

SUBSTRATS BIOLÒGICS DE LA CONDUCTA AGRESSIVA: GENÈTICA I NEUROANATOMIA*

M.^a Assumpció MARTÍ I CARBONELL**

RESUMEN

En este trabajo se exponen los resultados obtenidos por un gran número de investigadores que han intentado explicar cómo intervienen los diferentes substratos biológicos en la agresión. Nos hemos centrado aquí, en los substratos genético y neuroanatómico, y en un trabajo posterior expondremos los substratos neuroquímico y hormonal.

ABSTRACT

This paper is a review of the works dealing with the biological substrate of aggression with special reference to genetic and neuroanatomical findings. In a next paper we will consider the neurochemical and hormonal ones.

* Aquest treball comporta una segona part que tracta de neuroquímica i control hormonal de la conducta agressiva. Es publicarà en el proper número de *Quaderns*.

** Departament de Psicologia Experimental i Psicofisiologia. Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra.

SUBSTRATS BIOLÒGICS DE LA CONDUCTA AGRESSIVA: GENÈTICA I NEUROANATOMIA

Ja que hi ha diferents tipus de conducta agressiva (*cf.* MARTÍ, 1984), no és possible de construir un únic model que expliqui com intervenen els diferents factors biològics en aquesta conducta. A més, el paper d'aquests factors varia no només en funció del tipus de conducta agressiva, sinó també en funció de les circumstàncies i de les diferents espècies. En organismes no humans, per exemple, els factors genètics i hormonals que afecten l'organització neural i el desenvolupament estructural són prominents (BANDURA 1979a,b), en canvi, en humans, la seva influència és molt més indirecte. La capacitat d'aprenentatge i la importància dels factors corticals (elevat grau d'encefalització) en els humans fan que aquests mostrin una gran elasticitat en el seu comportament. La conducta agressiva, doncs, estarà molt més determinada socialment i menys biològicament en humans que en animals inferiors. D'aquí que sigui l'agressió instrumental la que prevalgui en els primers i la afectiva, en els segons (LAGERSPETZ, 1981). Tanmateix, segons Moyer (1981), hi ha evidència suficient que l'home no escapa als determinants neurals de la conducta agressiva: determinats processos cerebrals patològics (p.e., tumors en el lòbul temporal, en l'hipotàlem anterior...), o les implantacions d'electrodes en determinades zones del cervell (p.e., amígdala) activen els sistemes neurals d'hostilitat. En el cervell dels animals i dels humans hi ha, doncs, sistemes neurals que, quan són posats en marxa en presència d'un senyal rellevant, provoquen una conducta agressiva o destructiva vers aquest senyal (MOYER, 1981).

Alguns autors (MOYER, 1968; HINDE, 1969) han suggerit que l'estat intern d'un organisme juga un paper en la seva conducta agressiva, determina el llindar d'influència dels estímuls externs. Baenninger (1974) diu que, si bé hi ha agressió en situacions on es dona dolor, frustració o por (factors, d'altra banda, considerats necessaris per alguns autors, tals com BERKOWITZ, 1962 i SCOTT, 1966), tal comportament podria ser emès en absència aparent d'aquella estimulació, donat l'estat intern de l'organisme.

La fisiologia de l'organisme és, doncs, un factor important a tenir en compte quan considerem el comportament agressiu, però, com a resultat de l'aprenentatge i de les interaccions amb el medi ambient, la fisiologia (tant l'estructura com la seva funció) de l'organisme esdevé, constantment, alterada. D'aquí que no es pugui considerar el comportament agressiu, o qualsevol altre, com a fixat, predeterminat i amb característiques immodi-

ficables, argumentant que té un substrat fisiològic determinat genèticament.

Tots els tipus d'agressió es desenvolupen –segons Valzelli (1981)– a partir d'una base comú que representa un *continuum*, que per reproduir-lo visualment es pot pensar, segons el mateix Valzelli, en una cadena de muntanyes on les diferències en l'altura dels cims i en la fondària de les valls reflecteixen les característiques del perfil agressiu d'un subjecte, sigui animal o home (Figura 1).

En aquest article, ens centrarem en els substrats genètic i neuroanatòmic de l'agressió. En un treball posterior, exposarem el substrat neuroquímic i hormonal, ja que llur extensió fa aconsellable desglossar els substrats biològics en dues parts.

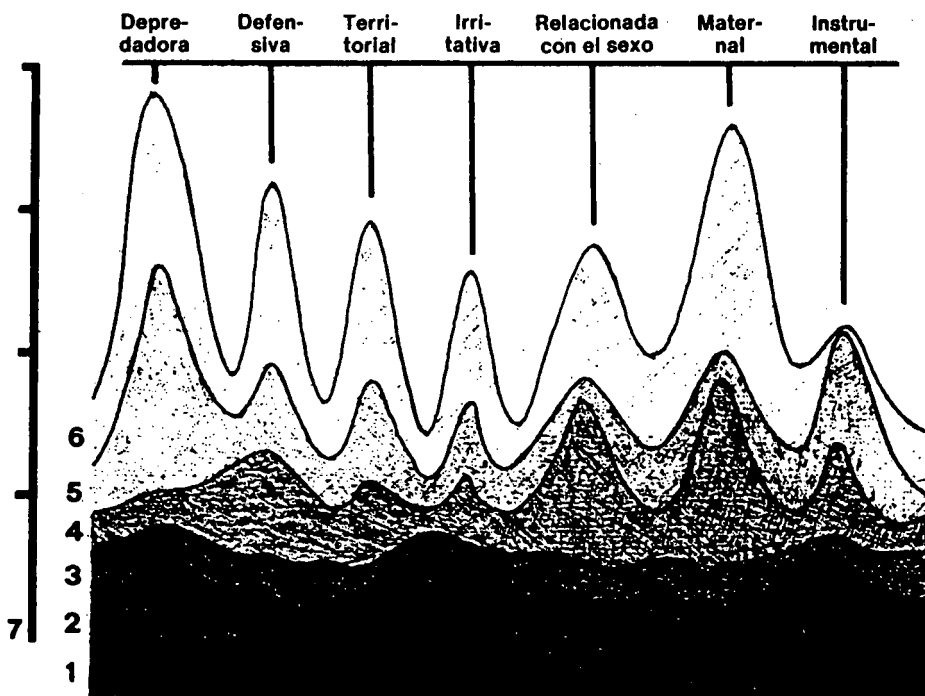


Figura 1. Construcció teòrica d'un perfil agressiu i dels seus components. 1. Red neuroanatòmica 2. Pre-determinació genètica 3. Disposició neuroquímica 4. Disposició hormonal 5. Aprenentatge, educació, cultura, entorn 6. Agressió conductual 7. Escala arbitrària. (Figura adaptada de VALZELLI, 1981).

Genètica de l'agressió

Hi ha una opinió generalitzada que admet que els factors genètics juguen un paper important en la conducta agressiva.

Barnett (1967) diu que hi ha gran evidència que la genètica té efectes molt importants en la conducta agonística entre animals de la mateixa espècie, entre sexes dins la mateixa espècie i entre espècies en general: 1. La propensió dels animals de laboratori a comportar-se agressivament pot alterar-se significativament per cria selectiva. Els descendents de la soca agressiva tendeixen a ser cada vegada més combatius al llarg de les successives generacions, que no pas els descendents de la soca no agressiva (SCOTT i FREDERICSON, 1951; BEACH, 1955; LAGERSPETZ, 1964; VALZELLI, 1967; BANDURA, 1973; JOHNSON, 1976). En ratolins seleccionats pel major o menor pes del cervell, s'aprecien diferències en l'activitat en el camp obert, en alguns tipus de capacitats d'aprenentatge i en pautes motores sensorials (FULLER i GEILS, 1973). Aquests animals manifestaven, també, diferències quant a agressió (COLLINS, 1970). En ratolins de diferents races, els que tenien un pes cerebral menor eren més agressius que els seus companys de ventrada amb major pes cerebral (HAHN *et al.*, 1973). 2. Scott i Fredericson (1951) observen diferències en l'agressió de tres soques diferents de ratolins. Per veure si realment hi havia una base genètica, o bé si hi havia influències de la mare, varen fer un *foster-mother*, els resultats del qual indicaven que existia aquella base genètica. Un estudi similar varen dur a terme Selmanoff i Ginsburg (1981), i concloueren que la variació en la lluita entre mascles ratolins estava, sense cap dubte, sota el control de diversos factors genètics, incloent-hi el cromosoma Y. 3. El percentatge de rates que maten el ratolí, després d'haver-los retirat els bulbs olfactius, era significativament més alt entre animals d'un *stock* seleccionat exclusivament per *mouse-killing* que entre animals d'un altre *stock* seleccionat d'una soca original Wistar, però sense haver fet cria selectiva pel *mouse-killing* (KARLI *et al.*, 1969).

Ara bé, les soques poden diferenciar-se àmpliament en la seva combativitat, segons les circumstàncies sota les quals se'ls passa la prova i segons l'objecte que se'ls presenta; així, animals de la soca agressiva poden ser agressius vers un objecte determinat i pacífics enfront d'un altre (GINSBURG i ALLEE, 1942). Lagerspetz i Lagerspetz (1971) mostraren com en ratolins les diferències creades per agressivitat en dinou generacions de cria selectiva poden ser completament eliminades per factors ambientals. Animals d'ambdues línies poden, per entrenament, ser condicionats a comportar-se

en direcció oposada: els de la línia agressiva podrien arribar a ser no agressius, i els no agressius podrien mostrar-se agressius després d'un període d'aïllament social (LAGERSPETZ, 1981). En tot cas, diu Hinde (1977), les causes genètiques de les diferències trobades en la conducta agressiva són probablement molt menys importants que les ambientals. La variació genètica que mostra aquesta conducta s'ha descrit en gossos (FISHER, 1955; SCOTT i FULLER, 1965), en ocells (GUHL *et al.*, 1960), en rates (KARLI, 1965; UYENO, 1960; ULRICH, 1966) i en ratolins (GINSBURG i ALLEE, 1942; CALHOUN, 1956; LAGERSPETZ, 1961, 1969; LINDZEY *et al.*, 1961; SOUTHWICK i CLARCK, 1968; VALE *et al.*, 1971; SELMANOFF i GINSBURG, 1981).

El fet que l'estat emotiu pugui intervenir com a un vincle causal en l'aparició del comportament social (p.e., un estat de còlera sovint precedeix i és responsable d'algun tipus de resposta agressiva) augmenta el nombre de determinants genètics i experiencials que cal prendre en consideració (KARLI *et al.*, 1974). Valzelli (1971, 1978) ha observat que no totes les soques de rates o ratolins són sensibles a l'aïllament, i per tant, no totes les soques esdevindran agressives quan hi siguin sotmeses. El mateix Valzelli ho atribueix a una base emotiva diferent que, probablement, diu, tindria un component genètic. Recentment, s'ha comprovat que la conducta agressiva induïda en els ratolins mitjançant la tècnica de l'aïllament, que depèn del sexe i de la raça (BEVAN *et al.*, 1951; VALZELLI, 1967, 1978) està influïda, com a mínim, per dos loqui homozigots i, possiblement, per un factor citoplasmàtic de l'òvul (ELEFThERIOU *et al.*, 1974). D'altra banda, la intensitat inicial de la resposta emotiva i la magnitud en què aquesta resposta pot ser amplificada i prolongada per *feedbacks* humorals i neurals són, certament, sota control genètic (KARLI *et al.*, 1974).

El fet que hi hagi diferents estats motivacionals, que poden expressar-se en diferents tipus de comportament agressiu, fa que, segons Karli *et al.*, (1974), els gens que tenen una part predominant en la determinació d'algunes formes de conducta agressiva (i la corresponent agressivitat subjacent) poden tenir un paper molt reduït en la determinació d'altres formes d'agressió (amb la seva agressivitat específica).

Els efectes dels gens en el comportament agressiu poden ser indirectes (HINDE, 1977) i actuen a través de: les diferències en la mida corporal, força, nivell d'activitat, nivell d'emotivitat, capacitats sensorials, facilitat amb què s'aprenen les respostes agressives, etc. Hi ha evidències que la sensibilitat dels sistemes neurals que són subjacents en els diferents tipus de conducta agressiva és, en part, determinada per l'herència (MOYER, 1976, 1982). A més, els gens poden influir en l'activitat hormonal o en els llindars

d'activació de les estructures encefàliques (JOHNSON, 1976) i segons Didier-georges i Karli (1967), alguns dels factors genètics, gràcies als quals es feia aquella cria selectiva, controlen la secreció i/o la sensibilitat als andrògens durant l'ontogènesi, ja que la castració a l'edat d'un mes redueix el percentatge de rates adultes no occidores que esdevenen occidores, per eliminació dels bulbs olfactius.

Parlar de «gens que determinen l'agressivitat» seria erroni, a menys que s'especifiqui en termes de la seva influència en la probabilitat que un animal (d'una determinada espècie i sexe) manifesti un determinat tipus de resposta agressiva quan s'exposa a una situació determinada (KARLI *et al.*, 1974). Corning i Corning (1971) assenyalen que els gens no produeixen la conducta, sinó que generen enzims que afectaran processos bioquímics i el desenvolupament estructural, que a la vegada poden influenciar les potencialitats de la resposta. Segons Montagu (1978), hi ha una contribució genètica en quasi tot tipus de conducta, però cap d'ells està determinat genèticament. S'hereda —diu aquest autor— la capacitat per a ser agressiu, però el comportament agressiu o no agressiu és après.

Si bé, doncs, la influència dels factors genètics en la conducta agressiva dels animals pot ser en alguns casos important, en els humans aquesta influència és més relativa, ja que aquests posseeixen una constitució genètica (fruit de la història evolutiva) molt més oberta a les influències del medi, i és aquest el que determinarà el grau d'expressió d'aquelles potencialitats.

Neuroanatomia de l'agressió

L'estudi del substrat anatòmic implicat en cada tipus de conducta agressiva ha engendrat gran quantitat de treballs que han permès d'establir relacions funcionals entre determinades estructures anatòmiques i les distintes modalitats del comportament agressiu.

Hi ha diversos mètodes per a estudiar aquestes estructures: lesions cerebrals, manipulacions farmacològiques o químiques, i estimulació elèctrica del cervell. Un dels treballs fonamentals basat en aquesta última tècnica ha estat el que va dur a terme John Flynn a Yale, treballant amb gats. Aquest autor ha perfeccionat tècniques que es van desenvolupar als anys quaranta, i que consistien en implantar electrodes en àrees específiques del cervell: si s'implantava un electrode en l'hipotàlem lateral de l'animal (gat) i s'activava elèctricament, l'animal atacava i matava la rata que estava a la seva disposició, ignorant l'experimentador que estava present.

Segons Ursin (1979), una estructura juga un rol crucial en una determinada conducta si es compleixen els següents criteris:

1. La conducta particular ha de ser identificada com una de les conductes que manifesta naturalment l'animal.
2. Aquella conducta hauria de ser provocada per estimulació elèctrica o química de l'estructura particular, si més no, quan la situació del test permet la manifestació d'aquesta conducta.
3. Les unitats d'aquesta estructura canviarien la seva activitat durant l'execució d'aquesta conducta particular.
4. La conducta hauria de disminuir per lesió d'aquesta estructura particular.
5. Les lesions produirien un handicap (problemes d'aprenentatge) allà on aquest *pattern* d'acció particular fos important per a l'execució de la conducta instrumental.
6. L'estimulació elèctrica o química perturbaria el control ordinari que exerceix l'estímul d'aquesta conducta; de la mateixa manera que una estructura cerebral no està a disposició d'altres estructures del control normal cerebral durant un atac epilèptic.
7. Les manipulacions farmacològiques haurien de provocar, eliminar o perturbar aquesta conducta particular.
8. Hauria d'haver-hi alguna homologia filogenètica entre espècies.
9. Els canvis conductuals produïts haurien de ser bastant específics per a aquesta resposta particular, i no ser un efecte general per a tot tipus de sistemes motivacionals.

Segons Valzelli (1978), la neuroanatomia de la conducta agressiva pot coincidir en gran part, sinó totalment, amb el sistema límbic (que inclou estructures com el tàlem, hipotàlem, hipocamp, amígdala...). La seva importància radica en la gran quantitat de funcions associatives i integratives que exerceix.

A continuació exposarem com intervenen diverses estructures cerebrals en cada modalitat de conducta agressiva.

Hipotàlem: Encara que històricament ha estat considerada l'estructura més important per a la conducta agressiva, actualment no s'hi considera. Anteriorment, s'havia assignat a l'hipotàlem (és a dir, a les seves cèl·lules i centres) funcions que avui dia s'atribueixen a fibres que travessen aquesta estructura.

L'estimulació de l'*hipotàlem anterior* provoca atacs predatoris que, malgrat tot, no estan basats en la fam (ROBERTS i KIESS, 1964). Moyer (1982) assenyala que quan es col·loca un electrode en aquesta zona, el subjecte (*Mono Rhesus*, en aquest cas) no mostrarà agressió vers l'experimentador o vers un objecte inanimat; ara bé, si aquest animal es posa en una gàbia amb un mascle de la mateixa espècie i la companya d'aquest, aquell animal reaccionarà vigorosament a l'estimulació elèctrica i atacarà el mascle dominant.

Els atacs predatoris provocats per l'estimulació de l'*hipotàlem lateral* també s'evoquen per l'estimulació d'algun lloc anatòmic addicional del tronc cerebral (HUTCHINSON i RENFREW, 1966; BANDLER, 1977), aquells atacs poden sorgir tant d'una conducta d'alimentació com d'una activitat purament occidora (KING i HOEBEL, 1968), tot dependrà del nivell de gana, disponibilitat de menjar i intensitat d'estimulació (HUTCHINSON i RENFREW, 1966). L'estimulació de l'hipotàlem lateral pot provocar lluita intraespecífica que dependrà de variables ambientals, tals com la presència d'una presa i la conducta de l'oponent; un animal subordinat, quan és estimulat, mai inicia lluita contra un animal dominant de la mateixa espècie (KOOLHAAS, 1978).

Les lesions de l'hipotàlem lateral disminueixen l'agressió territorial i la conducta occidora de la rata vers el ratolí i, en general, redueixen els atacs predatoris. Quan aquesta zona és lesionada, s'observa també un dèficit conductual profund, que afecta molts tipus de comportament motivat. Això no és d'estranyar —segons Karli *et al.* (1974)— car aquesta zona està implicada en molts processos que generalment provoquen la motivació apetitiva.

L'estimulació de l'*hipotàlem dorsomedial* produeix un altre tipus d'atac: el gat atacarà l'experimentador però no farà cas de la rata que té a disposició (EGGER i FLYNN, 1963).

En rates, l'estimulació de l'*hipotàlem posterior* provoca una resposta irritativa similar a l'anterior (STACHNIK *et al.*, 1966).

Aquests atacs irritatius hipotalàmics poden ser inhibits per estimulació de l'escorça pre-frontal, periamigdaloides o pre-piriforme medial (SIEGEL *et al.*, 1972, 1975, 1977), i del cap del nucli caudat (DELGADO, 1974).

Lesions en l'*hipotàlem ventro-medial* potencien el comportament occidor de la rata vers el ratolí, en canvi l'estimulació d'aquesta zona provoca defensa (URSIN, 1981) i inhibeix la conducta predatoria (ADAMEC, 1976; ALBERT *et al.*, 1978).

L'hipotàlem —segons Moyer (1976)— és una estructura important però no essencial en l'agressió irritativa, ja que aquest comportament es pot observar també quan s'ha aïllat aquesta estructura de la resta del cervell.

Amígdala: Ja que és també una estructura molt diferenciada, amb alguns centres que tenen efecte inhibidor i amb altres que el tenen excitador, cal parlar de cada una de les parts, tal com hem fet en parlar de l'hipotàlem.

L'amigdalectomia bilateral redueix dràsticament l'agressió irritativa, la lluita competitiva entre mascles, la dominància i la conducta occidora de les rates de laboratori (KARLI i VERGNES, 1964; MICZECK *et al.*, 1974) i l'agressió induïda per la por (GALEF, 1970). Tanmateix, la destrucció bilateral dels nuclis laterals o dels basals de l'amígdala produeix resultats oposats: animals prèviament domesticats i amistosos mostren, després de l'operació, atac sense provocació (WOOD, 1958).

Ja que els nuclis *basilaterals* i els *centromedials* de l'amígdala juguen un paper oposat en la conducta agressiva (els primers són supressors i els segons facilitadors), els resultats obtinguts per Bard (1950) i per Bard i Mountcastle (1948), després d'una amigdalectomia bilateral que mostra que hi ha un augment de l'agressivitat, són deguts, probablement, a una ablació subtotal, és a dir, que restaria *in situ* un dels nuclis que faciliten l'agressió (SIEGEL i FLYNN, 1968). Aquests efectes bimodals en el mateix tipus d'intervenció quirúrgica poden dependre de la interacció amb diferents línies basals d'emotivitat (VALZELLI, 1981b).

D'altra banda, les lesions de l'escorça *periamigdaloides* o dels *nuclis corticals* redueixen o eliminen segons Miczeck *et al.* (1974) l'agressió induïda per aïllament en rates.

L'hipotàlem i l'amígdala estan íntimament connectats, i s'ha demostrat que l'estimulació de l'amígdala pot tant facilitar com inhibir l'atac, tot depèn de si s'estimula l'hipotàlem al mateix temps (EGGER i FLYNN, 1963). L'estimulació de l'amígdala lateral facilita l'agressió irritativa hipotalàmica (SIEGEL *et al.*, 1972). En el control de la resposta occidora, aquestes connexions són molt importants, perquè si queden interrompudes les vies amigdalohipotàlmiques, es produeix la desaparició de l'agressió interespecífica de la rata (VERGNES i KARLI, 1963).

Existeix, també, una interacció entre l'hipocamp i l'amígdala, de tal manera que, en condicions normals, l'hipocamp ventral inhibeix els efectes conductuals de l'excitabilitat amigdaloides potenciada (ADAMEC, 1975).

Tàlem: Estimulant el *centre medial* del tàlem s'obté conducta irritativa fins arribar a mossegar, en gats (ANDY *et al.*, 1975). Pel que fa als atacs predadors, les dades són inconsistents: en rates no s'observen efectes quan s'estimula el tàlem *dorsomedial* (VERGNES i KARLI, 1972), en canvi, en gats, quan s'estimula el tàlem *medial*, es provoca atac vers la rata (URSIN, 1981). D'al-

tra banda, la destrucció bilateral dels nuclis dorsimedial i *paraventricular* pot provocar una reacció occidora en rates no occidores (KARLI *et al.*, 1974).

Finalment, les lesions en el tàlem *ventro-medial* de les rates eliminen l'agressió defensiva (KANKI i ADAMS, 1978).

Altres centres o estructures: Moltes altres àrees del cervell s'han implicat, també, en els diferents tipus de conducta agressiva, però, segons Ursin (1981), sembla que exerceixen llurs efectes a través, només, d'aspectes moduladors d'una resposta general (*septum*), o a través de canvis en les funcions motivacionals i discriminatòries (lòbul frontal, estructures olfactòries).

Les lesions en el *lòbul frontal* dels simis normals augmenten la conducta d'amenaça, encara que no alteren la dominància (MILLER, 1976). S'observa un augment de l'agressió irritativa, en rates i gats, després d'eliminar els lòbuls frontals, el *gir cingulat*, l'*hipocamp dorsal*, o el *tegmentum mesencefàlic ventral* (BLANCHARD *et al.*, 1970).

Quan es lesionen bilateralment els *nuclis septals* de les rates normals, es provoca irritabilitat (HELLER *et al.*, 1962; ZEMAN i INNES, 1963; STARK i HENDERSON, 1966) i aquesta sovint es transforma en agressió irritativa. Al mateix temps, aquestes mateixes lesions disminueixen l'agressió dominant i competitiva (BLANCHARD *et al.*, 1977).

Els *bulbs olfactius* estan també implicats en l'atac irritable, però s'observen moltes diferències entre espècies en els efectes produïts (MOYER, 1976). Segons Ursin (1981), les lesions en el bulb olfactiu augmenten tot tipus de conducta agressiva, possiblement perquè augmenten la incertesa.

El sistema neural de l'agressió té, segons Moyer (1976), una acció recíproca amb el sistema reticular activador: l'activitat en el primer inicia l'activitat del segon, i l'activitat d'aquest potencia, però no inicia, el funcionament del sistema neural de l'agressió.

La majoria d'aquests nuclis o centres anatòmics lligats amb l'agressió s'interaccionen per a regular més d'un únic acte agressiu, això suggereix que hi ha un *continuum* neuroanatòmic fonamental en el qual es produeix, dinàmicament i plàstica, una jerarquia estructural basada en la necessitat funcional (VALZELLI, 1981).

A la Taula I, indiquem el substrat anatòmic dels diferents tipus d'agressió, indicant quins són els centres facilitadors i quins els inhibidors de la conducta agressiva, en animals. La taula és resultat de la informació donada per Moyer (1976) i Valzelli (1978, 1981) en llurs corresponents taules. En la Figura 2, s'assenyalen els components dels mecanismes neuroanatòmics de l'agressió.

TAULA I

SUBSTRAT ANATÒMIC DELS DIFERENTS TIPUS D'AGRESSIÓ EN ANIMALS

Tipus d'Agressió	Centres Facilitadors	Centres Supressors
Territorial	Hipotàlem lateral	Amígdala basilàteral
Agressió entre mascles	<i>Stria terminalis</i> Hipotàlem anterior Amígdala centromedial Tàlem ventro-lateral posterior Substància gris central Nuclis septals laterobasals	Lòbul frontal dorsilateral Bulbs olfactius Nuclis septals dorsimedials Cap del nucli caudat
	Zona fastigial cerebelar Hipotàlem dorsimedial Hipotàlem anterior i posterior Hipotàlem ventro-medial Gir cingulat anterior Centre medial del tàlem Tàlem ventro-basal Hipocamp ventral <i>Tegmentum</i> mesencefàlic ventral Substància gris periaqueductal ventro-medial	Lòbuls frontals i escorça pre-frontal Amígdala basilateral i hipocamp dorsal Escorça pre-piriforme medial Escorça periamigdalòide Hipotàlem ventro-medial Cap del nucli caudat Gir cingulat posterior <i>Stria terminalis</i> Nuclis septals Nuclis dorsimedials del tàlem
Irritativa	<i>Stria terminalis</i> Amígdala centromedial Fimbria del fòrnix Parts de l'hipocamp, de l'hipotàlem i del mesencefal Tàlem ventro-basal	Hipotàlem ventro-medial Nuclis septals Hipocamp dorsal Hipocamp ventral Amígdala basilateral
	Hipotàlem Hipocamp ventral	Nuclis septals Amígdala basilateral
Induïda per la por	Hipotàlem medial Hipocamp ventral Amígdala centromedial Fimbria del fòrnix (en mascles)	Nuclis septals Amígdala basilateral i dorsilateral Gir cingulat Fimbria del fòrnix (en femelles)
	Hipotàlem anterior i lateral Substància gris central Tàlem medial	Hipotàlem ventromedial
Maternal		
Relacionada amb el sexe		
Predatòria		

En *humans*, malgrat hi ha poques dades sobre neuroanatomia de l'agressió, se sap que:

L'estimulació elèctrica de l'àrea centromedial de l'amígdala provoca còlera, i l'estimulació bilateral de l'amígdala medial anterior provoca conducta d'atac (DELGADO, *et al.*, 1968). D'altra banda, es controla, en part, els atacs violents dels pacients psiquiàtrics, estimulant l'amígdala, l'hipocamp, la regió septal, o els lòbuls i nuclis cerebelars (DELGADO *et al.*, 1968).

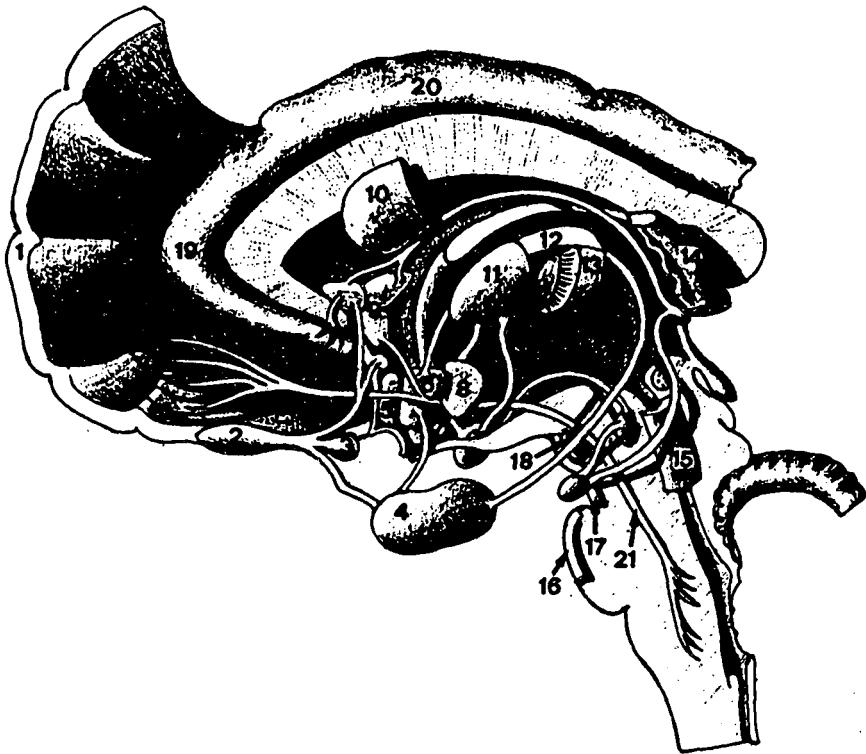


Figura 2. Neuroanatomia de l'agressió. 1. Escorça frontal 2. Bulb olfactivu 3. Tubèrcul olfactivu 4. Amígdala 5. Nuclis preòptic 6. Hipotàlem anterior 7. Hipotàlem ventro-medial 8. Hipotàlem posterior 9. Nuclis septals 10. Cap del caudat 11. Tàlem anterior 12. Tàlem dorsimedial 13. Tàlem ventro-lateral posterior 14. Hipocamp dorsal 15. Substància gris periaqueductal 16. Tegmentum pontino ventral 17. Tegmentum mesencefàlic ventral 18. Nuclis vermell 19. Circonvolució cingular anterior 20. Circonvolució cingular medial 21. Feix medial del prosencèfal. (Figura adaptada de VALZELLI, 1981).

Les regions septals, l'amígdala corticomèdial i diversos llocs cerebelars estan associats amb l'activitat inhibidora de l'agressió, mentre que el centre medial de l'hipotàlem, el centre medial del tàlem, el gir cingulat, els llocs periaqueductals i el *tegmentum* mesencefàlic fomenten sentiments desagradables, que van des de l'ansietat, la por i la ràbia fins a una aversió i agressió internes.

Segons Andy *et al.* (1975), la modulació talàmica de l'agressió postulada en humans es fa des del nucli del *centrum medianum* i és deguda a l'activació general.

Per acabar, i amb l'intent de fer una breu síntesi del que hem exposat, podem concloure que els principals centres implicats en el desencadenament i/o supressió dels diferents tipus de conducta agressiva en animals són:

Centres facilitadors: l'hipotàlem (excepte el nucli ventromèdial), l'hipocamp (excepte els nuclis dorsal i ventral) i el tàlem.

Centres inhibidors: l'amígdala (excepte el nucli centromèdial), els nuclis septals (excepte el nucli basilateral) i l'escorça.

Bibliografia

- ADAMEC, R., 1975, «Behavioral and epileptic determinants of predatory attack behavior in the rat», *Canadian Journal of Neurological Sciences* 2, pp. 457-466.
- ADAMEC, R.E., 1976, «Hypothalamic and extrahypothalamic substrates of predatory attack: suppression and the influence of hunger», *Brain Research* 106, pp. 57-59.
- ALBERT, D.J., BRAYLEY, K.N., MILNER, J., 1978, «Killing of mice by rats: suppression by medial hypothalamic stimulation», *Physiology and Behavior* 21, pp. 667-670.
- ANDY, O.J., GIURUNTANO, L., GIURINTANO, S., MCDONALD, T., 1975, «Thalamic modulation of aggression», *Pavlovian Journal* 10, pp. 85-101.
- BAENNINGER, R., 1974, «Some consequences of aggressive behavior: A selective review of the literature on other animals», *Aggressive Behavior* 1, 1, pp. 17-37.
- BANDLER, R.J., 1977, «Predatory behavior in the cat elicited by lowes brain stem and hypothalamic stimulation: A comparison», *Brain Behavior Evolutional* 14, pp. 440-460.
- BANDURA, A., 1973, *Aggression. A social analysis*, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- , 1979a, «The social learning perspective. Mechanisms of aggression», dins H. TOCH (ed.), *Psychology of crime and criminal justice*, Holt, Rinehart & Winston, New York.
- , 1979b, «Psychological mechanisms of aggression, dins M. VON CRANACH, K. FOPPA, W. LEPENIES, D. PLOOG (eds.), *Human ethology: Claims and limits of a new discipline*, Cambridge University Press, Cambridge.
- BARD, P., 1950, «Central nervous mechanisms for the expression of anger in animals», dins M.L. REYMERT (ed.), *Feelings and Emotions*, Mc Graw Hill, New York.
- BARD, P., MOUNTCASTLE, V.B., 1948, «Some forebrain mechanisms involved in expression of rage with special reference to suppression of angry behavior», *Res. Publ. Assoc. Res. Nerv. Ment. Dis.* 27, pp. 362-404.
- BARNETT, S.A., 1967, «Attack and defense in animal societies», dins C.D. CLEMENTE i A.B. LINDSLEY (eds.), *Brain Function V: Aggression and Defense*, University of California Press.
- BEACH, F.A., 1955, «The descent of instinct», *Psychological Review* 62, 6, pp. 401-410.
- BERKOWITZ, L., 1962, *Aggression: A Social Psychological Analysis*, McGraw-Hill, New York.
- BEVAN, W., BLOOM, W.L., LEWIS, G.T., 1951, «Levels of aggressiveness in normal and aminoacid deficient albino rats», *Physiological Zoology*, 24, pp. 231-237.
- BLANCHARD, R.J., BLANCHARD, D.C., FIAL, R.A., 1970, «Hippocampal lesions and their effect on activity, avoidance, and aggression», *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71, pp. 92-102.
- BLANCHARD, R.J., TAKAHASHI, L.K., FUKUNAGA, K.K., BLANCHARD, D.C., 1977, «Func-

- tions of the vibrissae in the defensive and aggressive behavior of the rat», *Aggressive Behavior*, 2, pp. 231-240.
- CALHOUN, J.B., 1956, «A comparative study of the social behavior of two inbred strains of house mice», *Ecological Monographs*, 26, pp. 81-103.
- COLLINS, R.A., 1970, «Experimental modification of brain weight and behavior in mice: An enrichment study», *Developmental Psychobiology* 3, pp. 145-155.
- CORNING, P.A., CORNING, C.H., 1971, «Toward a general theory of violent aggression», *Social Science Information*, 11, pp. 7-35.
- DELGADO, J.M.R., 1974, «Communication with the conscious brain by means of electrical and chemical probes», dins N.S. KLINE (ed.), *Factors in Depression*, Raven Press, New York, pp. 251-268.
- DELGADO, J.M.R., MARK, V., SWEET, W., ERVIN, F., WEISS, G., BACH-Y-RITA, G., HAGIWARA, R., 1968, «Intracerebral radio-stimulation and recording in completely free patients», *Journal Nervous Mental Disease*, 147, pp. 329-340.
- DIDIERGEORGES, F., KARLI, P., 1967, «Hormones stéroïdes et maturation d'un comportement d'agression interspécifique du rat», *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie* 179, Paris.
- EGGER, M.D., FLYNN, J.P., 1963, «Effect of electrical stimulation of the amygdala on hypothalamically elicited attack behavior in cats», *Journal of Neurophysiology* 26, pp. 705-720.
- ELEFTHERIOU, B.E., BAILEY, D.W., DENENBERG, V.H., 1974, «Genetic analysis of fighting behavior in mice», *Physiological Behavior*, 13, pp. 773-777.
- FISHER, A.E., 1955, *The effects of differential early treatment on the social and exploratory behavior of puppies*, Ph. D. Thesis Pennsylvania State University.
- FULLER, J.L., GEILS, H.D., 1973, «Behavioral development in mice selected for differences in brain weight», *Developmental Psychology* 6, pp. 469-474.
- GALEF, B.G., 1970, «Aggression and timidity: Responses to novelty in feral Norway rats», *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 70, pp. 370-381.
- GINSBURG, B., ALLEE, W.C., 1942, «Some effects of conditioning on social dominance and subordination in inbred strains mice», *Physiological Zoology* 15, pp. 485-506.
- GUHL, A.M., CRAIG, J., MUELLER, C., 1960, «Selective breeding for aggressiveness in chickens», *Poultry Science* 39, pp. 970-980.
- HANN, M.E., HABER, S.B., FULLER, J.L., 1973, «Differential agonistic behavior in mice selected for brain weight», *Physiological Behavior* 10, pp. 759-762.
- HELLER, A., HARVEY, J.A., MORE, R.Y., 1962, «A demonstration of a fall in brain serotonin following central nervous system lesions in the rat», *Biochemical Pharmacology* 11, pp. 859-866.
- HINDE, R.A., 1969, «The basis of aggression in animals», *Journal of Psychosomatic Research* 13, pp. 213-219.
- , 1977, *Bases biológicas de la conducta social humana*, S. XXI; traduit de l'original, *Biological Basis of human social Behavior*, McGraw-Hill.

- HUTCHINSON, R.R., RENFREW, J.W., 1966, «Stalking attack and eating behaviors elicited from the same sites in the hypothalamus», *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 61, pp. 360-369.
- JOHNSON, R.N., 1972, *La agresión en el hombre y en los animales*, El Manual Moderno, México 1976; traduït de l'original, *Aggression in man and animals*, Saunders, Philadelphia.
- KANKI, J.P., ADAMS, D.B., 1978, «Ventrobasal thalamus necessary for visually-released defensive boxing of rat», *Physiological Behavior* 21, pp. 7-12.
- KARLI, P., VERGNES, M., 1964, «Dissociation expérimentale du comportement d'agression interspécifique rat-souris et du comportement alimentaire», *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie* 158, pp. 650-653.
- KARLI, P., 1965, «The Norway rat's killing response to the white mouse: an experimental analysis», *Behaviour* 10, pp. 81-103.
- KARLI, P., VERGNES, M., DIDIERGEORGES, F., 1969, «Rat-mouse interspecific aggressive behaviour and its manipulation by brain ablation and by brain stimulation», dins S. GARATTINI, E.B. SIGG (eds.), *Aggressive Behaviour*, Excerpta Medica, Amsterdam, pp. 47-55.
- KARLI, P., ECLANCHE, F., VERGNES, M., CHAURAND, J.P., SCHMITT, P., 1974, «Emotional responsiveness and interspecific aggressiveness in the rat: Interactions between genetic and experiential determinants», dins J.H.F. VAN ABELEN (ed.), *Genetics of Behaviour*, Nort-Holland Publ., Amsterdam, en premsa.
- KING, M.B., HOEBEL, B.G., 1968, «Killing elicited by brain stimulation in rats», *Comm. Behav. Biol., Pat. A2*, pp. 173-177.
- KOOLHAAS, J.M., 1978, «Hypothalamically induced intraspecific aggressive behaviour in the rat», *Exp. Brain Res.* 32, pp. 365-375.
- LAGERSPETZ, K.M.J., 1961, «Genetic and social causes of aggressive behaviour in mice», *Scandinavian Journal of Psychology* 2, pp. 167-174.
- , 1969, «Aggression and aggressiveness in laboratory mice», dins S. GARATTINI, E.B. SIGG (eds.), *Aggressive Behaviour*, Wiley, New York, pp. 77-85.
- LAGERSPETZ, K.M.J., LAGERSPETZ, K.Y.H., 1971, «Changes in the aggressiveness of mice resulting from selective breeding, learning, and social isolation», *Scandinavian Journal of Psychology* 12, p. 241.
- LAGERSPETZ, K., 1981, «Combining aggression studies in infra-humans and man», dins P.F. BRAIN, D. BENTON (eds.), *Multidisciplinary Approaches to Aggression Research*, Elsevier/North-Holland, Biomedical Press, Amsterdam, pp. 389-400.
- LAGERSPETZ, L., 1964, *Studies on the aggressive behavior of mice*, Soumalainen Tiedeakatemia, Helsinki.
- LINDZEY, G., WINSTON, H., MANOSEVITZ, M., 1961, «Social dominance in inbred mouse strains», *Nature* 191, pp. 474-476.
- MARTI, A., 1984, *Tipos de conducta agresiva en animales*, en premsa.
- MICZEK, K., BRYKCYNSKI, T., GROSSMAN, S.P., 1974, «Differential effects of lesions in

- the amygdala, periamygdaloid cortex, and stria terminalis on aggressive behaviors in rats», *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, pp. 760-771.
- MILLER, M.H., 1976, «Dorsolateral frontal lobe lesions and behavior in the macaque: Dissociation of threat and aggression», *Physiological Behavior* 17, pp. 209-213.
- MONTAGU, A., 1978, *La naturaleza de la agresividad humana*, Alianza Editorial, Madrid, traduit de l'original, *The Nature of Human Aggression*, Oxford University Press, Inc., 1976.
- MOYER, K.E., 1968, «Kinds of aggression and their physiological basis», *Communications in Behavioral Biology* 2, pp. 65-87.
- , 1976, *The Psychobiology of Aggression*, Carnegie-Mellon University Harper & Row, Publishers, New York.
- , 1981, «Biological substrates of aggression and implications for control», dins P.F. BRAIN, D. BENTON (eds.), *The Biology of Aggression*, Sijthoff & Noordhoff International Publishers B.M., Alphen aan den Rijn, The Netherlands, pp. 47-68.
- , 1982, «The origins of aggression», dins H.E. FITZGERALD, J.A. MULLINS, P. GAGE (eds.), *Child Nurture III, Studies of Development in Nonhuman Primates*, Plenum, New York, pp. 243-260.
- ROBERTS, W.W., KIESS, H.O., 1964, «Motivational properties of hypothalamic aggression in cats», *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 58, pp. 187-193.
- SCOTT, J.P., 1966, «Agonistic behavior of mice and rats: A review», *American Zoologist* 6, pp. 683-701.
- SCOTT, J.P., FREDERICSON, E., 1951, «The causes of fighting in mice and rats», *Physiological Zoology* 24, 4, pp. 273-309.
- SCOTT, J.P., FULLER, J.L., 1965, *Genetics and the Social Behavior of the Dog*, University of Chicago Press, Chicago.
- SELMANOFF, M., GINSBURG, B.E., 1981, «Genetic variability in aggression and endocrine function in inbred strains of mice», dins P.F. BRAIN, D. BEMTON (eds.), *Multidisciplinary Approaches to Aggression Research*, Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, pp. 247-268.
- SIEGEL, A., CHABORA, J., TROIANO, R., 1972, «Effects of electrical stimulation of the pyriform cortex upon hypothalamically-elicited aggression in the cat», *Brain Research* 47, pp. 497-500.
- SIEGEL, A., EDINGER, H., DOTTO, M., 1975, «Effects of the electrical stimulation of the lateral aspect of the prefrontal cortex upon attack behavior in cats», *Brain Research* 93, pp. 473-484.
- SIEGEL, A., EDINGER, H., KOO, A., 1977, «Suppression of attack behavior in the cat by the prefrontal cortex: Role of the medio-dorsal thalamic nucleus», *Brain Research* 127, pp. 185-190.
- SIEGEL, A., FLYNN, J.P., 1968, «Differential effects of electrical stimulation and le-

- sions of the hippocampus and adjacent regions upon attack behavior in cats», *Brain Research* 7, pp. 252-267.
- SOUTHWICK, C.K., CLARK, L.H., 1968, «Interstrain differences in aggressive behavior and exploratory activity of inbred mice», *Communications in Behavioral Biology* 1A, pp. 49-59.
- STACHNIK, T.J., ULRICH, R.E., MABRY, J.H., 1966, «Reinforcement of aggression through intracranial stimulation», *Psychonomic Science* 5, pp. 101-102.
- STARK, P., HENDERSON, J.K., 1966, «Increased reactivity in rats caused by septal lesions», *International Journal of Neuropharmacology* 5, pp. 379-383.
- ULRICH, R.E., 1966, «Pain as a cause of aggression», *American Zoologist* 6, pp. 643-662.
- URSIN, H., 1979, «Aggression and the brain: Reflex chains of network?», *The Behavioral and Brain Sciences* 2, p. 227.
- , 1981, «Neuroanatomical basis of aggression», dins P.F. BRAIN, D. BENTON (eds.), *Multidisciplinary Approaches to Aggression Research*, Elsevier/North-Holland, Biomedical Press, Amsterdam, pp. 269-293.
- UYENO, E., 1960, «Heredity and environmental aspects of development of behavior in the albino rat», *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 53, pp. 138-141.
- VALE, J.R., VALE, C.A., HARLEY, J.P., 1971, «Interaction of genotype and population number with regard to aggressive behavior, social grooming, and adrenal and gonadal weight in male mice», *Communications in Behavioral Biology* 6, pp. 209-221.
- VALZELLI, L., 1967, «Drugs and aggressiveness», *Advances in Pharmacology* 5, Academic Press, New York.
- , 1971, «Agressivité chez la rat et la souris. Aspects comportementaux et biochimiques», *Actualités Pharmacologiques* 24, pp. 133-152.
- , 1978, «Human and animal studies on the neurophysiology of aggression», *Prog. Neuro-Psychopharmacol.* 2, Pergamon Press Ltd., pp. 591-610.
- , 1981, *Psychobiology of aggression and violence*, Raven Press, New York.
- VERGNES, M., KARLI, P., 1963, «Déclenchement du comportement d'agression interspécifique rat-souris par ablation bilatérale des bulbes olfactifs. Action de l'hydroxyzine sur cette agressivité provoquée», *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie* 157, Paris, p. 1061.
- , 1972, «Stimulation électrique du thalamus dorsomédian et comportement d'agression interspécifique du rat», *Physiological Behavior* 9, pp. 889-892.
- WOOD, C.D., 1958, «Behavioral changes following discrete lesions of temporal lobe structures», *Neurology* 8, suppl. 1, pp. 215-200.
- ZEMAN, W., INNES, J.R.M., 1963, *Craigie's Neuroanatomy of the rat*, Academic Press, New York.