

**Л. В. Осадчук**

# ЭНДОКРИНОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ ДЛЯ ВУЗОВ

2-е издание, исправленное и дополненное

*Рекомендовано Учебно-методическим отделом высшего образования  
в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений,  
обучающихся по естественнонаучным и гуманитарным направлениям*

**Книга доступна на образовательной платформе «Юрайт» [urait.ru](http://urait.ru),  
а также в мобильном приложении «Юрайт.Библиотека»**

**Москва ■ Юрайт ■ 2020**

УДК 616.4(075.8)  
ББК 54.15я73  
О-72

**Автор:**

**Осадчук Людмила Владимировна** — доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник сектора прикладных репродуктивных технологий человека отдела молекулярной генетики человека Института цитологии и генетики Сибирского отдела РАН (г. Новосибирск). Автор более 360 научных работ, посвященных изучению эндокринологии и генетики поведения, физиологических и генетических аспектов репродуктивной функции животных и человека.

**Рецензенты:**

*Смирнов П. Н.* — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой физиологии и биохимии человека и животных Новосибирского государственного аграрного университета;

*Громов В. С.* — доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН (г. Москва)

**Осадчук, Л. В.**

О-72 Эндокринология поведения : учебное пособие для вузов / Л. В. Осадчук. — 2-е изд., испр. и доп. — Москва : Издательство Юрайт, 2020. — 152 с. — (Высшее образование). — Текст : непосредственный.

ISBN 978-5-534-12653-2

Пособие в сжатой форме рассматривает участие целого ряда гормонов и нейромедиаторов в поведенческих реакциях животных и человека, содержит изложение принципов эндокринной регуляции социального, агрессивного и полового поведения, поведения при стрессе. Издание ориентировано на эффективное освоение базовых знаний о взаимосвязи гормонов и поведения, о роли гормонов в детерминации и дифференцировке пола у млекопитающих, онтогенетическом формировании сексуально-диморфного поведения. Пособие основано на лекциях, прочитанных автором студентам биологических специальностей Новосибирского государственного педагогического университета.

Соответствует актуальным требованиям Федерального государственного образовательного стандарта высшего образования.

*Пособие предназначено для студентов высших учебных заведений, а также представляет интерес для широкой аудитории читателей благодаря простоте и доступности изложения.*

УДК 616.4(075.8)

ББК 54.15я73

*Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав.*

© Осадчук Л. В., 2011

© Осадчук Л. В., 2020, с изменениями

© ООО «Издательство Юрайт», 2020

ISBN 978-5-534-12653-2

# Оглавление

<b>Предисловие .....</b>	<b>5</b>
<b>Глава 1. Введение в эндокринологию поведения.....</b>	<b>9</b>
1.1. Что такое эндокринология поведения? .....	10
1.2. Исторические корни эндокринологии поведения .....	11
1.3. Основатели современной эндокринологии поведения .....	14
1.4. Изучение поведения.....	16
1.5. Основные научные школы изучения поведения .....	19
<b>Глава 2. Физиологический анализ поведения.....</b>	<b>29</b>
2.1. Структура поведения.....	29
2.2. Формирование поведенческого акта по К. Лоренцу .....	30
2.3. Современные представления о структуре поведенческого акта.....	32
2.4. Влияние гормонов на отдельные звенья поведенческого акта.....	39
<b>Глава 3. Принципы гормональной регуляции поведения.....</b>	<b>46</b>
3.1. Гуморальные агенты: гормоны, феромоны, нейромедиаторы .....	46
3.2. Различие и сходство между нервной и гормональной системой регуляции.....	48
3.3. Основные гормоны и железы внутренней секреции, контролирующие поведение.....	49
3.4. Механизм действия гормонов .....	50
3.5. Особенности гормонального действия .....	53
3.6. Способы влияния гормонов на поведение .....	55
3.7. Методология изучения взаимодействия гормонов и поведения.....	57
3.8. Методы определения гормонов в биологических жидкостях .....	60
<b>Глава 4. Эндокринный контроль поведения при стрессе.....</b>	<b>62</b>
4.1. Определение стресса .....	62
4.2. Особенности стресса и стрессорных реакций.....	64

4.3. Нейральные и эндокринные медиаторы стрессорного ответа .....	68
4.4. Психологический компонент стресса .....	69
4.5. Поведение при стрессе .....	71
4.6. Психотропные эффекты стрессорных гормонов .....	76
<b>Глава 5. Социальное поведение и гормоны .....</b>	<b>84</b>
5.1. Преимущества социального образа жизни .....	84
5.2. Критерии организации сообществ животных .....	85
5.3. Поддержание социальной структуры сообщества — доминирование и территориальность .....	87
5.4. Взаимодействие особей в сообществе .....	94
5.5. Агрессивное поведение и гормоны .....	105
5.6. Механизм действия тестостерона на мозг .....	109
5.7. Генетические основы агрессивности .....	111
5.8. Аффилиативное поведение и гормоны .....	113
<b>Глава 6. Сексуально-диморфное поведение и гормоны ...</b>	<b>115</b>
6.1. Преимущества полового размножения .....	115
6.2. Системы брачных отношений .....	117
6.3. Особенности гормональной регуляции полового поведения .....	118
6.4. Мужское половое поведение и гормоны .....	120
6.5. Женское половое поведение и гормоны .....	122
6.6. Роль половых гормонов в детерминации и дифференцировке пола у млекопитающих .....	126
6.7. Организационные и активационные эффекты гормонов на поведение .....	128
<b>Глава 7. Особенности формирования поведения в онтогенезе .....</b>	<b>137</b>
7.1. Импринтинг и его роль в поведении животных и человека .....	137
7.2. Запечатление привязанности .....	139
7.3. Половой импринтинг .....	141
7.4. Проблема соотношения врожденного и приобретенного в целостном поведении .....	144
7.5. Влияние пренатального стресса на поведение .....	147
<b>Рекомендуемая литература .....</b>	<b>151</b>

## Предисловие

Изучение закономерностей поведения животных и человека неизменно привлекает всеобщее внимание по многим причинам. Во-первых, поведение — это основа существования любого сообщества. Во-вторых, это необходимо для более полного познания человеком самого себя — для выявления биологических корней его психики, а также для оценки в его поведении соотношения «врожденного» и «приобретенного». Важно также понять непосредственные причины поведения, изучить его развитие в онтогенезе, выяснить функциональное значение и эволюцию поведения. Наряду с этим знание поведения животных необходимо для понимания этологии (особенностей образа жизни), что, в свою очередь, способствует разработке проблем охраны природы и рационального природопользования. Поведение изучали и изучают биологи разных специальностей — этологи, физиологи, зоопсихологи, генетики, эволюционисты. В 30-е гг. XX в. сформировалась этология — самостоятельная дисциплина, изучающая поведение животных. Она в значительной степени определила последующее развитие работ в этой области.

Основу данного пособия составляют знания о гормональных механизмах регуляции поведения, т. е. эндокринологии поведения. Эндокринология — это наука о гормонах, химических мессенджерах, которые, попадая в кровь, переносят информацию от одной части тела в другую. Мозг часто служит источником или является тканью-мишенью этих мессенжеров, а поведение является продуктом активности мозга, и гормоны оказывают мощные эффекты на поведение. Эндокринология поведения возникла и сформировалась как наука, которая изучает, как гормоны изменяют поведение и как поведение влияет на продукцию и секрецию гормонов. Большинство людей знают, что гормоны могут влиять на наше настроение и поведение. Широко известно, что некоторые спортсмены, принимающие анаболические гормоны, могут становиться весьма агрессив-

ными, что некоторые женщины испытывают значительные изменения настроения в определенные периоды менструального цикла, а мужчинам и женщинам биологически предопределено различаться по их интеллектуальным и физическим способностям. Но в действительности имеется весьма ограниченная научная информация, которая позволяет количественно оценить эти представления.

Эндокринология поведения — это относительно молодая область физиологии, и формально ее рождение связано с опытами шведского ученого А. Бертольда, который в 1849 г. опубликовал первую работу по эндокринологии поведения. С тех пор сделано многое в этой области, но основной логический и экспериментальный принцип изучения причинной связи между гормонами и поведением остался прежним. Арнольд Бертольд удалил семенники у петуха и наблюдал за его поведением. Он увидел, что кастрированный петух больше не проявлял сексуального и агрессивного поведения, однако после имплантации семенников поведение восстанавливалось. Поскольку нервные связи после имплантации не восстановились, то он заключил, что на поведение влияет некая биохимическая субстанция, которая секретируется семенниками. Теперь мы знаем, что это гормон тестостерон, поскольку эффекты имплантации семенников полностью воспроизводятся при введении экзогенного гормона. В то же время эксперименты А. Бертольда говорят о том, что эндокринология поведения — это наука, изучающая две взаимосвязанные системы — эндокринную и нервную.

В России изучение гормональной регуляции поведения животных и человека на протяжении всего XX в. было заслонено принципом невризмизма. Он подразумевал, что все функции организма, и в особенности поведение, регулируются центральной нервной системой, и занял доминирующую позицию в физиологии, медицине и психологии во многом благодаря работам И. М. Сеченова, В. М. Бехтерева и И. П. Павлова. Между тем гормональная, или (в более широком смысле) гуморальная, и нервная регуляция не являются двумя независимыми системами. Процесс передачи нервного импульса непременно содержит гуморальный этап — выделение молекул медиатора в синаптическое пространство. Тело нервной клетки и нервные отростки находятся в межклеточной жидкости, содержащей множество биологически активных веществ, включая гормоны. Можно даже сказать, что гуморальная регуляция эволюци-

онно более древняя, имеет большую сферу влияния, так как нет органов, лишенных гуморальных влияний.

Разделение на нервную и гуморальную системы условно. В целом организме все процессы почти всегда регулируются комплексно, потому что в любом регуляторном механизме всегда имеются как нервные, так и гуморальные уровни регуляции. В целостном организме нет изолированной нервной системы и изолированной гуморальной системы, а есть, как неоднократно подчеркивал Л. А. Орбели, единая система нейрогуморальной регуляции. В силу целого ряда исторических причин гуморальный аспект регуляции функций долго находился в тени, в особенности это касается регуляции психических функций. Практически такие исследования были сведены к нейрофармакологии. Между тем в 1970—1980-х гг. было обнаружено, что гормоны влияют на поведение, непосредственно взаимодействуя со структурами головного мозга. Были выявлены гормональные реакции, характерные для определенных психологических состояний. Интенсивно разрабатывались проблемы использования гормональных тестов для выявления индивидуальных особенностей личности. Все это способствовало формированию новой науки «психонейроэндокринологии». Интеграция эндокринологии и науки о поведении идет медленно. Роль гормонов в поведении слабо освещается в существующих учебниках по поведению. В учебниках по эндокринологии рассматривается главным образом роль стероидных гормонов в регуляции полового поведения животных, причем основное внимание уделяется действию гормонов на различные структуры гипоталамуса. Учебное пособие, которое предлагается вашему вниманию, основано на лекциях, прочитанных студентам Новосибирского государственного педагогического университета, и содержит современные данные о взаимосвязи гормонов и поведения, в особенности социального поведения у животных и человека. Цель его — дать студентам педагогических и биологических специальностей представление о роли гормонов в регуляции поведения, причем акцент делается на роли гормонов в организации сложных форм поведения — при стрессе, социальных взаимодействиях и размножении.

После изучения материала студент должен:

**знать:**

- методики определения влияния факторов окружающей среды на здоровье населения или отдельных его групп;

**уметь:**

- анализировать значение различных факторов в формировании индивидуального здоровья человека;
- объяснять влияние различных факторов на здоровье человека;

**владеть:**

- методиками сбора, статистической обработки и анализа информации о здоровье взрослого населения, детей и подростков.



# Глава 1

## ВВЕДЕНИЕ В ЭНДОКРИНОЛОГИЮ ПОВЕДЕНИЯ

---

**Эндокринология** — это наука, изучающая гормоны, т. е. биологически активные вещества, регулирующие процессы жизнедеятельности у животных и человека. Главная функция гормонов — информационная.

---

Гормоны секретируются специализированными (эндокринными) железами, находящимися на периферии, и переносятся по организму системой кровообращения. В головном мозге имеются эндокринные железы, продуцирующие гормоны, которые переносятся по организму как по аксонам, так и по системе кровообращения. Эндокринная система взаимодействует с другими системами межклеточных коммуникаций — нервной и иммунной — на многих уровнях. Нервная и эндокринная системы работают по принципу обратной связи, но нервная система дает гораздо более быстрые результаты, а эндокринная система действует медленнее и вызывает более обширные реакции. Принципы работы эндокринной системы очень похожи у различных видов животных, поскольку она эволюционно более древняя.

Не все гормоны участвуют в контроле поведенческих реакций, поэтому мы будем рассматривать только те, влияние которых на поведение строго доказано. Анализ имеющихся данных привел к пониманию, что взаимодействие гормонов и поведения проявляется в обоих направлениях: не только гормоны влияют на поведение, но определенный вид поведения способен изменить эндокринный профиль индивидуума. Франк Бич писал, что изучение физиологических (эндокринных) механизмов поведения осложняется четырьмя проблемами. Первая — это вопрос, «с каким гормоном или гормонами связаны определен-

ные типы поведения?» Вторая проблема связана с выяснением опосредующих механизмов, т. е. с ответом на вопрос, как гормон «вызывает» поведение? Строго говоря, никакой гормон не может «вызвать» определенного паттерна поведения. Действие гормонов заключается в увеличении или уменьшении вероятности того, что данный поведенческий ответ возникнет при текущей внешней стимуляции и предшествующей истории индивида. Гормоны часто необходимы, но никогда не являются достаточной причиной появления данного типа поведения. Третья проблема в эндокринологии поведения относится к вариативности взаимосвязи между гормоном и поведением. Данный гормон может положительно коррелировать с одним и тем же типом поведения у многих видов, но характер и степень взаимосвязи будут различаться между видами, между полами и между особями. Источники вариативности включают различия в генотипе, различия в предыдущей гормональной стимуляции, а также различия в индивидуальном опыте и обучении. Четвертая проблема сосредоточена на взаимодействиях и взаимозависимостях, которые могут включать эндокринную систему, нервную систему, внешнюю среду и эффекты поведения на гормоны.

## **1.1. Что такое эндокринология поведения?**

**Эндокринология поведения** — это наука о том, как гормоны влияют на поведение животных и человека и как поведенческие реакции могут изменять биосинтез и секрецию гормонов. Взаимодействие поведения и гормонов имеет глубокий и всеобъемлющий характер, который формируется на основе влияния онтогенетических, генетических и средовых факторов, поэтому, изучая определенный тип поведения, ведут наблюдение за как можно большим числом эндокринных реакций, или, наоборот, воздействие определенного гормона требует изучения как можно большего числа доступных измерению поведенческих реакций. Исследование взаимодействия между гормонами и поведением является действительно междисциплинарным: методы и подходы одной научной дисциплины заимствуются и усовершенствуются исследователями из других областей знания. Психологи, энтомологи, зоологи, физиологи,

эндокринологи, психиатры работают в этой области и делают свой вклад в понимание взаимодействия гормон — поведение. Это смешение и взаимопроникновение научных интересов и подходов с одновременным синтезом накапливающихся знаний привело к возникновению эндокринологии поведения как отдельной области знания.

## 1.2. Исторические корни эндокринологии поведения

История развития этологической физиологии или эндокринологии поведения коротка. Хотя современная эра этой дисциплины началась в середине XX в., некоторые эффекты гормонов на поведение были известны еще несколько столетий назад. Сейчас мы знаем, что мужские половые органы — семенники — продуцируют и секретируют гормон тестостерон, который влияет на сексуальное поведение, агрессивность, территориальность, спячку или миграцию животных, а также на другие виды поведения, которые дифференцируют самцов и самок. Кастрация самцов или хирургическое удаление семенников может рассматриваться как наиболее часто употреблявшаяся в историческом контексте манипуляция с эндокринной системой. В течение тысячелетий люди кастрировали многие виды домашних животных, чтобы сделать их мясо вкуснее, а поведенческие и морфометрические эффекты кастрации были известны с античности, например, они были известны Аристотелю, который детально и с большой точностью описал эффекты кастрации у петухов.

В течение столетий знатные семейства Востока применяли кастрацию мальчиков перед половым созреванием для «получения» евнухов (от греч. *eunuchos* — охраняющий ложе) для охраны и обслуживания гаремов. Считалось, что наблюдать за гаремом и обеспечивать там определенный порядок лучше всего могут бесполое существа, утратившие мужские признаки, но продолжающие пребывать в мужском обличье. Основной обязанностью евнухов было содержать в достатке гарем правителя, осуществлять надзор за женами и поставлять лучших женщин властелину. Современники отмечали, что жадность, скупость и жестокость были отличительными чертами характера евнухов. В древнем Китае кастрация существовала и как наказание, однако каста евнухов пополнялась не только

за счет преступников, но и за счет вражеских солдат, взятых в плен. Исторически институт евнухов известен с глубокой древности у ассирийцев, персов, византийцев, получил распространение в Китае, до свержения монархии — существовал в Турции, но в XX в. прослойка евнухов полностью исчезла.

Очень часто кастрация имела незначительный эффект либо совсем не влияла на физический облик мужчин и их сексуальные наклонности, когда несчастный горемыка перед кастрацией уже достигал полового созревания. Однако если мальчиков кастрировали перед половым созреванием, то впоследствии у них наблюдалось развитие характерного физического облика с маленьким ростом и длинными руками, а сексуальное поведение практически не развивалось. На проявление вторичных половых признаков также влияет удаление семенников. Например, у евнухов никогда не появлялось бороды, а в период полового созревания отсутствовала «ломка» голоса, тогда как в норме во время полового созревания голосовые связки мальчиков утолщаются в ответ на повышенную секрецию тестостерона семенниками, и голос становится грубее.

В Средние века в Европе и Азии существовала распространенная практика кастрировать мальчиков с красивыми певучими голосами, чтобы получить так называемое мужское сопрано. У кастратов голосовые связки не испытывали изменений, характерных для периода полового созревания, благодаря чему частично сохранялся вокальный диапазон голосов несозревших мальчиков.

Певцы-кастраты были известны уже в IX в. (например, хор собора Св. Софии в Константинополе). В Византии певцы-кастраты пользовались популярностью вплоть до 1204 г., когда в ходе четвертого крестового похода Константинополь разграбили крестоносцы. Позже, в XVII в., традиция пения кастратов возрождается и совершенствуется в Италии. Кастрации, как правило, подвергали наиболее одаренных мальчиков. Операция была запрещена Папой Львом XIII в 1878 г., но, несмотря на это, консерватории находили способы обойти этот запрет, и певцы-кастраты были довольно многочисленны. Последние в истории музыки кастраты пели в начале XX в. (например, Алессандро Морески), сохранились даже граммофонные записи их голосов, которые, однако, не обладают высоким качеством. Голос кастрата отличался высотой, женоподобностью

и гибкостью, но при этом имел большую силу и мог исполнять сложные виртуозные пассажи большой длительности.

Формально первое исследование, которое считается начальной точкой развития эндокринологии поведения, было проведено в 1849 г. Арнольдом Адольфом Бертольдом (1803—1861) — немецким врачом и профессором физиологии, в университете Геттингена. В своих исследованиях он использовал молодых петушков и показал, что «семенники выделяют в кровь что-то такое, что способствует сохранению специфического для мужского пола поведения и соответствующих вторичных половых признаков». Это заключение было сделано за полвека до открытия гормонов! Эксперименты А. А. Бертольда состояли в следующем. Ученый кастрировал часть петушков (1-я группа). Кстати, это часто делается для того, чтобы мясо было приятнее на вкус. Спустя несколько месяцев каплуны были меньшего размера, чем нормальные петухи, кроме того, они не проявляли типичного петушиного поведения. Они не делали попыток спариваться с самками, были неагрессивны по отношению к другим петухам, не имели характерного оперения и, конечно, не кукарекали. Это было известно и до этих экспериментов. Но ученый сделал следующее. Он кастрировал часть петушков и пересадил по одному семеннику этим же птицам в абдоминальную полость (2-я группа). Птицы этой группы развивались нормально и проявляли все поведенческие признаки нормальных петухов. Петушков следующей группы (3-я группа) также кастрировали, но один семенник помещали в абдоминальную полость другого кастрированного петушка. Эти птицы также нормально развивались и проявляли все поведенческие признаки интактных (некастрированных) животных. Через несколько месяцев А. А. Бертольд исследовал все имплантированные семенники под микроскопом и нашел присутствие сперматозоидов.

Основываясь на результатах своих экспериментов, А. А. Бертольд предположил, что семенники выделяют в кровь специфические агенты, которые попадают в органы мишени, стимулируя их функции. Его выдающаяся демонстрация ненервного контроля поведения не встретила большого энтузиазма со стороны его современников, и эта его работа не цитировалась более 50 лет после ее публикации. Неизвестно, почему А. А. Бертольд не пошел дальше в своих экспериментах, — он умер 12 лет спустя после своей публикации.

Сейчас мы знаем, что эффекты, которые вызвал трансплантированный семенник, можно вызвать введением кастрированным петухам гормона тестостерона. Причинная связь между присутствием определенного гормона (в данном случае тестостерона) в крови и поведением (в данном случае кукареканье, сексуальное и агрессивное поведение) устанавливается в экспериментах, которые показывают, что когда гормон есть, то с большой вероятностью проявляется определенное поведение.

Подобного рода эксперименты проводятся при исследовании взаимосвязи гормонов и поведения сегодня. Для того чтобы показать, что гормон влияет на определенный вид поведения, ученый должен продемонстрировать, что вероятность поведения снижается при удалении гормона (например, при удалении эндокринной железы) и восстанавливается до нормы при его введении.

Эксперименты А. А. Бертольда имеют ценность еще потому, что они впервые проиллюстрировали, что исследования в эндокринологии поведения — это изучение двух взаимосвязанных систем — эндокринной и нервной. Существенным моментом является то, что если гормон вызывает изменение в поведении животного, то имеются какие-то изменения в его мозге. Можно попытаться найти, какие части мозга подвергаются изменениям, как они изменяются и как эти модификации вызывают изменения в поведении. Наоборот, если гормон вызывает изменения в мозге, должны иметься соответствующие изменения в поведении или физиологических функциях, которые мы можем достаточно точно определить.

### **1.3. Основатели современной эндокринологии поведения**

Как научная дисциплина эндокринология поведения богата выдающимися именами, однако нельзя не вспомнить имена трех знаменитых ученых, которые являются основателями современной эндокринологии поведения, — это Франк А. Бич, Вильям С. Янг и Даниэль С. Лерман.

Франк Бич (1911—1988) считается организатором эндокринологии поведения: он дал имя этой научной дисциплине, написал первый обзор (1948) и историю этой области знания (1981), организовал ежегодную конференцию, которая преобразовалась в дальнейшем в Общество нейроэндокринологии поведе-

ния, и создал журнал «Гормоны и поведение» (*Hormones and Behavior*). Франк Бич — психолог по образованию — начал свою карьеру с исследования нейтрального контроля инстинктивного поведения. Работая в качестве помощника куратора в Музее естественной истории Америки, он читал курс эндокринологии в Нью-Йоркском университете, в который собрал все, что было известно о гормональной регуляции поведения. Впоследствии курс его лекций вышел в виде книги «Гормоны и поведение» (1948) и исторически является первой книгой в этой области.

В 1958 г. он переехал в Беркли, где работал профессором Университета Калифорнии и создал полевую станцию для изучения поведения животных. Франк Бич проводил исследования по половой дифференцировке и развитию пола в онтогенезе, занимался взаимодействием между гормонами и индивидуальным опытом, межвидовыми различиями в эффектах гормонов на поведение. Большая серия его работ была посвящена роли половых стероидных гормонов — андрогенов и эстрогенов — в контроле сексуального поведения у разных видов животных. Он обращал внимание на важность внимательного наблюдения и описания поведения у различных видов, настаивал на расширении сравнительного анализа поведения у животных и человека. Франк Бич выдвинул гипотезу и систематизировал знания об организационных эффектах пренатальных гормонов на нервную систему. Его исследования показали, что действие гормонов на развивающийся организм имеет характерные особенности — их эффекты длительны и необратимы, воздействие возможно лишь в четко ограниченный период развития (критический период), они влияют на системы, которые в период воздействия еще не развиты, а эффекты проявляются лишь позднее. Франк Бич оставил заметный след в развитии эндокринологии поведения, и его исследования определили перспективы дальнейшей работы.

Вильям Калдвел Янг (1899—1965) посвятил нейроэндокринологии поведения почти 40 лет. Он начал исследования в области репродуктивной биологии, изучая гормональную модуляцию сексуальной рецептивности у морских свинок. Янг показал, что сексуальная рецептивность морских свинок варьирует в зависимости от овариальной цикличности, а ее восстановление у овариэктомированных животных определяется дозой и временем введения эстрогенов и прогестерона. Уста-