини фотоперіоду. У якісній реакції фотоперіод змінює напрямок біологічних процесів, активуючи або гальмуючи їх, а в подальшому ступінь прояву біологічного процесу вже не підпорядкований довжині фотоперіоду.

Залежно від довжини фотоперіоду розрізняють три основних типи фотоперіодичних реакцій: *короткоденна* (викликається за умов зменшення фотоперіоду); *довгоденна* і *проміжна* (індукується тільки за певної довжини дня). Крім основних типів фотоперіодичних реакцій розрізняють також *коротко-довгоденні* та *довго-короткоденні* реакції, які потребують для своєї індукції зміни фотоперіоду й обумовлюються переходом від короткого до довгого фотоперіоду (або навпаки) в осінній і весняний сезони року.

За часом відповіді на дію фотоперіоду розрізняють *безпосередню* і *відстрочену* реакції, а стан організму може бути *фоточутливим* і *фоторефрактерним*. В останньому випадку здатність організму реагувати на дію фотоперіоду заблокована, а за наведеною вище класифікацією фоторефрактерність — це відстрочена якісна фотоперіодична реакція. У біоритмології звертають увагу також на тривалість *критичного фотоперіоду*, який визначають як граничну (найбільшу або найменшу) довжину дня, яка індукує новий біологічний стан [17].

Роль фотоперіоду в регуляції функцій організму

Роль фотоперіодизму в регуляції розвитку рослин досить добре вивчена. При цьому доведена генетична детермінованість фотоперіод-

дичного типу рослин для їх подальшого морфогенезу [18], адекватного змінам довкілля. Водночас дані про важливість фотоперіоду для синхронізованого функціонування різних органів і систем ссавців, зокрема й людини, лише починають накопичуватися.

Найбільшу увагу дослідників серед регульованих фотоперіодом ритмів привернули ритми репродуктивної активності як такі, що забезпечують продовження виду [22; 25]. За вираженістю фотоперіодичних змін у репродуктивній системі іноді всі види тварин поділяють на «фотоперіодичні», які мають яскраво виражені сезонні зміни статевих функцій, та «нефотоперіодичні», що не мають таких змін і розмножуються протягом цілого року [4].

«Фотоперіодичні» (або «сезонні») тварини можуть бути як коротко-, так і довгоденні. До перших серед лабораторних і домашніх ссавців зараховують хом'яка, тхора, макаку-резус, вісцю, козу, а до других — білу мишу, кролика, морську свинку, бика. У диких тварин реєструється різний ступінь сезонної регресії статевих залоз: наприклад, у кажана та гірського козла — у середньому на 10 %, у борсука та дикого кроля — в середньому на 50 %, а в більшості тропічних тварин, зокрема в дикобраза, африканського слона, бегемота, сезонна регресія мінімальна, хоча все ж таки реєструється [25].

Такий поділ на «фотоперіодичних» і «нефотоперіодичних» тварин вже на перший погляд є не досить чітким: у «нефотоперіодичних» тварин (зокрема у лабораторних шурів) сезонні або фотоперіодичні зміни в статевих залозах теж реєструються при ретельному дослідженні [5; 6; 8; 11; 16]. Навіть у людей є досить чіткий сезонний підйом статевої активності [25]. Хоча ці дані про сезонну ритмічність у людей залишаються суперечливими: одні автори при дослідженні статевої функції у чоловіків-європейців показали її активацію у вересні порівняно зі зниженням взимку та навесні [25]. Інші виявили збільшення народжуваності у другій половині року, з особливим зростанням частоти народжуваності двійнят і трійнят у грудні, в порівнянні з червнем [4], що означає збільшення кількості зачат у першу половину року. Одночасно показано [4], що рівень гонадотропінів у плазмі крові у чоловіків є найменшим взимку і влітку, а найвищим — у березні-квітні, хоча рівень тестостерону зростає під кінець літа — на початку осені з піком у вересні. Таку невідповідність між рівнями гонадотропінів і тестостерону пояснюють фоторефрактерністю гонад у першу половину року. Наведені дані дали можливість деяким авторам [26] поставити риторичне запитання: чи не є людина «сезонною твариною»?

Вся різноманітність ступенів сезонної регресії репродуктивної функції у тварин і люди-

ни вказує на незадовільність й умовність поділу ссавців на «фотоперіодичних» і «нефотоперіодичних». Різниця між видами полягає не в тому, чи є реакція репродуктивної системи на фотоперіод, а в ступені фотоперіодичної реакції репродуктивної системи [25].

У цьому зв'язку слід звернути увагу на поділ тварин на «денних» і «нічних» за руховою активністю відповідно у світловий або темновий періоди доби. Іноді під цим поділом розуміють повну інверсію не тільки рухових, а і всіх інших ритмів. Така точка зору себе не виправдовує [20], адже, з одного боку, не всі ритми у «нічних» і «денних» тварин інвертовані, а з другого — є принципова схожість у всіх ссавців у роботі нейроендокринних механізмів, що задіяні у сприйнятті фотоперіоду [4, 9, 10].

Фотоперіодичні зміни не обмежуються репродуктивною функцією, вони поширюються на інтенсивність багатьох інших процесів в організмі. Зокрема, показана значна роль фотоперіоду в формуванні механізмів адаптації гризунів до холоду [23], а також до екстремальних стресових впливів, у тому числі до гіпоксії [7]. Так, у хом'яків короткий світловий день збільшує калоригенний ефект норадреналіну, а також масу та вміст білка в мітохондріях бурої жирової тканини, яка сприяє адаптації до низьких температур. Тривалий світловий день має протилежні ефекти. При цьому біоенергетичні ефекти короткого світлового дня досить повно відтворюються при введенні мелатоніну. У шурів фотоперіодичні ефекти були аналогічними: при короткому світловому дні збільшувався калоригенний ефект норадреналіну, а при тривалому він зменшувався з одночасним зростанням вазомоторного ефекту норадреналіну [4].

Крім того, фотоперіод впливає на загальні темпи постнатального розвитку та засвоєння їжі в лабораторних тварин: тривалий світловий день збільшує інтенсивність цих процесів, особливо у самців. Після кастрації така дія фотоперіоду зникала, що вказує на її опосередкування за допомогою статевих гормонів [4].

Отже, в різних органах і системах організму ссавців можуть виникати фотоперіодичні реакції завдяки надходженню інформації про фотоперіод у головний мозок і далі у периферичні органи, про що детальніше йшлося у нашому попередньому огляді [10].

ЛІТЕРАТУРА

1. Ашофф Ю. Обзор биологических ритмов // Биологические ритмы: Пер. с англ. / Под ред. Ю. А. Ашоффа. — М.: Мир, 1984. — Т. 1. — С. 12-21.
2. Браун Ф. Биологические ритмы // Сравнительная физиология животных: Пер. с англ. — М.: Мир, 1977. — Т. 2. — С. 210-254.
3. Гвинтер Э. Годовые ритмы: общая перспектива // Биологические ритмы: Пер. с англ. / Под ред. Ю. А. Ашоффа. — М.: Мир, 1984. — Т. 2. — С. 44-54.

4. Деряпа Н. Р., Мошкин М. П., Посный В. С. Проблемы медицинской биоритмологии. — М.: Медицина, 1985. — 208 с.
5. Заморський І. І. Участь перегородки мозку в регуляції біоритмологічних змін структури і функції сім'яників білих щурів: Автореф. дис. ... канд. мед. наук: 14.00.17. / Ін-т фізіології НАН України ім. О. О. Богомольця. — К., 1994. — 25 с.
6. Заморський І. І. Вплив руйнування латерального ядра перегородки мозку на фотоперіодичні зміни андрогенної функції сім'яників щурів // Ендокринологія. — 1998. — Т. 3, № 2. — С. 156-162.
7. Заморський І. І. Фотоперіодичний компонент механізмів адаптації до гострої гіпоксії: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук: 14.03.04 / Ін-т фізіології НАН України. — К., 2000. — 35 с.
8. Заморський І. І., Мецишен І. Ф., Пишак В. П. Фотоперіодичні зміни системи глутатіону мозку за гострої гіпоксії // Укр. біохим. журнал. — 1998. — Т. 70, № 6. — С. 69-75.
9. Заморський І. І., Мыслицкий В. Ф., Пишак В. П. Латеральное ядро перегородки мозга: морфологическая и функциональная организация, роль в формировании хроноритмов // Успехи физиол. наук. — 1998. — Т. 29, № 2. — С. 68-87.
10. Заморський І. І., Пишак В. П. Функциональная организация фотопериодической системы головного мозга // Там же. — 2003. — Т. 34, № 4. — С. 37-53.
11. Колесникова Л. А. Об участии эпифиза в регуляции сезонной динамики тестостерона в крови белых крыс // Известия СО АН СССР. Серия биол. наук. — 1984. — Вып. 1, № 6. — С. 117-120.
12. Матюхин В. А., Путилов А. А. Влияние естественного светового режима на суточные ритмы человека // Вестн. АМН СССР. — 1985. — № 3. — С. 59-63.
13. Оранский И. Е. Природные лечебные факторы и биологические ритмы. — М.: Медицина, 1988. — 288 с.
14. Питтендрих К. Циркадианные системы: общая перспектива // Биологические ритмы: Пер. с англ. / Под ред. Ю. А. Ашоффа. — М.: Мир, 1984. — Т. 1. — С. 22-53.
15. Романов Ю. А. Временная организация биологических систем // Биологические ритмы / Проблемы космической биологии. — М.: Наука, 1980. — Т. 41. — С. 10-56.
16. Тарасенко Л. В., Резников В. А., Михнев А. В. К вопросу о сезонных колебаниях андрогенной функции семенников крыс // Физиол. журнал. — 1989. — Т. 35, № 2. — С. 107-109.
17. Тыщенко В. П., Горышина Т. К., Дольник В. Р. Сезонные ритмы // Биологические ритмы / Проблемы космической биологии. — М.: Наука, 1980. — Т. 41. — С. 238-288.
18. Феденко Е. П., Агамалова С. Р., Кокишарова Т. А. Передача фитохромного сигнала и фотопериодизм // Успехи биол. наук. — 1999. — Т. 119, № 1. — С. 56-69.
19. Хоффман К. Фотопериодизм у позвоночных // Биологические ритмы: Пер. с англ. / Под ред. Ю. А. Ашоффа. — М.: Мир, 1984. — Т. 2. — С. 130-163.
20. Хронобиология и хрономедицина / Под ред. Ф. И. Комарова. — М.: Медицина, 1989. — 400 с.
21. Чернышев В. Б. Суточные ритмы // Биологические ритмы / Проблемы космической биологии. — М.: Наука, 1980. — Т. 41. — С. 186-229.
22. Шорт Р. В. Эстральный и менструальный циклы // Гормональная регуляция размножения у млекопитающих / Под ред. К. Остина, Р. Шорта: Пер. с англ. — М.: Мир, 1987. — С. 145-192.
23. Photoperiodic control and effects of melatonin on non-shivering thermogenesis and glucosaminoglycans and brownadipose tissue / G. Heldmaier, S. Steinlechner, J. Kafael, P. Kiansky // Science. — 1981. — Vol. 212, N 4497. — P. 917-919.
24. Light suppresses melatonin secretion in humans // Science. — 1980. — Vol. 210, N 4475. — P. 1267-1269.
25. Lincoln G. A. Seasonal aspects of testicular function / A. Lewy, T. Wehr, F. Goodwin et al. // The testis / Ed. H. Burger, D. de Krester. — N. Y.: Raven Press, 1989. — P. 329-385.
26. Rossetti Y., Dalery J., Mick G. L'humain est-il un animal saisonnier? // Bull. Groupe etude rythmes biol. — 1991. — Vol. 23, N 4. — P. 67.
27. Ruis J. F., Rietveld W. J. Cycles of dim red light capable of entraining circadian rhythms of rats after long-term exposure to constant white light // J. Interdiscipl. Cycle Res. — 1992. — Vol. 23, N 2. — С. 113-119.