

Az agresszió etológiai szempontú elemzése

különös tekintettel az emberre és környezetére

Szakdolgozat

biológia alapszak, biológus szakirány

készítette:

Kis Anna

témavezető:

Gácsi Márta, tudományos főmunkatárs

ELTE Etológia Tanszék

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM

TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR

BIOLÓGIAI INTÉZET



Budapest, 2010

*„Kevés olyan területe van az emberi viselkedésnek, amelynek előfordulása esetén azonnal a legintenzívebb emóciókat és érdeklődést váltja ki a jelenlévőkből, és amiről olyan sok jóindulatú, de elképesztő badarságot hordtak össze, mint az emberi agresszió”
(Csányi,1999)*

1. Az etológiai szempontú elemzés	4
2. Az agresszió fogalma	5
3. Az agresszió típusai.....	6
4. Az agresszió biológiai háttere.....	8
4.1 Genetikai háttér	8
4.2 Hormonális háttér	10
4.3 Idegrendszeri háttér	12
4.3.1 Neurotranszmitterek.....	12
4.3.2 Agyi struktúrák	13
5. Az emberi agresszió.....	15
6. Emberi agressziós problémák állatkísérletes modellezése	16
7. Az ember környezetében élő gazdasági és haszonállatok agressziója.....	19
8. A kutya agressziója	21
8.1 A kutyák agressziójának gazdasági és társadalmi vonatkozásai.....	21
8.2 A kutya, mint az emberi viselkedés modellje	23
9. Összegzés.....	25
10. Summary	26
11. Felhasznált irodalom	26

Az agresszió tudományos igényű kutatása egészen az etológia kezdetéig nyúlik vissza. Az első viselkedéssel kapcsolatos írás (Darwin: *The expression of the emotions in man and animals*, 1872) ugyan még nem említi az „agresszió” kifejezést, pusztán a nemtetszés, utálat, gyűlölet, harag és felháborodás viselkedésbeli és fiziológiai megjelenéséről ír. Azonban az 1973-ban orvosi és fiziológiai Nobel-díjjal kitüntetett Konrad Lorenz egy egész könyvet szentel a témának (*Das sogenannte Böse*, 1963). Említésre méltó, hogy Lorenz már ekkor azt írja, hogy párhuzam vonható az emberi és az állati agresszió között. Mint látni fogjuk a manapság folyó agresszióval kapcsolatos kutatások egyik központjában is az ember áll. Ennek megfelelően a dolgozatomban bemutatásra kerülő eredményeket is olyan szemszögből tárgyalom, hogy azok miként kapcsolódnak hozzánk emberekhez. Látni fogjuk, hogy milyen szerteágazó az etológia agresszióval foglalkozó irodalma, annak ellenére, hogy mint említettem, a kutatások célja az esetek egy jelentős részében az emberi magatartás jobb megismerése. Dolgozatom célja ezen főbb – sokszor egymástól teljesen független – kutatási irányvonalak eredményeinek bemutatása, közös keretbe foglalása.

1. Az etológiai szempontú elemzés

Az etológia, mint tudomány megalakulását Lorenz és Tinbergen munkásságához köthetjük. Lorenz (1963) gondolatai, akár dolgozatom mottójául is szolgálhatnának: „A feladat nagysága, és ennek tudatában vagyok, meghaladja írói képességeimet. Szinte lehetetlen szavakba foglalni egy olyan rendszer működését, ahol minden mindennel kölcsönös ok-okozati összefüggésben áll! [...] Minél bonyolultabb felépítésű egy rendszer, annál nagyobb a kutatására és tanítására háruló feladat, és talán mondanom se kell, hogy az ember társas életét alkotó ösztönszerű és kulturális úton szerzett magatartási módok hatáseggyüttese a legeslegbonyolultabb szisztéma ezen a földön.”

Niko Tinbergen nevéhez fűződik a viselkedés tanulmányozásának négy alapvető szempontjának: a funkció, a mechanizmus, az egyedfejlődés és az evolúció kijelölése (Tinbergen, 1951, 1976; idézve Csányi, 1994). Úgy gondolom, hogy csakúgy mint az összes magatartás vizsgálatakor, az agresszió etológiai elemzésekor ezeket a szempontokat kell szem előtt tartani. A megválaszolendő kérdéseink tehát: mi a funkciója az agresszív viselkedésnek (hozzájárul-e az állat fennmaradásához); mi a konkrét (élettani, biokémiai, genetikai) mechanizmusa; hogyan jelenik meg az egyedi fejlődés során (fokozatosan, szakaszosan vagy átalakulásokkal); és milyen evolúciós története van (miért és hogyan jelent meg az adott faj evolúciója során).

Ezen négy szempont közül különösen az agresszió (genetikai és élettani) mechanizmusaival valamint a funkciójával kapcsolatban áll részletes irodalom a rendelkezésünkre, így dolgozatomban is erre a két kérdésre fektetem a fő hangsúlyt. Azonban ahol lehetőség nyílik rá, ott utalok az evolúcióval és egyedfejlődéssel kapcsolatos eredményekre is.

2. Az agresszió fogalma

Az agresszió definiálása sok szinten ragadható meg (pszichológiai-pszichiátriai, etológiai, biológiai megközelítésben). Az etológiai-evolúciós szempontú definíció szerint az agresszió olyan versengés, melynek során az azonos fajú egyedek igyekeznek egymást valamilyen korlátozott mértékben rendelkezésre álló erőforrás (táplálék, nemi partner, terület, búvóhely, stb.) közeléből eltávolítani, vagy annak megszerzésében a másikat megakadályozni, aminek köszönhetően nő az agresszív egyed rátermettsége (Wilson, 1975 idézve Goodenough és mtsai, 2001). Eszerint az agresszió a túlélés szempontjából szükségszerű és adaptív, s noha jelentős energiaráfordítással és kockázatvállalással (sérülések) jár együtt, igen hatékony módja az fajon belüli kompetíció lebonyolításának. Továbbá lehetővé teszi, hogy az utódok a legrátermettebb szülőktől származzanak, hiszen két vetélytárs közül az erősebbiké lesz a terület, nőstény, stb. Valamint az agresszió azt is biztosítja, hogy egy állatfaj egyedei optimálisan oszoljanak el egy adott térben (Lorenz, 1963).

Ettől eltér a pszichiátriai agressziófogalom, mely szerint „az agresszivitás olyan erőteljes, célirányos akció, mely verbális vagy fizikális formában a düh és harag érzésének motoros megfelelőjének tekinthető” (Kaplan és Sadock, 1998). Ez a definíció különböző belső állapotokhoz köti az agresszív viselkedésformákat, illetve azok konkrét megvalósulásáról ír. Hiányzik azonban belőle a cselekvés tárgya. Ezzel a kérdéssel Spielberger (1983) megfogalmazása már képes elszámolni, aki szerint „az agresszió destruktív vagy büntető jelleget hordoz, mely másik személy vagy tárgy ellen irányul”. Azonban mindkét esetben hiányolható, hogy az etológiai megközelítéssel szemben nem említi, hogy mi az agresszió funkciója, ami nélkül lehetetlen megérteni, hogy valójában miért jött létre és hogy miért szükségszerű, hogy fennmaradjon.

Bár az agresszió etológiai definíciója ma már tankönyvi anyag (Csányi, 1994; Lénárd, 2001), mégis a mai napig vita tárgyát képezi, hogy miként lehetne precízen meghatározni ezt a jelenséget. Hinde (1974, idézve Slater, 1980) szerint az agresszió olyan viselkedésforma melynek célja, hogy egy másik egyednek sérülést okozzon. Bár később a szerző kizárja az agresszió definíciójából a predációs viselkedést, még így is nagy különbség az általam használt definícióhoz képest, hogy nem beszél a viselkedés adaptív voltáról, és hogy nem

illeszthetőek bele az agresszív viselkedések nagyon fontos részét képező ritualizált formák, mint például a morgás, szőrborzolás, káromkodás. Archer (1976, idézve Slater, 1980) deffenzív agresszió néven említi a sarokba szorított állat támadóviselkedését, függetlenül attól, hogy ez fajtárs ellen irányul-e vagy sem.

Egy összefoglaló írás szerint (Semyanova, 2003) ez a definíció körüli nehézség abból adódik, hogy az ember hajlamos aszerint agresszióknak tekinteni valamit vagy nem, hogy ő maga mit érezne abban az adott helyzetben, és így az agresszió ténye nem objektív viselkedési változók alapján kerül megállapításra. Egy másik etológiai írás (Slater, 1980) szerint az agresszió definíciója körüli problémákat az okozza, hogy az etológusok általában a megjelenési formájuk szerint csoportosítják a viselkedéseket, tehát a külsőleg hasonlóak kerülnek egy csoportba. Ennek megfelelően az egyes cselekedeteket még azelőtt agresszívnek minősítik, hogy lenne információjuk a mögöttes motivációról.

Láthatjuk tehát, hogy az agresszió tanulmányozásakor egy komplex és nehezen megfogható viselkedésformával állunk szemben, melynek jellemzése több szinten is történhet.

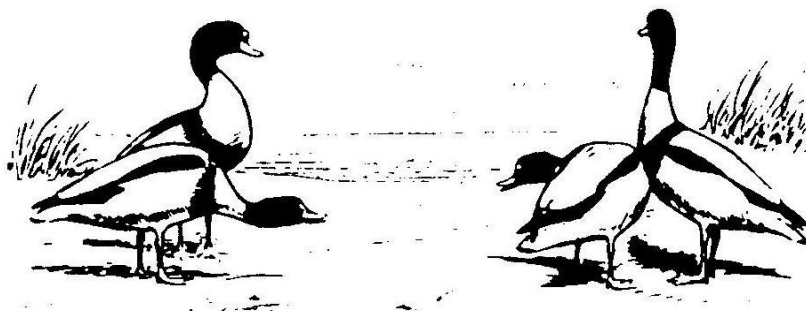
3. Az agresszió típusai

Az agresszív viselkedésformákat sokan sokféleképpen próbálták csoportosítani funkciójuk szerint, markáns különbséget azonban csak az elnevezések terén tapasztalhatunk. Dodge és Coie (1987) például különbséget tesz reaktív és proaktív agresszivitás között. Az előbbi, mint a megfélemlítésre adott védekező reakció írható le, míg az utóbbi célja az erődemonstráció, a dominancia jelzése. Ennek fényében a reaktív típus megfeleltethető a védekező- (defenzív), míg a proaktív típus a támadó (offenzív) agresszióknak, melyek Ramirez (1998) csoportosításában jelennek meg. Az előbbihez kapcsolatosan érdemes megjegyezni, hogy az állatra jellemző megküzdési stílus (Koolhaas és mtsai, 1999) függvényében egy agresszív akció során is aktív vagy passzív módon válaszol (pl. Benus és mtsai, 1989). Aktív viselkedés az „üss vagy fuss” – angol kifejezéssel „fight or flight” –, míg a passzív viselkedésre a mozdulatlanság jellemző (bővebben lásd Salvador és Costa, 2009). Lorenz (1963) az egyéni (saját csoporttárs elleni) és csoportos (csoportok közti) agresszió között tesz különbséget. Moyer (1968) a funkció és az előforduló kontextusok alapján az agressziót már több csoportba sorolja (idézve Greenberg és Haraway, 1998). Territoriális agresszió esetén a versengés egy adott területért folyik. Az emlősök sok fajánál megfigyelhető, hogy a szülők agresszív magatartással igyekeznek kölykeik viselkedését szabályozni. Ezt a típusú magatartást nevezik szülői-fegyelmező agresszióknak. Az elválasztási agresszió szintén a szülő és utóda között játszódik le. Az utódok minél tovább tartó gondozást próbálnak kiereszkolni,

míg a szülők igyekeznek minél korábban abbahagyni azt. Bizonyos fajoknál kialakult az agresszió olyan formája is, amelynek során a hímek erőszakkal kényszerítik a nőstényeket arra, hogy őket fogadják el párjuknak, ez a szexuális agresszió. A rangsorral kapcsolatos agresszió elsősorban a csoportban élő állatok esetében van jelentősége, ahol a kialakult rangsor lehetővé teszi az erőforrások lehető legkisebb energiáfordítással történő megosztását. Ezekon kívül megemlítik még a félelem-motiválta és irritábilis (fájdalom motiválta) agressziót is. Néha a préda támad a ragadozóra, megkísérelve annak elűzését. Ilyen például a madarak csúfolódó viselkedése, melyet ragadozó elleni „agresszió”-ként szoktak emlegetni, bár amennyiben ragaszkodunk ahhoz, hogy az agresszió egy fajon belüli interakció, akkor talán helyesebb ezt a típusú magatartást ragadozó elleni viselkedésnek nevezni (pl. Díaz-Uriarte, 1999; Dowdey és Brodie, 1989).

Az agresszió sok esetben ritualizált harc formájában nyilvánul meg (Lorenz, 1963). A harc ezen ritualizált formái lényegében kommunikatív aktusok, melyek arra szolgálnak, hogy a felek harc nélkül döntsék el, hogy melyikük az erősebb, és az birtokolhatja a forrást. Ritualizált küzdelem figyelhető meg például a paradicsomhalak (*Macropodus opercularis*) hímjeinél is (Miklósi és mtsai, 1995). A felek először kimerevítik az uszonyaikat, sok esetben már ez is elegendő ahhoz, hogy a gyengébb állat elmeneküljön.

A kacsafélék tojójának egyik jellegzetes viselkedésformáján, a heccelésen (1. ábra), jól nyomon követhető az is, hogy az agresszióval kapcsolatos filogenetikus rítusok az evolúció folyamán milyen változásokon mentek keresztül (Lorenz, 1963). A kacsafélékre jellemző, hogy két pár vizálya során az egyik tojó felindultságában túl közel merészkedik a „megtámadott” párhoz, majd pedig megszeppenve saját bátorságától visszamenekül az erős hímhez. De amint biztonságban tudja magát, felbátorodik, és előlről kezdődik az egész folyamat. Ennek a viselkedéssornak eltérő mértékben ritualizált változatai megfigyelhetők a különböző fokú filogenetikai rokonságban álló bütykös réce, a vörös ásólúd és a tőkés réce esetében. A ritualizálódás minden esetben abból áll, hogy új „ösztönös” mozgás jön létre, amely formájában egy korábbi, több ösztön hatására kialakult magatartásmódot utánoz.



1. ábra Kacsafélék tojójának jellegzetes heccelő viselkedése (Lorenz, 1963)

Mivel látható, hogy az agresszióra számos megjelenési forma jellemző, valamint a csoportokba sorolása sem egyértelmű, ezért a dolgozatomban olyan kutatások eredményeit ismertetem, melyek az agressziót általános értelemben használják (az etológiai definíciónak megfelelően), és nem a különböző agressziótípusok összehasonlításával foglalkoznak.

4. Az agresszió biológiai háttere

Az agresszív viselkedés komplex idegi és hormonális szabályozás, illetve erős genetikai kontroll alatt áll. Mivel a viselkedésélettani és viselkedésgenetikai kutatások is szervesen kapcsolódnak az agresszióról alkotott etológiai képhez, és mivel ezek nélkül az ismeretek nélkül a viselkedési szint is csak nehezen értelmezhető, itt egy rövid összefoglalót adok az agresszió genetikai, hormonális és idegi hátteréről.

4.1 Genetikai háttér

Természetesen a genetikai meghatározottságot nem úgy kell elképzelnünk, hogy világos instrukciók vannak az állatok génjeibe írva (ahogy ezt sokan hiszik a félreérthető (fél)tudományos médiahírekből), hanem ez pusztán annyit jelent, hogy egy adott viselkedésem megjelenésének valószínűsége nagyobb, amennyiben az azt kódoló gén egy bizonyos allélja jelen van (Goddenough és mtsai, 2001). A gének a szervezetet felépítő vagy annak működését szabályozó fehérjék aminosavláncait kódolják. Enzimreakciók befolyásolásán és a gének kölcsönös egymásrahatásán, illetve a gén-környezet kölcsönhatáson keresztül pedig maga a viselkedés is szabályozódhat.

Maxson egy 1996-os összefoglaló írásában (idézve Goddenough és mtsai, 2001) egy sor olyan gént említ, melyek egerek esetében befolyásolják az agressziót. Ilyen az X kromoszómán található monoamin oxidáz valamint az androgén receptor, a 9-es kromoszómán található szerotonin receptor, a 10-es kromoszómán található ösztrogén receptor, a 17-es kromoszómán található t-komplex gén és a 18-as kromoszómán található α -kalcium kalmodulin kináz II.

A monoamin oxidáz (MOAO) hiányának agresszióra gyakorolt szerepére például egy holland család férfitagjainál figyeltek fel először. Cases és mtsai (1995) ezen megfigyelésből kiindulva egy olyan transzgenikus egérvonalat állítottak elő, amelyben egy deléciós mutáció következtében hibás volt a MOAO-t kódoló régió. Ezen egerek hímjeinél felnőtt korban megnövekedett agressziót figyeltek meg rezidens-betolakodó tesztben.

Egereken és patkányokon végzett kísérletek (pl. Kruk, 1991; Oortmerssen és Bakker, 1981) azt is bebizonyították, hogy irányító szelekcióval lehetséges néhány generáció alatt növekedett vagy csökkent agressziójú vonalakat előállítani.

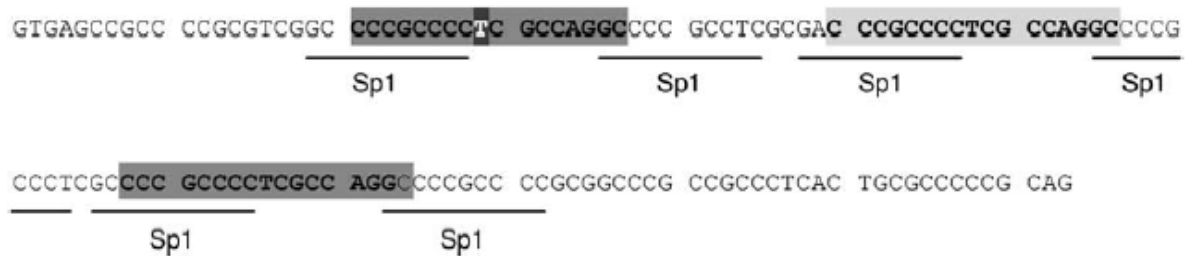
Dierick és Greenspan (2006) *Drosophilákon* állított elő tíz generációig tartó szelekció alatt két agresszív törzset, melyek különböztek a két nem szelektált törzstől a különböző agressziót mérő változók (verekedések száma egy óra alatt, verekedés latenciája, verekedés gyakorisága) tekintetében, amennyiben két hím legyet összeraktak egy petricsészében. A szerzők a viselkedési megfigyeléseket követően, a 21. generáció vizsgálatával számos gént azonosítottak (2. ábra), melyek különböző mértékben fejeződtek ki az agresszív és a nem szelektált populációk között. Ezen gének közül néhányat mutáns állatok előállításával is teszteltek.

Gén	Magas expresszió az agresszív vonalban	Gén	Magas expresszió a nem szelektált vonalban
<i>CG16978</i>	2.55	<i>Obp56a</i>	2.50
<i>CG3397</i>	2.10	<i>CG11458</i>	1.98
<i>Drs</i>	2.08	<i>CG4825</i>	1.66
<i>CG11899</i>	1.61	<i>Dh</i>	1.63
<i>CG7900</i>	1.54	<i>GNBP1</i>	1.62
<i>Est8</i>	1.53	<i>CG10444</i>	1.55
<i>CG32444</i>	1.53	<i>CG13252</i>	1.49
<i>CG5195</i>	1.48	<i>CG2555</i>	1.47
<i>CG18162</i>	1.48	<i>Cyp6a20</i>	1.46
<i>CG5955</i>	1.47	<i>kek4</i>	1.39
<i>CG2827</i>	1.44	<i>CG7529</i>	1.36
<i>Snap</i>	1.44	<i>CG10098</i>	1.35
<i>TpnC41C</i>	1.43	<i>CG8942</i>	1.34
<i>CG31475</i>	1.42	<i>Mub</i>	1.29
<i>CG11073</i>	1.41		
<i>CG5104</i>	1.38		
<i>CG9295</i>	1.38		
<i>Mlc1</i>	1.37		
<i>CG6852</i>	1.36		
<i>CG5498</i>	1.36		
<i>CG1943</i>	1.36		
<i>CG7378</i>	1.35		
<i>CG15449</i>	1.35		
<i>Treh</i>	1.35		
<i>Est1</i>	1.34		
<i>CG2767</i>	1.33		
<i>CG7331</i>	1.33		
<i>Mfas</i>	1.31		

2. ábra Gének, melyek eltérő mértékben fejeződtek ki agresszív és nem szelektált *Drosophila* törzsekben a 21. generációt követően. Az egyes gének részletes leírását lásd Grumblin és Strelets, 2006. A félkövérrel jelölt gének esetében történt meg a mutánsok tesztelése

Viszonylag újkeletű genetikai modellnek számít a kutya, melynek nagy előnye, hogy olyan génpolimorfizmusok is megtalálhatóak benne, melyek a korábban kizárólagos modellként alkalmazott rágcsálókban nem (pl. DRD4 hosszúságpolimorfizmus, lásd: Van Tol és mtsai,

1992; 3. ábra). Az is kiderült, hogy azokban a kutyafajtákban, ahol a DRD4 hosszú allélok gyakorisága magas volt, nagyobb valószínűséggel fordult elő az agresszió (Ito és mtsai, 2004). Az 5HTT gén is hasznos markernek bizonyult az agresszió szempontjából kutyák esetében (Maejima és mtsai, 2006)



3. ábra DRD4 intron 2 hosszú allélja kutyákban (Héjjas és mtsai, 2009).

Általában elfogadott tény, hogy a domesztikáció során jelentősen csökkent a kutya ember elleni agressziója. Mindazonáltal mikor az ember eltérő képességű fajtákat szelektált, néhány esetben az agresszió emelkedése volt megfigyelhető. Néhány fajta vagy egyed túlzott (pl. pit bull terrierek) vagy abnormális (pl. rage szindrómás cocker spánielek) agressziót mutat, azonban a nagyfokú érdeklődés ellenére ezeknek a viselkedéseknek még nem ismert a genetikai háttere.

4.2 Hormonális háttér

Hormonnak azokat a belső elválasztású mirigyek által termelt anyagokat nevezzük, melyek közvetlenül a vérbe ürülnek, és a termelés helyétől távol fejtik ki hatásukat. Az emlősök által termelt hormonok mindkét típusa – peptidek és szteroidok – sejtszintű mechanizmusokon keresztül fejtik ki a hatásukat, ami azonban a viselkedési szintre is kihat. Goodenough és mtsai (2001) szerint a hormonok háromféleképpen fejthetik ki a hatásukat: az érzékelő folyamatokra hatva, a központi idegrendszer fejlődésére és működésére hatva illetve a viselkedés végrehajtásában szerepet játszó folyamatokra hatva.

Patkányokon végzett agresszióval kapcsolatos kutatások eredményeiből megtudhatjuk, hogy a mellékvese glükokortikoid szekréciójának természetes akut emelkedése fokozza az agresszivitást (Haller és mtsai, 2000). Továbbá szintén patkányok esetében akut glükokortikoid kezelésekkel is jelentős mértékben növelhető az agresszivitás (Brain és Haug, 1992). A glükokortikoidok tartósan magas szintje (krónikus stressz) ezzel szemben gátolhatja az agresszivitást.

Ezen kutatásokkal összhangban például a fehér koronás verébsármánynál (*Zonotrichia leucophrys gambelii*) is költés idején a kortikoszteron krónikusan magas szinten való tartása

külső beavatkozás révén a territoriális agresszió csökkenését eredményezte (Meddle és mtsai, 2002), bár nem zárható ki, hogy egyéb jelen kutatásban nem vizsgált agresszió típusokat (pl. irritabilis agresszió) növelheti a krónikusan magas kortikoszteron szint. Egereknél a kortikoszteronos kezelés hatására megnövekedett a jövőbeni szubmisszív viselkedés mértéke (Leshner és mtsai, 1980), míg a mellékvesék eltávolítása az agresszív viselkedés drámai csökkenését okozta (Brain és mtsai, 1971; Harding és Leshner, 1972). Embernél az alacsony alapkortizolszint összefüggésben állhat az antiszociális viselkedéssel – amely bár egy rendkívül összetett és nehezen definiálható viselkedéskomplex (Meloy, 1995). A diagnózis kritériumai között egyebek mellett olyan agresszióval is kapcsolatba hozható tényezők szerepelnek, mint a büntudat és az empátia hiánya, a viselkedés alacsony kontrollja, impulzivitás, felelőtlenség és bűnözésre való hajlam – úgy a felnőtteknél (McBurnett és Lahey, 1994; Virkkunen, 1985), mint a gyerekeknél és serdülőknél (McBurnett és mtsai, 2000; Shoal és mtsai, 2003).

Szintén bizonyított a tesztoszteron agresszióra gyakorolt hatása (összefoglalásként lásd Archer és mtsai, 2005 és Book és mtsai, 2001). Ez a hatás kettős: egyrészt az egyedfejlődés korai szakaszaiban hozzájárul azoknak az idegi struktúráknak a kialakulásához, amelyek felnőttkorban lehetővé teszik a hím nemi magatartást és az agressziót, másrészt felnőttkorban stimulálja ezeket (Archer, 1988, idézve Archer, 2009 által). Azonban valószínűleg a tesztoszteron esetében sem egy egyszerű agresszióserkentő hatásról beszélhetünk, hiszen Crews (1974) egy vizsgálata arra utal, hogy a hatás kontextus-specifikus, mert megállapította, hogy kasztrált, majd hormonkezelésben részesített zöld anoliszok (*Anolis carolinensis*) csak abban az esetben mutattak agressziót a betolakodók ellen, ha az eredeti ketrecükbe tették őket vissza.

Az adrenalinnak indirekt hatása van az agresszióra. Mivel nem hatol át a vér-agy gáton, olyan perifériás, agressziót segítő folyamatokat irányít, mint a szívritmus, vérnyomás, energetikai anyagcsere stb. (Haller és Makara, 1998).

A melatonin - amelynek az agresszivitásra és stresszre gyakorolt hatását is kimutatták - a tobozmirigyben termelődik. Azáltal, hogy a fény gátolja a termelődését, éjszaka több termelődik belőle, mint nappal, és télen hosszabb ideig termelődik, mint nyáron, emiatt idegrendszeri ritmusgenerátor szerepét tölti be (Redman és Armstrong, 1983). Például kék akara sügérek (*Aequidens pulcher*) esetében, az intrakraniálisan beadott melatonin csökkentette az agresszivitást (Lepage és mtsai, 2005). Ezzel ellentétben, házi egerek (*Mus musculus*) öt egymást követő napon exogén melatoninnal való kezelése a territoriális

agresszivitás növekedését eredményezte (Paterson és Vickers, 1981). A fentiek alapján nem tűnik egységesnek a melatonin agresszivitásra gyakorolt hatása.

4.3 Idegrendszeri háttér

Az általános értelemben vett állati viselkedést nagy mértékben meghatározza az idegrendszer működése. Ennek értelmében az agresszió megismerésének is része az idegi struktúrák és mechanizmusok leírása.

4.3.1 Neurotranszmitterek

A neurotranszmitterek az idegsejtek közötti, illetve az idegsejtek és más sejtekkel való (pl. izomsejt, mirigysejt) kommunikációját szolgálják. A biokémiai pszichiátria egyik legkutatottabb témája az agyi szerotonin szerepe az impulzív, agresszív magatartásban (Ricci és mtsai, 2005; van Goozen és Fairchild, 2006). Minden olyan fizikai, kémiai vagy pszichológiai behatás (pl. sérülés, gyógyszer, mérgezés, félelem, fájdalom), ami az agyi szerotonin hatását gátolja, emberben és állatban egyaránt agresszió-fokozó hatású, míg a centrális szerotonin-hatást serkentő szerek vagy beavatkozások jelentősen fékezik az agresszív megnyilvánulásokat (pl. Nelson és Chiavegatto, 2001; Summers és mtsai, 2005). Az ezzel kapcsolatos kutatások főleg patkányok és főemlősök esetében mutatták ki a szerotonerg funkciók zavara és az agresszív viselkedés közötti összefüggést (pl. Kaplan és mtsai, 1994; Popova és mtsai, 1991).

A dopamin mint a motivációs és jutalmazási rendszerek, illetve a motoros koordináció szabályozásának egyik legfontosabb neurotranszmittere, az agresszív viselkedés modulációjában is részt vesz (Dennis és mtsai, 2006; Ferrari és mtsai, 2003; Hoggland és mtsai, 2005; Miczek és mtsai, 2002). A dopaminszint emelkedését mutatták ki agresszív- és defenzív viselkedés után embernél és patkánynál egyaránt (Kuikka és mtsai, 1998; Miczek és mtsai, 2002). Kimutatták a dopaminrendszer hiperaktivitása és az impulzív agresszivitás növekedése közötti összefüggést is (összefoglalásként lásd Seo és mtsai, 2008).

Az agresszív kontaktus hatására nagy mennyiségű noradrenalin (norepinefrin) szabadul fel, mely közvetett hatásai révén megteremti az agresszivitás energetikai hátterét, stimulálja a szagérzékelést (Guan és mtsai, 1993 - patkányokban), csökkenti a fájdalomérzetet (Thomas és Matsumoto, 1995 - egerekben) és serkenti a memóriát (pl. Griffin és Taylor, 1995 - patkányokban; Marino és mtsai, 2005 - egerekben). A noradrenerg rendszernek az agresszióra kifejtett közvetlen hatásai kettősek, ugyanis az enyhe vagy közepes aktiváció fokozza az agressziót, míg a nagyon erős gátolja, és félelmi reakciót vált ki (Haller és Makara, 1998).

A gamma-aminovajsav (GABA) gátló neurotranszmitter (összefoglalásként lásd de Almeida és mtsai, 2005); gyakorlatilag mindenhol jelen van az agyban, és számtalan neuroncsoport termeli. Kis dózisban növeli az agressziót, viszont agressziót csökkentő közvetett hatása is ismert (Miczek és mtsai, 2002).

Nem olyan rég mutatták ki, hogy a nitrogén-monoxid (NO), mely patkányok esetében nagy sűrűségben fordul elő az érzelem-szabályozó agyi régiókban, számos neurotranszmitter-specifikus folyamatra hatással lehet (Rodrigo és mtsai, 1994). NO hiányos egerek esetében például Nelson és mtsai (1995) fokozott agressziót figyeltek meg. A jelenségre úgy figyeltek fel, hogy meglepően gyakran találtak halott egereket a ketrecekben, majd egy rezidens-betolakodó teszt segítségével igazolták, hogy a kontrollhoz képest valóban magas volt az agresszív viselkedés aránya.

4.3.2 Agyi struktúrák

Az agresszió kialakulásában fontos egy ún. „bottom-up” drive, ami belső izgatottsági állapotként (specifikusabb, arousal jellegű) jelentkezik és az ősi, agytörzsi-limbikus struktúrákhoz kapcsolódik, másrészt egy „top-down” kérgi struktúrákhoz köthető kognitív értékelő-gátló rendszer, mely a szociális helyzetet és annak fenyegetettségét értékelve alakítja ki a különböző magatartási mintázatokat (Siever, 2008).

Az agresszió szabályozásának központi eleme egy döntően egyirányú információ-áramlást közvetítő rendszer, melynek elemei a mediális amigdala, a hipotalamikus támadási zóna és a közepagi centrális szürkeállomány. A rendszer elemeinek működését a limbikus rendszerhez tartozó számos más (elsősorban gátló) agyterület modulálja. Ezek közül főleg a limbikus rendszert, különösen a hipotalamuszt és amigdalát tanulmányozták legtöbbször mint az agresszivitás központi irányítóit (pl. Giammanco és mtsai, 2005; Kruk, 1991).

Az amigdala aktivációja elősegíti az agressziót (Potegal és mtsai, 1996), míg léziója csökkentette azt disznóknál (Levinson és mtsai, 1980); patkányoknál ugyan csökkentette a macska jelenlétében mutatott dermedést (ami az általam használt etológiai definíció értelmében nem tekinthető agressziónak), de nem volt hatással a hímek közötti agresszióra (Blanchard és Takahashi, 1988), és nem csökkentette az offenzív magatartást sem egy másik kísérletben (Oakes és Coover, 1997).

A mediális amigdala elsődleges szerepe a szociális kontaktusokban alapvető szerepet játszó szenzoros modalitások (legfőképpen a szagló bemenetek) integrálása és a hipotalamusz felé továbbítása (Alheid és mtsai, 1995; Canteras és mtsai, 1995; Petrovich és mtsai, 2001). Direkt bemenetet kap az olfaktoros rendszerből, illetve a frontális és temporo-parietális kérgi

területekről (Scalia és Winans, 1975; Alheid és mtsai, 1995). A feldolgozott szenzoros információ a komplex szociális magatartások organizációjában játszik kulcsfontosságú szerepet.

Az emberi „pszichosebészet” is számos adatot szolgáltat az amigdala agresszióban játszott szerepére. Például a kétoldali amigdalotómiát sikerrel használták terápia-rezisztens agresszív betegek kezelésére (Ramamurthi, 1988; Sachdev és mtsai, 1992). Kombinált PET és fMRI vizsgálatokkal az is bebizonyosodott, hogy egészséges egyéneknél verbális agresszióval párhuzamosan az amigdala aktivitása megemelkedik (Ray és Prefontaine, 1994).

A hipotalamusz szerepét a magatartás, köztük az agresszió szabályozásában Hess (1928) svájci elektrofiziológus vetette fel macskán végzett kísérletei kapcsán. Azóta nagyon sok fajban (emberben is) ki tudtak váltani agresszív magatartást a hipotalamusz medio-laterális átmenetében elhelyezkedő bazális hipotalamikus terület stimulációjával (összefoglalóként lásd: Siegel és mtsai, 1999). A hipotalamikus támadási zóna kiterjedt kapcsolatszerkezettel rendelkezik, közel 30 agyterületre küld rostokat (Roeling és mtsai, 1994). Általánosan elfogadott szerepe szerint a támadási zóna az agresszió szabályozásában központi elemként szerepel; a stresszválasszal, a szituáció kognitív felmérésével és a fiziológiai állapottal egyeztetve itt dől el, vajon támadó magatartást mutasson-e az egyed, vagy sem (de Kloet és mtsai, 1996; Kruk és mtsai, 1998; Kruk és Haller, 2001).

A középagyi centrális szürkeállomány (periaqueductal gray, PAG) a rendszer harmadik eleme. Feladata elsősorban a fájdalomérzet, menekülés és agresszió felsőbb organizációja és a vegetatív reakciók közötti kapcsolat összehangolása (Bandler és Shipley, 1994; Beitz, 1995). A hipotalamikus támadási zóna közvetlenül vetít mind macskában (Bandler és McCulloch, 1984; Bandler és mtsai, 1985), mind patkányban (Mos és mtsai, 1982; Roeling és mtsai, 1994) a PAG dorzolaterális- laterális részéhez.

Ebből a rövid leírásból is jól látszik, hogy milyen összetett élettani mechanizmusok állnak az agresszió hátterében. Valószínű, hogy még szerteágazóbb képet kapnánk, ha egészen a molekuláris mechanizmusok szintjéig (növekedési faktorok, jelátviteli útvonalak) próbálnánk visszavezetni az agresszív viselkedéseket, mint ahogy az például a Nelson és Chiavegatto (2001) tette. Bármilyen infraindividuális szinten is kutakodunk az agresszió végtelen hosszú szakirodalmában, szinte kivétel nélkül azt fogjuk találni, hogy a rendelkezésünkre álló ismeretek nagyon hiányosak. A legtöbb esetben még ha tudjuk is, hogy mely hormonok, agyi struktúrák játszanak szerepet az agresszió megjelenésében, nem ismert a pontos mechanizmus.

5. Az emberi agresszió

Lorenz (1963) egyértelmű párhuzamot von az emberi és az állati agresszió között, legfőbb különbségként az emberek eszközhasználatát emelve ki. Ezzel szemben Csányi (1999, 2006) az ember esetében megkülönbözteti a biológiai és a kulturális agressziót, hangsúlyozva azt a tényt, hogy az emberi agresszió fajszerű jellegzetessége, hogy a tanulás és a kultúra igen nagymértékben meghatározza gyakoriságát és formáját. Szélsőséges kultúrák közötti különbség figyelhető meg az agresszió tekintetében például a gyermekeiket a sérelmek azonnali megtorlására és egymás megtámadására valamint verekedésre biztató dél-amerikai yanamók illetve a verekedő gyerekeket szétválaszó és kibékülésre biztató busmanok között (Eibl-Eibesfeldt, 1989).

Már láttuk, hogy az agresszivitás alapvetően adaptív magatartás, a szerepe különösen fontos az egyén túlélése szempontjából a változó környezeti kihívásokkal szemben. Számos olyan emberi agresszióforma létezik, amelyet a társadalom legalizál (valamilyen mértékben mindenkinél megnyilvánulnak) és ezeknek az általános szemlélet pozitív és negatív jelentőséget is tulajdonít (érdekérvényesítés, karrier, sportversenyek, önvédelem, gyengék védelme és a haza védelme érdekében a háború is).

Az emberei agresszió jellegzetes megnyilvánulási formája a verbális agresszió (Csányi, 1999), ami általában enyhébb, ritualizálódott agressziós formának számít és gyakran megelőzi a gesztusokat vagy a fizikai támadást. A legegyszerűbb verbális forma csupán nyelvi jelzése az agressziós aktusnak (pl. „megverlek”). Gyakoriak a szexuális töltetű vagy a dominanciával, csoportnormákkal kapcsolatos, sokszor fizikai vagy mentális sérülésekre utaló megjegyzések (pl. „hülye”) vagy a szociális deviancia említése (pl. „kurva”).

Emberi agresszióval meglehetősen sokszor találkozhatunk például a médiában, mely Csányi (1999) szerint annak köszönhető, hogy bár az emberek általában elítélik az agressziót, mivel rendkívül érzékenyek annak különböző megnyilvánulásaira, ezért még a tévé képernyő előtt ülve is aktiválódnak biológiai ösztöneik, és például szurkolnak az agresszió áldozatáért.

Az emberi agresszióval foglalkozó számos tudományos kutatás között nem meglepő módon szerepel a média emberi agresszióra gyakorolt hatásának vizsgálata is. Bushman és Huesmann (2006) fiatalok és felnőttek alanyokon tesztelte az agresszív jeleneteket tartalmazó tévé-műsorok, filmek, videójátékok és képregények hatását. Kísérletük során agresszív viselkedésformákat, gondolatokat és érzéseket, valamint különböző élettani változókat (pulzusszám, vérnyomás) mértek. Az találták, hogy a médianak van hatása az emberi agresszivitásra, és míg a felnőttek esetében a rövidtávú hatás a jelentősebb, addig a fiatalok esetében ez a hatás inkább hosszú távon jelentkezik.

Hartup (1974) a különböző korú gyerekeknél megfigyelhető agressziót vizsgálva arra az eredményre jutott, hogy a korai gyerekkort követően csökken az agresszió. Nemek között nem talált különbséget, azonban az idősebb (kisiskolás korú) gyerekek esetében kimutatható volt, hogy a negrid rasszba tartozókra inkább jellemző az agresszió. A szerzők szerint mindezen kor és rassz szerinti különbségek az instrumentális agresszióban (ami valamilyen kívánatos dolog megszerzésére irányul) mutatkozó különbségekre vezethetőek vissza.

Egy összefoglaló írás (Felthous és Kellert, 1987) számos korábbi publikációt gyűjt össze, melyben pro és kontra is hoznak fel érveket, hogy akik gyerekkorukban állatokat kínoznak, azok felnőttként nagyobb valószínűséggel követnek el erőszakos bűncselekményeket. A szerzőpáros ezt az ellentmondást az eltérő módszertanokból adódó különbségeknek tudja be.

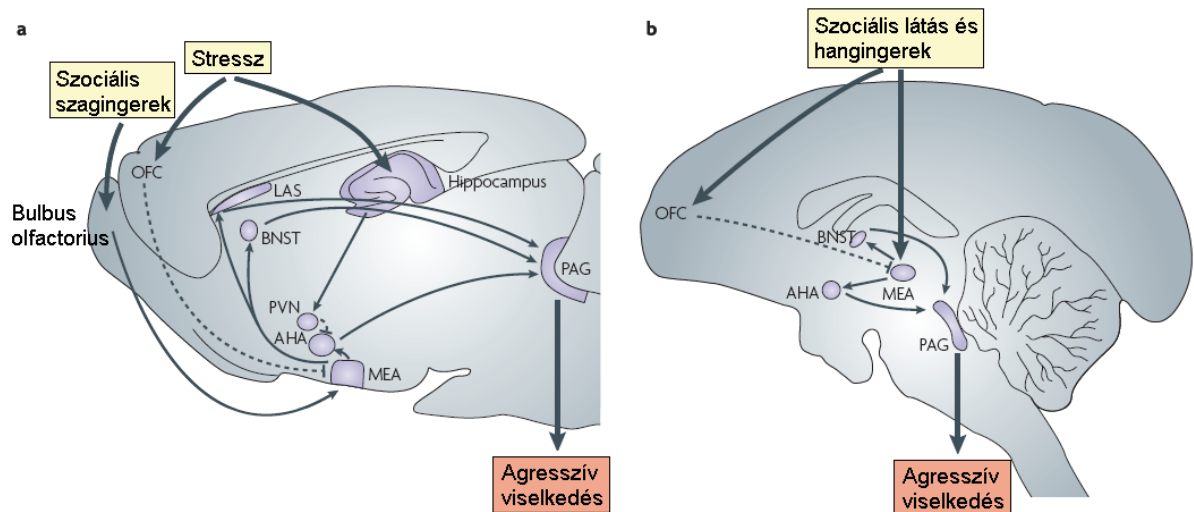
Ezen vizsgálatok jól szemléltetik az emberi agresszió kutatására jellemző kettősséget. Egyrészt biológiai, etológiai szempontból közelítve meg a jelenséget világosan látszik, hogy adaptív viselkedésről van szó. Másrészt azonban az agressziót a társadalom negatívan ítéli meg, így sok – főleg pszichológiai jellegű – kutatás azt vizsgálja, hogy mely kockázati tényezők hajlamosítanak az agresszióra. Jól látható az is, hogy az embereken végzett megfigyelések nem kísérleti jellegűek, hanem inkább esettanulmány-szerűek illetve olyan összehasonlítások (korrelációs eredmények) amelyeknél nagyon nehéz minden potenciális hatótényezőre kiegyensúlyozni a mintákat. A legtöbbször igyekeznek valamilyen élethelyzetet előteremteni, és sokszor az agressziót sem az általam is ismert etológiai definíció szerint mérik, hanem olyan társadalmi fogalmakban, mint pl. a bűnözés.

6. Emberi agressziós problémák állatkísérletes modellezése

Bár láthattuk, hogy számos eredmény áll rendelkezésünkre az emberi agresszióval kapcsolatban, mégis bizonyos vizsgálatok főleg etikai okokból nem végezhetőek el embereken (pl. műtéti beavatkozások, hormonkezelések). Illetve az egyszerűbb összefüggések (korrelációk) esetében is nehéz az ok-okozati összefüggések megállapítása, mert egy emberi populáció esetében nagyon nehéz egy kiegyensúlyozott mintát összeszedni. Ilyen esetekben a kutatók modellállatokon kísérleteznek. A modellállatokkal szemben támasztott egyik praktikus kritérium, hogy nagy egyedszámban könnyen tarthatóak és szaporíthatóak legyenek. Ezért (és a szigorú állatvédelmi törvények következtében) az emberszabásúakat kevésbé használják laboratóriumi modellállatként, bár a filogenetikai rokonság miatt a rajtuk kapott eredmények lennének a legkönnyebben általánosíthatók az emberre. A legelterjedtebbek a rágcsáló modellek (főként patkányok, de génkiütéses kísérletek esetében inkább az egerek), bár az agressziókutatás viszonylag kezdeti időszakában macskákat is teszteltek laboratóriumi

körülmények között (pl. Kukorelli és mtsai, 1986). A rágcsálók laboratóriumi körülmények között történő tartása jól kidolgozott, azonban hátrányuk, hogy viszonylag nagy az élettani, genetikai különbség az emberhez viszonyítva.

Nelson és Trainor (2007) egy összefoglaló írásában jól összegyűjti, hogy milyen élettani paraméterekkel állhat kapcsolatban az agresszió, bár hangsúlyozza, hogy az állati modellek alapján kisé nehézkes az emberre vonatkozó következtetéseket levonni, hiszen az agresszív viselkedésformák nagyon változatos megjelenésűek. A szerzők több kutatásra is hivatkoznak, melyek léziós és génexpressziós vizsgálatok segítségével felderítették az agresszióban szerepet játszó neurális útvonalakat rágcsálók esetében (Delville és mtsai, 2000; Swanson, 2000; Davis és Marler, 2004; Hasen és Gammie, 2005). Gondolatmenetüket úgy folytatják, hogy bár a főemlősök és az ember esetében nem teljesen azonos az idegrendszeri háttér a rágcsálókéval (4. ábra), mégis számos homológia figyelhető meg, így a laboratóriumi modellek használhatóak emberi betegségek, köztük agressziós problémák vizsgálatára.



4. ábra Az agresszióban szerepet játszó neuroanatómiai útvonalak rágcsálók (a) és főemlősök (b) esetében (Nelson és Trainor, 2007 alapján)

Mivel már viszonylag korán felfigyeltek arra, hogy az agyi sérülések abnormális agressziót okozhatnak emberek esetében, az első állati agressziós modelleket is agyi léziókkal állították elő (de Bruin et al., 1983; Albert and Walsh, 1984). Egy másik megközelítés valamilyen viselkedési változó alapján agresszív és nem agresszív vonalakat szelektál, melyeknek különböző anatómiai és élettani paramétereit hasonlítja össze. Egy nemrégiben lezárult ilyen jellegű kutatás (Haller és mtsai, 2006) például azt találta, hogy az agresszióra szelektált egerek, melyekre rövid támadási latencia volt jellemző az agresszív aktivitás során eltérő agyi aktivációs mintázatot mutattak, mint a szelídségre szelektált egerek. További érdekesség, hogy a rövid támadási latenciájú egerek esetében alacsony glükokortikoid szintet is

megfigyeltek. Ezek alapján elmondható, hogy az eltérő viselkedésű állatok élettani paramétereikben is különböznek, ami jó kiindulópont a humán agressziós problémák modellezéséhez.

Ezen vizsgálatok közül a klinikum számára jelentős eredmény például, hogy több ízben fokozott agressziót figyeltek meg különböző kísérleti beavatkozásokkal előállított Alzheimer-t (Hortnagl et al., 1989; Popovic et al., 1996; Dewachter et al., 2001), epilepsziát (Desjardins and Persinger, 1995; Cook, 1999; Bolivar et al., 2002) és depressziót (Tannenbaum et al., 2002; Ossowska et al., 2002; Feng and Ma, 2003) modellező rágcsálókban is.

Különösen nagy figyelmet kapott az utóbbi években például az – antiszociális személyiségzavart kísérő – abnormális agresszió állatkísérletes modellezése is. Mivel az agresszió a legtöbb esetben az áldozat részéről negatív kimenettel jár, nem egyértelmű, hogy mikor tekinthetjük azt normálisnak. Azt mondhatjuk, hogy a kóros, patológiás agressziót alapvetően az adaptivitás hiánya különíti el a minden fajra jellemző normális agressziótól (Halász, 2003). Egy leegyszerűsített definíció szerint (Tóth, 2010) „az abnormális agresszió nem a szituációnak megfelelő módon és mértékben fejeződik ki”.

Egy nemrégiben megjelent összefoglaló írás (Haller és Kruk, 2006) három patkánymodellt mutat be, ami alkalmas különböző humán abnormális agresszióformák tanulmányozására: 1) sérülékeny területekre való támadás (fej, nyak, has); 2) felfokozott agresszió (pl. frusztráció következtében); 3) kontextustól független agresszió (pl. hipotalamusz stimuláció által kiváltva). A szerzők szerint ez a három modell kitűnően alkalmazható a pszichopatológiában pl. új kezelések kidolgozására. A fent említett cikk módszertani problémákra is kitér, miszerint az abnormális agresszió nem mennyiségi, hanem minőségi paraméterek alapján különíthető el a normálisától. A szerzők szerint akkor tekinthető abnormálisnak az agresszió, ha nincs megfelelés a provokáció és a reakció között; ha nem követi a fajra jellemző szabályokat (pl. az agressziót megelőző kommunikációs jelek hiánya); vagy ha nem reagál az ellenfél szociális jelzéseire (pl. szubmisszív viselkedésre).

Szintén fontos kutatási irányvonal az agresszió kezelésére potenciálisan alkalmas gyógyszermolekulák fejlesztése. Az agressziót kezelő első generációs gyógyszerek egyben nyugtatóként is működtek, így rengeteg nemkívánatos mellékhatásuk volt. Az újabban kifejlesztett gyógyszerek már nem a nyugtatók közül kerülnek ki, azonban még mindig számos mellékhatással kell számolni (Swann, 2003). Nem meglepő tehát, hogy ez a terület a mai napig intenzíven kutatott. Egy ilyen témájú 2008-as vizsgálat (Halász és mtsai) abból indult ki, hogy az NK1 receptorok az agresszió kontrolálásában is szerepet játszanak. A kísérlet során azt találták, hogy egy NK1 antagonistá patkányok esetében csökkentette a

súlyos harapások számát, míg az enyhébb agressziós formákat nem módosította. Ugyanez az antagonista szintén moderálta az abnormális agressziót (sérülékeny területekre való támadás). Ezen eredmények alapján a szerzők arra a következtetésre jutottak, hogy az NK1 antagonisták a szorongás és a depresszió kezelésén túl az agresszió moderálásában is szerepet játszhatnak.

Úgy gondolom, hogy a bemutatott példák alapján jól látható, hogy az agressziós állatmodelleken dolgozó kutatóorvosok és biológusok máshová helyezik a hangsúlyt, mint a humán pszichológusok. A legtöbb esetben nem a társadalomban „természetes” módon megfigyelhető agresszió okait keresik, hanem a klinikum példáit próbálják modellezni, és a kóros fenotípusok mögött rejlő okokat feltárni.

7. Az ember környezetében élő gazdasági és haszonállatok agressziója

Természetesen nemcsak az ember, hanem a környezetünkben élő gazdasági jelentőséggel bíró haszonállatok agressziója is intenzíven kutatott terület. A háziállatokkal kapcsolatos kutatások esetében főleg az alkalmazott jelleg dominál. Ez egyrészt érthető, hiszen ezen vizsgálatok célközönségét az állattartók képezik. Azonban egy összefoglaló írás (Rushen, 2003) szerint fontos lenne, hogy az alapkutatás és az alkalmazott kutatás ezen a területen is összetalálkozzon. A szerző a különböző tartási módok és az állatjólét kapcsolatával foglalkozik, mely területnek szerves részét képezi az agressziókutatás is. Véleménye szerint a legnagyobb probléma, hogy a jelenség többdimenziós voltából adódóan a különböző jóléti indikátorok használatának függvényében eltérő tartási formák bizonyulnak előnyösnek, hiszen ezek között „trade-off” kapcsolat áll fenn.

A háziállatok agressziójával kapcsolatos alapkutatás jellegű vizsgálatok főként a domesztikáció hatását vizsgálják. Ruis és mtsai (2000) szerint a domesztikáció során az egyedi tulajdonságok populáción belüli eloszlása változott meg, mivel a mesterséges szelekció következtében az állatok alkalmazkodtak az emberi környezethez. Halfajok esetében például az agresszió csökkenése és növekedése is tapasztalható a domesztikáció hatására a vadon élő populációkhoz képest (pl. Ruzzante, 1994; Fleming és Einum, 1997).

Azonban jellemzően az alkalmazott kutatás dominál ezen a területen, hiszen a háziállatokkal kapcsolatos vizsgálatok többnyire az állatok tartásával, így állatjóléti és gazdasági problémákkal foglalkoznak. A központi kérdés a most bemutatásra kerülő kísérletek mindegyikében az, hogy amennyiben az együtt tartott állatok agresszívek egymással szemben, akkor az ember számára ez jelentős gazdasági károkkal jár.

Egy disznókkal (*Sus scrofa domestica*) kapcsolatos cikk (Marchant-Forde és Marchant-Forde, 2005) például arról ír, hogy a pároztatás közben fellépő esetleges agresszió mind

állatjóléti szempontból (emelkedett stresszhormon szint és pulzusszám), mind gazdasági szempontból (kisebb alomszám és csökkent növekedés) kifogásolható. A szerzők az agresszió csökkentésének lehetőségét a pároztatás megfelelő időzítésében (délutáni és esti órákban), illetve a megfelelő karám (mely búvóhelyeket is tartalmaz) kialakításában látják, és ezen elképzeléseiket kísérleti eredményeik is alátámasztják. Egy másik kísérlet (Ewbank és Bryant, 1972) szintén disznók esetében bebizonyította, hogy az egy állatra jutó hely csökkenése az agresszió növekedésével jár együtt.

Mivel nyugaton egyre gyakoribb a házasított sertések ősenek, a vaddisznóknak (*Sus scrofa*) a farmokon való tartása, így egyes vizsgálatok (pl. Harris, 2001) ennek a fajnak az agressziójával is foglalkoznak. A szerzők részletesen leírják három különböző genetikai vonal esetében a kocák saját kölykeik ellen irányuló agresszióját, valamint megállapítják, hogy az általuk vizsgált tenyészvonalak között különbség van e tekintetben. Mindezen felül azt találták, hogy az agresszió mértéke összefügg a szülés időtartamával.

DeVries és mtsai (2004) egy teheneken végzett vizsgálat során kimutatták, hogy az etetők egymástól vett távolságának növelése (ebben a konkrét kísérleti felállásban 0,5 m-ről 1 m-re) csökkentette az étkezés közben megfigyelhető agresszív interakciók számát. Ezen eredmények alapján szintén egy egyszerű módosítás segítségével pozitív változást érhetünk el, mind állatjóléti, mind gazdasági szempontból.

Szemben a fent említett két kísérlettel Westerath és mtsai (2009) bikák vizsgálata során semmilyen általuk mért változó és az agresszió között nem talált kapcsolatot. Sem a csoport mérete, sem az egy állatra jutó hely, sem pedig a rendelkezésre álló itatók száma nem befolyásolta az agonisztikus interakciók számát.

Bár hosszan lehetne még folytatni a listát, úgy gondolom, hogy ez a néhány rövid példa jól jellemzi a mezőgazdaságban folyó agressziókutatást. Az elsődleges cél minden esetben, hogy az állatok ne sérüljenek, az állattartó ne szenvedjen ebből kifolyólag anyagi kárt. Ennek megfelelően az agresszióra minden esetben úgy tekintenek, mint bármilyen olyan tevékenységre, ami a másik állatra nézve káros. Szintén fontos kiemelni, hogy a mezőgazdaságban dolgozó kutatók nem arra kíváncsiak, hogy kísérleti alanyaik miért agresszívek, vagy hogy milyen élettani változásokkal jár együtt ez a viselkedés. Minden esetben az agresszió csökkentésére törekednek, többnyire próba-szerencse alapon vagy helyi szakemberek javaslata alapján tervezett kísérleti felállásokkal. Amennyiben azt tapasztalják, hogy valamelyik általuk alkalmazott kezelés csökkentette az agressziót, akkor azt javasolják a gazdáknak, anélkül, hogy az ok-okozati összefüggéseket részletekbe menően feltárnák.

8. A kutya agressziója

A háziállatok között a kutya különleges helyet foglal el. A hétköznapi szóhasználatban nem gazdasági állatnak tekintjük, noha klasszikusan juhász, vadász, stb. célokra lettek egyes fajták kitenyésztve. A mai ember inkább úgy gondol a kutyájára, mint társra. A domesztikáció során a kutyákra ható szelekció két lépcsőben zajlott, először az ősi formához képest fajszenen csökkent az agresszió, majd ezt követte a speciális funkciókra történő szelektálás, melyekhez eltérő agresszióra volt szükség a különböző fajták esetében.

A kutyának az agressziókutatásban betöltött szerepe is kettős. Egyrészt nagyon fontos irányvonalat képvisel az alkalmazott kutatás, ami a mezőgazdasági állatok példáján bemutatottakhoz hasonlóan konkrét javaslatokat tesz a kutyatartók számára, és célja nem annyira a pontos biológiai mechanizmusok feltárása, mintsem a kutyák – mind fajtársaik, mind az ember elleni – agressziójából származó károk csökkentése. Más részről azonban a kutya az emberi viselkedés egyfajta modelljeként elméletibb jellegű kutatások alapjául is szolgál, melyek során a laboratóriumi modellek példáján bemutatottakhoz hasonlóan az embert próbálják a kutatók jobban megérteni. Ezen sajátos kettősség miatt szentelek egy külön fejezetet a kutya agressziójának.

8.1 A kutyák agressziójának gazdasági és társadalmi vonatkozásai

Egyes kutatók a kutyák agressziójának gyakorlati jelentőségét helyezik a középpontba. Az utóbbi években megemelkedett a súlyos kutyatámadások száma (Michelazzi és mtsai, 2004), és ennek megfelelően fokozódott a hétköznapi emberek aggodalma is (Horisberger és mtsai, 2004). Világszerte számos kutyatámadásról tudunk, ami súlyos közegészségügyi problémát jelent (Rosado és mtsai, 2007), valamint az orvosi költségekből adódóan igen súlyos kiadásokat okoz évente a társadalmaknak (pl. Overall és Love, 2001). Ráadásul az agresszió egyike a legkomolyabb kutyákkal kapcsolatos viselkedési problémáknak, amellyel állatorvoshoz vagy egyéb szakemberhez fordulnak a kutyát kedvencként tartó gazdák (Fatjo és mtsai, 2007).

Ez lehet az oka annak, hogy egyre több tudományos kutatás foglalkozik kutyatámadási statisztikákkal (Sacks és mtsai, 2000), esettanulmányokkal (Guy és mtsai, 2001; Fatjo és mtsai, 2007), fajtaspecifikus törvényekkel (Watson, 2003; Collier, 2006; Rosado és mtsai, 2007) és kérdőíves felmérések alapján azonosítható agresszióval kapcsolatos kockázati tényezőkkel (Duffy és mtsai, 2008; O'Sullivan és mtsai, 2008; Hsu és Sun, 2010).

A gazdákat érthető okokból leginkább az foglalkoztatja, hogy leendő kedvencükről előre tudják, miként fog viselkedni, fog-e agressziót mutatni. Egyrésztől felmerül tehát az igény,

hogy kölyökkutyák esetében előre lehessen jelezni a kutya jövőbeni viselkedését, beleértve az agressziót is. Az első nagyobb kutya egyedfejlődésről szóló tanulmányt Menzel (1936) tette közzé, aki 16 éven keresztül – több mint ezer kölyökkutyán – folytatott viselkedésmegfigyelésének eredményeiről számolt be. Menzel a környezeti hatások fontosságát is hangsúlyozta a kölyök egyedfejlődése során. Részletesen bemutatta a kiskutyák emberek felé tanúsított érdeklődését, és azt is feljegyezte, hogy az idő előrehaladtával viszont egyre elővigyázatosabbak lesznek az idegenekkel. Bár kielégítő bizonyítékokkal nem rendelkezett, mégis amellet érvelt, hogy a környezeti tényezők jelentős hatása ellenére is egy felnőtt kutya viselkedését előre lehet jelezni kölyökkori megfigyelések alapján. Ezen kijelentés érvényessége mára a kutyaviselkedés egyik legnehezebben megválaszolható kérdésévé vált. Természetesen számos olyan próbálkozás eredményei kerültek már publikálásra, melyek célja egy prediktív kölyökteszt kifejlesztése volt. Például Slabbert és Odendaal (1999) eredményei szerint azokból a kölykökből lesz jó rendőrkutya, akik kilenc hónapos korukban mutatnak agressziót a tesztjükben.

Egy másik ide kapcsolódó igény a leendő gazdák részéről, hogy mikor menhelyről fogadnak örökbe egy kutyát, akkor szeretnék tudni, hogy az miként fog új otthonában viselkedni. Joggal gondolhatjuk, hogy felnőtt kutyákról lévén szó, ebben az esetben egyszerűbb dolgunk van. Diederich és Giffroy (2006) egy összefoglaló írásában például számos olyan munkát idéz, melyek sikerrel validáltak családi- és munkakutyák viselkedését előrejelző tesztek különböző célokra.



5. ábra Agressziós teszt felnőtt családi kutyán (Persa, 2008)

Jelenlegi tudásunk szerint a családi kutyáknál talált magas prediktív értékekkel szemben a menhelyi kutyákra kidolgozott tesztek meglehetősen kevésbé megbízható eredményeket szolgáltatnak esetleges jövőbeli agresszió prediktálása esetén (van den Borg és mtsai, 1991; Bollen és Horowitz, 2008; Mornement és mtsai, 2008). Christensen és munkatársai (2007)

például kimutatták, hogy a viselkedéstesztjükben megfelelt (azaz agressziót nem mutató) menhelyi kutyák 40,9%-a mutatott a későbbiekben agressziót.

Látható tehát, hogy egyelőre nem megoldott az, hogy az újdonsült kutyatulajdonosok (akár a tenyésztőtől, akár menhelyeről is hozzák el kedvencüket) előre tudják, hogy kutyájuk fog-e agresszíven viselkedni. Tovább árnyalja a képet, hogy az agresszióknak számtalan válfaja van (ember elleni vagy kutyával szembeni, félelmi, frusztrációs, territoriális, birtoklással kapcsolatos), melyek detektálására külön-külön tesztek kellene kidolgozni, szemben a jelenleg bevett gyakorlattal, amikor egy tesztben több kérdésre keresik a kutatók a választ. Ráadásul egyes kutyák (rendőr-kutyák, kommandós kutyák) esetében esetleg a (kontrollálható) agresszió lehet az egyik szelekciós cél. Mivel azonban nagy igény mutatkozik a kutyák agressziójának előrejelzésére, az eddigi kevés eredményt felmutató próbálkozások ellenére mind a mai napig zajlanak kutatások a témában, melyek remélhetőleg közelebb visznek majd minket a megoldáshoz.

8.2 A kutya, mint az emberi viselkedés modellje

Az utóbbi években a kutyát nemcsak „saját jogán”, hanem – számos viselkedési analógiára alapozva – az emberi viselkedés modelljeként is vizsgálják (Miklósi és mtsai, 2004; Hare és Tomasello, 2005). Ez a gondolat a korábbi agresszióval kapcsolatos kutatások eredményeit is új nézőpontba helyezi.

A kutya ember elleni agressziója önmagában is egy izgalmas tudományos probléma, már csak azért is, mert a szigorúan vett etológiai definícióba nem illeszthető bele, hiszen nem fajtársak közötti versengésről van szó. Mindezek ellenére a szakemberek körében az egyik legrégebb óta és legintenzívebben vizsgált és vitatott témával állunk szemben, melynek természettudományos igényű kutatása nemrégiben indult meg.

Ma már elfogadott tény, hogy a kutya és a farkas közös őstől származnak, ezt a mitokondriális DNS analízisének eredményei is alátámasztják (Olsen, 1985; Vilá és mtsai, 1997; Tsuda és mtsai, 1997; Savolainen és mtsai, 2002). Ennek megfelelően több szerző von párhuzamot a kutya és a farkas viselkedése között (Feddersen-Petersen, 1991; Packard, 2003), bár nem egyértelmű, hogy a domesztikáció pontosan miként hatott a kutya emberrel szembeni agressziójára (Frank és Frank, 1982; Sutter és Ostrander, 2004; Hare és mtsai, 2005). Vitathatatlan tény azonban, hogy a kutya viselkedési repertoárjában számos olyan elem van, ami hiányzik a farkaséból, és ami az emberrel való együttélés következtében jött létre.

A kutyát különösen az utóbbi években számos esetben az emberi viselkedés modelljének tekintik: fajon belüli és fajok közötti szociális tanulás (Kubinyi és mtsai, 2009), szociális

viselkedés általánosságban (Topál és mtsai, 2009), szociális kogníció (Miklósi és mtsai, 2007). Hare és Tomasello (2005) azt feltételezi, hogy a kutyák kimagasló szociális képességei és az ember kommunikatív jelzései iránti fogékonysága az agressziót és félelmet szabályozó rendszerekkel együtt, mintegy azok „melléktermékeként” fejlődött ki. Feltételezésük összhangban van Belyaev és munkatársai 1959-ig visszanyúló ezüst rókák (Vulpes vulpes) végzett vizsgálatsorozatának eredményeivel, mely kísérletsorozat során a kutatók azt találták, hogy szelídségre történő szelektálás számos egyéb tulajdonságbeli változást is eredményezett (Trut, 1999). A vizsgálat során előállított vonalak közül a nem szelektált rókák félénken és távolságtartóan viselkedtek az emberrel szemben, és többnyire elmenekültek előle. Ezzel szemben az agresszív viselkedésre szelektáltak megközelítették az embert és támadtak. A szelídségre szelektált rókák is megközelítették az embert, de alapvetően barátságosan viselkedtek vele szemben. A szelíd rókák esetében azonban számos morfológiai változás is megfigyelhető volt, melyekre nem történt szelekció – szőrszín változás, lekonyuló fülek, rövidebb farkok és lábak. Belyaev domesztikációs elmélete szerint az emberek mindig az agresszióval kapcsolatos viselkedésformákra szelektáltak, és a háziállatokra jellemző egyéb tulajdonságok ennek mintegy a „melléktermékei”.

Egy másik vizsgálat (Gácsi és mtsai, 2009) kézből nevelt farkasokat és kutyákat hasonlított össze egy kommunikációs feladatban. Eredményeik szerint a kutyákhoz képest a farkasok csak az egyedfejlődés későbbi szakaszában oldják meg sikeresen az emberi mutató megértésén alapuló feladatokat, ami a szerzők szerint nem feltétlenül a két faj közötti kognitív különbségekkel magyarázható. A kutyák már az egyedfejlődés korai szakaszában is képesek voltak az élelemszerzéshez kapcsolódó agresszív viselkedések kontrollálására, míg a farkaskölykök nem keresték az emberrel való hatékony együttműködés lehetőségét. Egyes a kutya-faj evolúciójára vonatkozó hipotézisek (Coppinger és Coppinger 2001; Hare és mtsai, 2005; Hare és Tomasello, 2005) szerint a kutyák esetében a domesztikáció során az emocionális reaktivitás csökkent, ami alacsonyabb szintű agresszióhoz és félelemhez vezetett, valamint ezzel párhuzamosan megnőtt az emberekkel való kapcsolatkeresés, ami lehetővé tette az interspecifikus interakciókhoz szükséges kognitív képességek kifejlődését. Ez egybeesik a fent említett mutatók kísérletek eredményeivel, miszerint a kutyák az emberi szelekció következtében képesek bizonyos viselkedések gátlására szociális kontextusban, és ennek következtében képesek az emberrel kooperálni.

Összességében elmondhatjuk, hogy a kutya nem csak szocio-kognitív modellje az embernek, de esetlegesen az emberré válás során bekövetkezett agressziócsökkenést, illetve fajunkra jelenleg jellemző agonisztikus viselkedéseket is olyan szociális aspektusaiban

modellezheti, melyre a „klasszikus” laboratóriumi modellek nem alkalmasak. Mindezen túl a kutya feltehetően sikeresen alkalmazható az agresszió egyes aspektusainak vizsgálata esetén genetikai modellként is (Overall, 2000; Chang és mtsai, 2007).

9. Összegzés

Az agresszió egy olyan komplex genetikai és élettani háttérrel rendelkező viselkedésforma, mely biológiai értelemben adaptív, azonban amelyet a társadalom többnyire nemkívánatosnak ítél meg. Jelen írásban az agresszió kutatásának azon aspektusait mutattam be, melyek valamilyen formában az emberhez kapcsolódnak.

A közvetlenül embereken végzett vizsgálatok többnyire pszichológiai megfigyelések. Itt az agresszióra mindenképp, mint káros és kerülendő jelenségre gondolnak, azt sok esetben kóros viselkedéssel, bűncselekményekkel azonosítják. Ezen vizsgálatok legfőképp arra irányulnak, hogy megtudjuk az emberek milyen helyzetben hajlamosabbak az agresszióra.

Az orvosbiológiai kutatások laboratóriumi modellállatokon (többnyire patkányon és egéren) zajlanak. Ezen vizsgálatok az agresszió háttérében álló élettani és neurális mechanizmusok feltárását célozzák, sokszor a nemkívánatos agresszió klinikai kezelését elősegítendő.

A mezőgazdasági haszonállatokkal dolgozó szakemberek számára a fentiekkel ellentétben nem az ok-okozati összefüggések és a háttérben álló mechanizmusok feltárása a legfontosabb. Ők annak az alkalmazott szemléletnek a jegyében dolgoznak, mely a gazdasági kárt okozó agressziót igyekszik mérsékelni a különböző állatok esetében.

Különös helyet foglal el a kutya agressziójának kutatása jelen irányvonalak között. Egyrészt természetesen a gazdasági szempontok érvényesülnek, amikor az embertársainkra veszélyt jelentő kutyákat próbáljuk meg kiszűrni. Ugyanakkor manapság jelentős irányvonalat képvisel a kutya emberi modellként való tanulmányozása, mely a két faj konvergens evolúciójából eredő viselkedési analógiákra alapoz.

Összességében elmondható, hogy az agresszió kutatása számos különböző szinten (biokémiai, élettani, viselkedésbeli, társadalmi) zajlik mind a mai napig, melyek közül az általam részletesebben tárgyalt viselkedésbeli szint vizsgálata sem egységes. A vizsgálat alanyaitól és céljától függően különböző szempontokat tartanak szem előtt a kutatók, ám véleményem szerint az egyes irányzatokra jellemző hiányosságok talán éppen úgy lennének kiküszöbölhetőek, ha eddig nem használt megközelítést – és esetleg módszertant is – alkalmaznának bennük.

10. Summary

Aggression is a really complex phenomenon with strong genetical and physiological background. From a biological point of view it is highly adaptive, however it is considered something negative by human societies. In my thesis I presented different aspects of aggression research focusing on aspects related to humans.

Most of the studies conducted on humans are done by psychologists and these consider aggression as something harmful that should be avoided or that is more or less equal to crimes. This kind of research aims to discover the situations when humans are most likely to behave aggressively.

The medical biology uses laboratory models (mostly rodents) to study aggression. This research aims to discover the physiological and neural basis of aggression and also to identify potential medical treatment for it.

Researchers working with farm animals however are not so interested in the mechanisms behind aggression. Their aim is to minimize aggression in case of farm animals and therefore to decrease expenses related to this problem.

The dog is a special subject of aggression research. On the one hand, considerable applied research is going on aiming to detect pets with aggressive tendencies which are dangerous for humans. On the other hand dogs can be studied as a model of human aggression due to behaviour analogies between the two species.

We can conclude that aggression is studied in many organizational level (biochemical, genetical, physiological and behavioural), but not even the behavioural level, which I discussed in more detailed form, is consistent regarding methods and definitions. Depending on the aims of the studies researchers have different views of the same problem. However in my opinion some of the still open questions related to aggression might be answered if we were able to combine perspectives and methodology of the independent investigations that are being carried out at the moment.

11. Felhasznált irodalom

Albert, D. J. és Walsh, M. L. (1984). Neural systems and the inhibitory modulation of agonistic behavior: a comparison of mammalian species. *Neurosci Biobehav Rev*, 8: 5- 24.

Alheid G. F.; De Olmos J.S. és Beltramino C.A. (1995). Amygdala and Extended Amygdala. In *The Rat Nervous System* (ed. G. Paxinos), Vol. , pp. 173-182. Academic Press, London.

- Archer, J. (1976).** The organisation of aggression and fear in vertebrates. *In Perspectives in Ethology Vol. 2* (ed. P. P. G. Bateson and P. H. Klopfer), pp. 231-296 Plenum Press, New York
- Archer, J. (1988).** The behavioural biology of aggression. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Archer, J. (2009).** The nature of human aggression. *International Journal of Law and Psychiatry* 32, 202-208.
- Archer, J.; Graham-Kevan, N. és Davies, M. (2005).** Testosterone and aggression: a re-analysis of Book, Starzyk and Quinsey's (2001) study. *Aggress. Viol. Behav.* 10, 241–261.
- Bandler R. és McCulloch T. (1984).** Afferents to a midbrain periaqueductal grey region involved in the 'defense reaction' in the cat as revealed by horseradish peroxidase. II. The diencephalon. *Behav Brain Res* 13, 279-285.
- Bandler R.; McCulloch T. és Dreher B. (1985).** Afferents to a midbrain periaqueductal grey region involved in the 'defence reaction' in the cat as revealed by horseradish peroxidase. I. The telencephalon. *Brain Res* 330, 109-119.
- Bandler R. és Shipley M. T. (1994).** Columnar organization in the midbrain periaqueductal gray: modules for emotional expression? *Trends Neurosci* 17, 379-389.
- Beitz A. J. (1995).** Periaqueductal gray. *In The Rat Nervous System* (ed. G. Paxinos), Vol. , pp. 173-182. Academic Press, London.
- Benus, R. F.; Bohus, B., Koolhaas, J. M. és Van Oortmerssen, G. A. (1989).** Behavioural strategies of aggressive and non- aggressive male mice in active shock avoidance. *Behav processes* 20 1-12.
- Blanchard, D. C. és Takahashi, S. N. (1988).** No change in intermale aggression after amygdala lesions which reduce freezing. *Physiology & Behavior* 42(6), 613-616.
- Bolivar, V. J.; Scott Ganus, J. és Messer, A. (2002).** The development of behavioral abnormalities in the motor neuron degeneration (mnd) mouse. *Brain Res.* 937, 74–82.
- Bollen, K. S. és Horowitz, J. (2008).** Behavioral evaluation and demographic information in the assessment of aggressiveness in shelter dogs *Applied Animal Behaviour Science* 112 (1-2), pp. 120-135
- Book, A. S.; Starzyk, K. B. és Quinsey, V. L. (2001).** The relationship between testosterone and aggression: a meta-analysis. *Aggress. Viol. Behav.* 6, 579–599.
- Brain, P. F. és Haug, M. (1992).** Hormonal and neurochemical correlates of various forms of animal —aggression. *Psychoneuroendocrinology* 17, 537-551.
- Brain, P. F.; Nowell, N. W. és Wouters, A., (1971).** Some relationships between adrenal function and isolation-induced intermale aggression in albino mice. *Physiol. Behav.* 6, 27-29.

- Bushman, B. J. és Huesmann, R. L. (2006).** Short-term and long-term effects of violent media on aggression in children and adults. *Archives of Pediatric and Adolescent Medicine*, 160 348-352
- Canteras, N. S.; Simerly, R. B. és Swanson, L. W. (1995).** Organization of projections from the medial nucleus of the amygdala: a PHAL study in the rat. *J Comp Neurol* 360, 213-245.
- Cases, O.; Seif, I.; Grimsby, J.; Gaspar, P.; Chen, K.; Purnin, S.; Müller, U.; Auget, M.; Babinet, C.; Shih, J. C. és De Maeyer, E. (1995).** Aggressive Behavior and Altered Amounts of Brain Serotonin and Norepinephrine in Mice Lacking MAOA. *Science* 268 1763-1766
- Chang, M. L.; Terrill, R. L.; Bautista, M. M.; Carlson, E. J.; Dyer, D. J.; Overall, K. L. és Hmlton, S. P. (2007).** Large-Scale SNP Genotyping with Canine Buccal Swab DNA. *Journal of Heredity*. 98(5), 428-437.
- Christensen, E.; Scarlett, J.; Campagna, M. és Houpt, K. A. (2007).** Aggressive behaviour in adopted dogs that passed a temperament test. *Applied Animal Behaviour Science*, 106 85–95.
- Collier, S. (2006).** Breed-Specific legislation and the pit bull terrier: are the laws justified? *J. Vet. Behav.* 1, 17-22.
- Cook, L. L. (1999).** Ventricular enlargement and the lithium/pilocarpine seizure model: possible explanation for agonistic behaviour. *Int. J. Neurosci.* 100, 117–123.
- Coppinger R. és Coppinger L. (2001).** Dogs: A New Understanding of Canine Origin, Behaviour and Evolution. *Chicago: The University of Chicago Press.*
- Crews, D. (1974).** Effects of castration and subsequent androgen replacement therapy on male courtship behavior and environmentally induced ovarian recrudescence in the lizard, *Anolis carolinensis*. *J. Comp Physiol* 87 963-969
- Csányi, V. (1994).** Etológia, *Nemzeti Tankönyvkiadó*
- Csányi, V. (1999).** Az emberi természet: humán-etológia *Vince Kiadó*
- Csányi, V. (2007).** Az emberi viselkedés *Sanoma Kiadó Rt*
- Darwin, C. R. (1896).** The expression of the emotions in man and animals. *New York: Philosophical Library.*
- Davis, E. S. és Marler, C. A. (2004).** C-fos changes following an aggressive encounter in female California mice: a synthesis of behavior, hormone changes and neural activity. *Neuroscience* 127, 611–624

- de Almeida, R. M. M.; Ferrari, P. F.; Parmigiani, S. és Miczek, K. A. (2005).** Escalated aggressive behavior: Dopamine, serotonin and GABA. *European Journal of Pharmacology* 526, 51-64.
- de Bruin J. P.; van Oyen H. G. és van de Poll, N. (1983).** Behavioural changes following lesions of the orbital prefrontal cortex in male rats. *Behav Brain Res*, 10(2-3): 209-32.
- Dennis, R. L.; Muir, W. M. és Cheng, H. W. (2006).** Effects of raclopride on aggression and stress in diversely selected chicken lines. *Behavioural Brain Research* 175, 104-111.
- De Kloet E. R.; Korte S. M.; Rots N. Y. és Kruk M. R. (1996).** Stress hormones, genotype, and brain organization. Implications for aggression. *Ann N Y Acad Sci* 794, 179-191.
- Delville, Y.; De Vries, G. J. és Ferris, C. F. (2000).** Neural connections of the anterior hypothalamus and agonistic behavior in golden hamsters. *Brain Behav. Evol.* 55, 53–76
- Dennis, R. L.; Muir, W. M. és Cheng, H. W. (2006).** Effects of raclopride on aggression and stress in diversely selected chicken lines. *Behavioural Brain Research* 175, 104-111.
- Desjardins, D. és Persinger, M. A. (1995).** Association between intermale social aggression and cellular density within the central amygdaloid nucleus in rats with lithium/pilocarpine-induced seizures. *Percept. Mot. Skills* 81, 635–641.
- DeVries, T. J.; von Keyserlingk, M. A. G. és Weary, D. M. (2004).** Effect of Feeding Space on the Inter-Cow Distance, Aggression, and Feeding Behavior of Free-Stall Housed Lactating Dairy Cows *J. Dairy Sci.* 87:1432-1438
- Dewachter, I.; Moechars, D.; van Dorpe, J.; Tesseur, I.; Van den Haute, C.; Spittaels, K. és Van Leuven, F., (2001).** Modelling Alzheimer's disease in multiple transgenic mice. *Biochem. Soc. Symp.* 672001 203–210.
- Díaz-Uriarte, R. (1999).** Anti-predator behaviour changes following an aggressive encounter in the lizard *Tropidurus hispidus*. *Proc R Soc Lond B* 266 2457–2464.
- Diederich, C. és Giffroy, J.-M. (2006).** Behavioural testing in dogs: A review of methodology in search for standardisation. *Applied Animal Behaviour Science*, 97 51–72.
- Dierick, H. és Greenspan, R. J. (2006).** Molecular analysis of flies selected for aggressive behavior. *Nature Genetics* 38 9 1023-1031
- Dodge, K. A. és Coie, J. D. (1987).** Social information processing factors in reactive and proactive aggression in children's peer groups. *J. Pers. Soc. Psychol.* 53 1146–58
- Dowdey, T.G. és Brodie, E.D., (1989).** Antipredator strategies of salamanders: individual and geographical variation in responses of *Eurycea bislineata* to snakes. *Animal Behaviour* 38, 707-711.

- Duffy, D. L.; Hsu, Y. és Serpell, J. A. (2008).** Breed differences in canine aggression. *Applied Animal Behaviour Science* 114 441–460
- Ewbank R. és Bryant M. J. (1972).** Aggressive behaviour amongst groups of domesticated pigs kept at various stocking rates. *Anim Behav* 20:21 8.
- Fatjo, J.; Amat, M.; Mariotti, V. M.; Ruiz de la Torre, J. L. és Manteca, X. (2007).** Analysis of 1040 cases of canine aggression in a referral practice in Spain *Journal of Veterinary Behavior* 2, 156-165
- Felthous, A. R. és Kellert, S. R. (1987).** Childhood cruelty to animals and later aggression against people: a review *Am J Psychiatry* 144 710-717
- Feng, P. és Ma, Y. (2003).** Instrumental REM sleep deprivation in neonates leads to adult depression-like behaviors in rats. *Sleep* 26, 990–996.
- Ferrari, P. F.; van Erp A. M.; Tornatzky, W. és Miczek, K. A. (2003).** Accumbal dopamine and serotonin in anticipation of the next aggressive episode in rats. *Eur. J. Neurosci.* 17, 371-378.
- Fleming, I. A. és Einum, S. (1997).** Experimental tests of genetic divergence of farmed from wild Atlantic salmon due to domestication. *ICES Journal of Marine Science* 54 1051-1063
- Frank, H. és Frank, M. G. (1982).** On the effects of domestication on canine social development and behavior. *Applied Animal Ethology*, 8 6 507–525.
- Gácsi, M., Györi, B., Virányi, Zs., Kubinyi, E., Range, F. és mtsai (2009).** Explaining Dog Wolf Differences in Utilizing Human Pointing Gestures: Selection for Synergistic Shifts in the Development of Some Social Skills. *PLoS ONE* 4(8): e6584.
- Giammanco, M., Tabacchi, G., Giammanco, S., Di Majo, D. és La Guardia, M. (2005).** Testosterone and aggressiveness. *Medical Science Monitor* 11, 136–145.
- Goodenough, J.; McGuire, B. és Wallace, R. A. (2001).** Perspectives on Animal Behaviour (második kiadás) *John Wiley & Sons, Inc.*
- Greenberg, G. és Haraway, M. M. (1998).** A Comparative Psychology Handbook, *New York: Garland Publishing, Inc.*
- Griffin, M. G. és Taylor, G. T. (1995).** Norepinephrine modulation of social memory: evidence for a time-dependent functional recovery of behavior. *Behav. Neurosci.* 109, 466–73.
- Grumbling, G. és Strelets, V. (2006).** The FlyBase Consortium FlyBase: anatomical data, images and queries. *Nucl. Acids Res.* 34, D484–D488
- Guan, X.; Blank, J. L. és Dluzen, D. E. (1993).** Role of olfactory bulb norepinephrine in the identification and recognition of chemical cues. *Physiology & Behavior* 53, 437-441.

- Guy, N.C., Luescher, U.A., Dohoo, S.E., Spangler, E., Miller, J.B., Dohoo, I.R. és Bate, L.A. (2001).** A case series of biting dogs—characteristics of the dogs, their behavior, and their victims. *Applied Animal Behaviour Science* 74, 43–57.
- Halász, J. (2003).** A glukokortikoid hipofunkció hatása az agresszióra és a társuló zavarokra. PhD értekezés *SOTE Idegtudományok Doktori Iskola*
- Halász, J., Tóth, M., Mikics, É., Hrabovszky, E., Barsy, B. és Barsvari, B. (2008).** The effect of neurokinin1 receptor blockade on territorial aggression and in a model of violent aggression. *Biol. Psychiatry* 63, 271–278.
- Haller, J. és Kruk, M.R. (2006).** Normal and abnormal aggression: human disorders and novel laboratory models. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 30, 292–303
- Haller J. és Makara, G. B. (1998).** Catecholaminergic involvement in the control of aggression: hormones, the peripheral sympathetic, and central noradrenergic systems. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 22, 85-97.
- Haller J., Millar S., van de Schraaf J., de Kloet R.E. és Kruk M.R. (2000).** The active phaserelated increase in corticosterone and aggression are linked. *J Neuroendocrinol* 12, 431-436.
- Haller J, Tóth M, Halász J és De Boer SF (2006).** Patterns of violent aggressioninduced brain c-fos expression in male mice selected for aggressiveness. *Physiol Behav* 88:173–82.
- Harding, C. F. és Leshner, A. I. (1972).** The effects of adrenalectomy on the aggressiveness of differentially housed mice. *Physiol. Behav.* 8, 437-440.
- Hare, B., Plyusnina, I., Ignacio, N., Schepina, O., Stepika, A., Wrangham, R. és Trut, L. (2005).** Social Cognitive Evolution in Captive Foxes Is a Correlated By-Product of Experimental Domestication. *Current Biology*, 15 226–230.
- Hare, B. és Tomasello, M. (2005).** Human-like social skills in dogs? *TRENDS in Cognitive Sciences*, 9 9.
- Harris, M. J., Bergeron, R. és Gonyou, H. W. (2001).** Parturient behaviour and offspring-directed aggression in farmed wild boar of three genetic lines. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 74:153–163.
- Hartup, W. W. (1974).** Aggression in childhood. *Developmental Perspectives* 29(5) 336-341
- Hasen, N. S. és Gammie, S. C. (2005).** Differential FOS activation in virgin and lactating mice in response to an intruder. *Physiol. Behav.* 84, 681–695
- Héjjas, K., Kubinyi, E., Rónai, Zs., Székely, A., Vas, J., Miklósi, Á., Sasvári-Székely, M., Kereszturi, E. (2009).** Molecular and behavioral analysis of the intron 2 repeat polymorphism in canine dopamine D4 receptor gene. *Genes, Brain, Behaviour*, 8 330-336.

- Héjjas, K., Vas, J., Topál, J., Szántai, E., Rónai, Zs., Székely, A., Kubinyi, E., Horváth, Zs., Sasvári-Székely, M., Miklósi, Á. (2007).** Association of polymorphisms in the dopamine D4 receptor gene and the activity-impulsivity endophenotype in dogs. *Animal Genetics*, 38 629–633.
- Hess, W.R. (1928).** Stammganglien-Reizversuche. *Berichte der gesamten Physiologie* 42, 554-555
- Hinde, R. A. (1974).** Biological Bases of Human Social Behaviour. *McGraw-Hill, New York*
- Hoglund, E. W.; Korzan, J.; Watt, M. J.; Forster, G. L.; Summers, T. R. és Johannessen, H. G. (2005).** Effects of L-DOPA on aggressive behavior and central monoaminergic activity in the lizard *Anolis carolinensis*, using a new method for drug delivery. *Behaviour Brain Research* 156, 53-64.
- Horisberger, U., Stärk, K.D.C., Rüfenacht, J., Pillonel, C. és Steiger, A., (2004).** The epidemiology of dog bite injuries in Switzerland—characteristics of victims, biting dogs and circumstances. *Anthrozoös* 17, 320–339.
- Hortnagl, H., Potter, P.E., Singer, E.A., Kindel, G. és Hanin, I., (1989).** Clonidine prevents transient loss of noradrenaline in response to cholinergic hypofunction induced by ethylcholine aziridinium (AF64A). *J. Neurochem.* 52, 853–858.
- Hsu, Y. és Sun, L. (2010).** Factors associated with aggressive responses in pet dogs. *Applied Animal Behaviour Science* 123 108–123
- Ito, H., Nara, H., Inouye-Mrayama, M., Shimada, M.K., Koshimura, A., Ueda, Y., Kitagawa, H., Takeuchi, Y., Mori, Y., Mrayama, Y., Morita, M., Iwasaki, T., Ota, K., Tanabe, Y. és Ito, S. (2004).** Allele Frequency Distribution of the Canine Dopamine Receptor D4 Gene Exon III and I in 23 Breeds. *J Vet Med Sci.* 66(7), 815-820.
- Kaplan, H. I. és Sadock, B.J. (1998).** Synopsis of Psychiatry (8th edition). *Lippincott Williams and Wilkins, Baltimore*, p. 281
- Kaplan, J. R.; Shively, C. A.; Fontenot, B.; Morgan, T. M.; Howell, S. M.; Manuck, B. S.; Muldoon, M. F. és Mann, J. J. (1994).** Demonstration of an association among dietary cholesterol, central serotonergic activity, and social behavior in monkeys. *Psychosom. Med.* 56, 479-484.
- Koolhaas, J. M.; Korte, S. M; De Boer, S. F.; Van Der Vegt, B. J.; Van Reenen, C. G.; Hopster, H.; De Jonga, I. C.; Ruis, M. A. W. és Blokhuis, H. J. (1999).** Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23 925–935

- Kruk, M. R. (1991).** Ethology and pharmacology of hypothalamic aggression in the rat. *Neurosci Biobehav Rev*, 15, 527-538.
- Kruk M.R. és Haller J. (2001).** Sensible or senseless violence from the brain. *In Prevention and Control of Aggression and the Impact on Its Victims (ed. M. Martinez), Vol. , pp. Kluwer Academic / Plenum Publishers.*
- Kruk M.R., Westphal K.G., Van Erp A.M., Van Asperen J., Cave B.J., Slater E., De Koning J. és Haller J. (1998).** The hypothalamus: cross-roads of endocrine and behavioural regulation in grooming and aggression. *Neurosci Biobehav Rev* 23, 163-177.
- Kubinyi, E., Pongrácz, P. és Miklósi, Á. (2009).** Dog as a model for studying con- and heterospecific social learning. *Journal of Veterinary Behavior*, 4: 31-41.
- Kuikka, J. T.; Tiihonen, J. és Bergström, K. A. (1998).** Abnormal structure of human striatal dopamine re-uptake sites in habitually violent alcoholic offenders: a fractal analysis. *Neurosci. Lett.* 253, 195-197.
- Kukorelli T, Feuer L, Juhász G, Détári L. (1986).** Effect of glutamine on sleep-wakefulness cycle and aggressive behaviour in the cat. *Acta Physiol Hung.* 67 (1) 31-5.
- Lénárd, G. (2001).** Biológia I., *Nemzeti Tankönyvkiadó*
- Lepage, O.; Larson, E. T.; Mayer, I. és Winberg, S. (2005).** Serotonin, but not melatonin, plays a role in shaping dominant–subordinate relationships and aggression in rainbow trout. *Hormones and Behavior* 48, 233 – 242.
- Leshner A. I.; Korn S. J.; Mixon J. F.; Rosenthal C. és Besser A. K. (1980).** Effects of corticosterone on submissiveness in mice: some temporal and theoretical considerations. *Physiol Behav* 24, 283-288.
- Levinson, D.M., Reeves, D.L. és Buchanan, D.R. (1980).** Reductions in aggression and dominance status in guinea pigs following bilateral lesions in the basolateral amygdale or lateral septum. *Physiology & Behavior* 25, 963-971.
- Lorenz, K (1963).** Das sogenannte Böse – Zur Naturgeschichte der Aggression, *Dr G. Borotha-Schoeler Verlag, Wien.* (Magyar fordítás)
- Maejima M., Inoue-Murayama M., Tonosaki K., Naoto Matsuura, Shota Kato, Yasuhiro Saito, Alexander Weiss, Yuichi Murayama és Shin'ichi Ito (2006).** Traits and genotypes may predict the successful training of drug detection dogs. *Applied Animal Behaviour Science.* 10.1016
- Marchant-Forde, J. N. és Marchant-Forde, R. M. (2005).** Minimizing inter-pig aggression during mixing. *Pig News and Information* 26 (3): 63N-71N.

- Marino, M. D.; Bourdélát-Parks, B. N.; Liles, L. C. és Weinshenker, D. (2005).** Genetic reduction of noradrenergic function alters social memory and reduces aggression in mice. *Behavioural Brain Research* 161, 197–203.
- Maxson (1996).** Searching for candidate genes with effects on an agonistic behavior, offense, in mice *Behavior Genetics*, 26, 5
- McBurnett, K. és Lahey, B. B. (1994).** Psychophysiological and neuroendocrine correlates of conduct disorder and antisocial behavior in children and adolescents. *Prog. Exp. Pers. Psychopathol. Res.* 199-231.
- McBurnett, K.; Lahey, B. B.; Rathouz, P. J. és Loeber, R. (2000).** Low salivary cortisol and persistent aggression in boys referred for disruptive behavior. *Arch. Gen. Psychiatry* 57, 38-43.
- Meddle, S. L.; Romero, L. M.; Astheimer, L. B.; Buttemer, W. A.; Moore, I. T. és Wingfield, J. C. (2002).** Steroid hormone interrelationships with territorial aggression in an arctic-breeding songbird, Gambel's white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Hormones and Behavior* 42, 212–221.
- Meloy JR (1995).** Antisocial personality disorder, in *Treatments of Psychiatric Disorders*, 2nd ed. Edited by Gabbard GO. Washington, DC, American Psychiatric Press
- Menzel, R. (1936).** Welpé und Umwelt. *Zeitschrift für Hundeforschung*, 3, 1-72.
- Michelazzi, M.; Riva, J.; Palestrini, C. és Verga, M. (2004).** Dog aggression in the present social environment: approach to the problem and operational aspects. In: Heath, S.E., Osella, C. (Eds.), *Proceedings of the 10th European Congress on Companion Animal Behavioural Medicine, Cremona*, 25–27.
- Miczek, K. A.; Fish, E. W.; de Bold, J. F. és de Almeida, R. M. M. (2002).** Social and neuronal determinants of aggressive behavior: pharmacotherapeutic targets at serotonin, dopamine and gamma-aminobutyric acid systems. *Psychopharmacology* 163, 434-458.
- Miklósi, Á.; Haller, J. és Csányi, V. (1995).** The influence of opponent-related and outcome-related memory on repeated aggressive encounters in the paradise fish (*Macropodus opercularis*). *Biol. Bull.* 188 83-88
- Miklósi Á., Topál J. és Csányi V. (2004).** Comparative social cognition: what can dogs teach us? *Animal Behaviour*, 67 995–1004.
- Miklósi, Á., Topál, J. és Csányi, V. (2007).** Big thoughts in small brains? Dogs as a model for understanding human social cognition. *NeuroReport*, 18: 467-471.

- Mornement, K., Coleman, G., Toukhsati, S. és Bennett, P. (2009).** Assessing Shelter Dogs for Adoption Suitability – an Australian Perspective. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* 4 2 85-86
- Mos J., Kruk M.R., Van der Poel A.M. és Meelis W. (1982).** Aggressive Behavior Induced by Electrical Stimulation in the Midbrain Central Gray of Male Rats. *Aggress Behav* 8, 261-284.
- Moyer, K. E. (1968).** Kinds of aggression sn their physiological basis. *Commun. Behav. Biol. Part A, Orig. Artic.* 2 65-87.
- Nelson, R. J. és Chiavegatto, S. (2001).** Molecular basis of aggression. *Trends in Neurosciences* 24, 713-719.
- Nelson, R. J.; Demas, G. E.; Huang, P. L.; Fishman, M. C.; Dawson, V. L.; Dawson, T. M. és Snyder, S. H. (1995).** Behavioural abnormalities in male mice lacking neuronal nitric oxide synthase. *Nature* 378, 383-386.
- Nelson, R. J., és Trainor, B. C. (2007).** Neural mechanisms of aggression. *Nature Reviews Neuroscience*, 8, 536–546.
- Oakes, M.E. és Coover, G.D. (1997).** Effects of small amygdala lesions on fear, but not aggression, in the rat. *Physiology & Behavior* 61, 45-55.
- Olsen, J. S. (1985).** Origins of the Domestic Dog. University of Arizona Press, Tucson.
- Oortmerssen, G.A. és Bakker, T.C.M. (1981).** Artificial selection for short and long attack latencies in wild *Mus musculus domesticus*. *Behav Genet*, 11, 115-126.
- Ossowska, G., Zebrowska-Lupina, I., Danilczuk, Z. és Klenk-Majewska, B. (2002).** Repeated treatment with selective serotonin reuptake inhibitors but not anxiolytics prevents the stress-induced deficit of fighting behavior. *Pol. J. Pharmacol.* 54, 373–380.
- O’Sullivan, E. N.; Jones, B. R.; O’Sullivan, K. és Hanlon, A. J. (2008).** The management and behavioural history of 100 dogs reported for biting a person. *Applied Animal Behaviour Science* 114 149–158
- Overall, K. L. (2000).** Natural animal models of human psychiatric conditions: assessment of mechanism and validity. *Prog. Neuro-Psychopharmacol. and Biol. Psychiat.* 24 727-776
- Overall, K, L és Love M (2001).** Dog bites to humans – demography, epidemiology, injury, and risk. *Journal of the American Veterinary Medical Association*, 12 1923–1933.
- Packard, J. M. (2003).** Wolf behavior: Reproductive, social and intelligent. [*Mech, L. D. & Boitani, L. (szerk). Wolves: Behavior, ecology and conservation (35–65).*] Chicago: University of Chicago Press

- Paterson, A. T. és Vickers, C. (1981).** Melatonin and the adrenal cortex: relationship to territorial aggression in mice. *Physiol. Behav.* 27, 983– 987.
- Persa, E. (2008).** Családi kutyák emberre irányuló agresszív viselkedésének elemzése (szakdolgozat). *ELTE Etológia Tanszék*
- Petrovich G.D., Canteras N.S. és Swanson L.W. (2001).** Combinatorial amygdalar inputs to hippocampal domains and hypothalamic behavior systems. *Brain Res Brain Res Rev* 38, 247- 289.
- Popova, N. K.; Kulikov, A. V.; Nikulina, E. M.; Kozlachkova, E. Y. és Maslova, G. B. (1991).** Serotonin metabolism and serotonergic receptors in Norway rats selected for low aggressiveness to man. *Agg. Behav.* 17, 207-213.
- Popovic, M., Jovanova-Nesic, K., Popovic, N., Bokonjic, D., Dobric, S., Rosic, N. és Rakic, L., (1996).** Behavioral and adaptive status in an experimental model of Alzheimer's disease in rats. *Int. J. Neurosci.* 86, 281–299.
- Potegal, M., Hebert, M., DeCoster, M. és Meyerhoff, J.L. (1996).** Brief, highfrequency stimulation of the corticomедial amygdala induces a delayed and prolonged increase of aggressiveness in male syrian golden hamsters. *Behav. Neurosci.* 110, 401-412.
- Redman, J. és Armstrong, S. (1983).** Free-running activity rhythms in the rat: entrainment by melatonin. *Science* 219, 1089-1091.
- Ricci, L. A.; Knyshevski, I. és Melloni, R. H. (2005).** Serotonin type 3 receptores stimulate offensive aggression in Syrian hamsters. *Behavioural Brain Research* 156(1), 19-29.
- Ramamurthi B. (1988).** Stereotactic operation in behaviour disorders. Amygdalotomy and hypothalamotomy. *Acta Neurochir Suppl* 44, 152-157.
- Ramírez, J.M. (1998).** Aggression. In *Comparative Psychology: A Handbook*. G. Greenberg and M. Hareway, Editors. New York : Garland, p. 625-634
- Ray, A. és Prefontaine, K.E. (1994).** Physical association and functional antagonism between the p65 subunit of transcription factor NF-kappa B and the glucocorticoid receptor. *Proc Natl Acad Sci U S A* 91, 752-756.
- Rodrigo, J.; Riveros-Moreno, V.; Martinez-Murillo, R.; Polak, J. M. és Moncada, S. (1994).** Localization of nitric oxide synthase in the adult rat brain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345, 175-221.
- Roeling T.A., Veening J.G., Kruk M.R., Peters J.P., Vermelis M.E. és Nieuwenhuys R. (1994).** Efferent connections of the hypothalamic "aggression area" in the rat. *Neuroscience* 59, 1001- 1024.

- Rosado, B., García-Belenguer, S., León, M. és Palacio, J. (2007).** Spanish dangerous animal act: Effect on the epidemiology of dog bites. *Journal of Veterinary Behavior*, 2 166–174.
- Ruis, M.A.W., te Brake, J.H.A., van de Burgwal, J.A., de Jong, I.C., Blokhuis, H.J. és Koolhaas, J.M. (2000).** Personalities in female domesticated pigs: behavioural and physiological indications. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 66, 31–47.
- Rushen J. (2003).** Changing concepts of farm animal welfare: bridging the gap between applied and basic research. *Appl Anim Behav Sci*;81:199–214.
- Ruzzante, D. E. (1994).** Domestication effects on aggressive and schooling behavior in fish. *Aquaculture* 120 1-2 1-24
- Sachdev P., Smith J.S., Matheson J., Last P. és Blumbergs P. (1992).** Amygdalohippocampectomy for pathological aggression. *Aust N Z J Psychiatry* 26, 671-676.
- Sacks, J. J.; Sinclair, L.; Gilchrist, J.; Golab, G. C. és Lockwood, R. (2000).** Breeds of dogs involved in fatal human attacks in the United States between 1979 and 1998. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 217, 6
- Salvador, A. és Costa, R. (2009).** Coping with competition: neuroendocrine responses and cognitive variables. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 33 (2), 160–170.
- Savolainen, P., Zhang, Y., Ling, J., Lundeberg, J., és Leitner, T. (2002).** Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs. *Science*, 298 610–613.
- Scalia F. és Winans S.S. (1975).** The differential projections of the olfactory bulb and accessory olfactory bulb in mammals. *J Comp Neurol* 161, 31-55.
- Semyonova, A. (2003).** The social organisation of the domestic dog; a longitudinal study of domestic canine behaviour and the ontogeny of domestic canine social systems, *Carriage House Foundation, The Hague, The Netherlands.*
- Seo, D.; Patrick, C. J. és Kennealy, P. J. (2008).** Role of serotonin and dopamine system interactions in the neurobiology of impulsive aggression and its comorbidity with other clinical disorders. *Aggression and Violent Behavior* 13, 383–395.
- Siever L. J. (2008).** Neurobiology of aggression and violence. *Am J Psychiatry*, 165(4) 429-42.
- Siegel A., Roeling T.A., Gregg T.R. és Kruk M.R. (1999).** Neuropharmacology of brainstimulation-evoked aggression. *Neurosci Biobehav Rev* 23, 359-389.555.
- Shoal, G. D.; Giancola, P. R. és Kirillova, G. P. (2003).** Salivary cortisol, personality, and aggressive behavior in adolescent boys: a 5-year longitudinal study. *J. Am. Acad. Child Adolesc. Psychiatry.* 42(9), 1101-1107.
- Slabbert, J.M. és Odendaal, J.S.J., (1999).** Early prediction of adult police dog efficiency— a longitudinal study. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 64, 269–288.

- Slater, P. J. B. (1980).** The ethological approach to aggression. *Psychological Medicine*, 10 607-609
- Spielberger, C. D.; Jacobs, G.; Rusell, S. F. és Crane, R. S. (1983).** Assessment of anger: The state-trait anger scale. In: *Butcher JN, Spielberger CD. (Eds.), Advances in Personality Assessment. (vol. 2.) LEA, Hillsdale: Lawrence Erlbaum*, p. 159–187
- Summers, C. H.; Korzan, W. J.; Lukkes, J. L.; Øverli, O.; Höglund, E.; Watt, M. J.; Larson, E. T.; Forster, G. L.; Ronan, P. J.; Summers, T. R.; Renner, K. J. és Greenberg, N. (2005).** Does serotonin influence aggression? Comparing regional activity before and during social interaction. *Physiol. Biochem. Zool.* 78, 679–694.
- Sutter, N. B., és Ostrander, E. A. (2004).** Dog star rising: The canine genetic system. *Nature*, 5.
- Swann, A. C. (2003).** Neuroreceptor mechanisms of aggression and its treatment. *J. Clin. Psychiatry* 64, 26–35
- Swanson, L. W. (2000).** Cerebral hemisphere regulation of motivated behavior. *Brain Res.* 886, 113–164
- Tannenbaum, B., Tannenbaum, G.S., Sudom, K. és Anisman, H. (2002).** Neurochemical and behavioral alterations elicited by a chronic intermittent stressor regimen: implications for allostatic load. *Brain Res.* 953, 82–92.
- Thomas, S. A. és Matsumoto, A. M. (1995).** Palmiter RD. Noradrenaline is essential for mouse fetal development. *Nature* 374, 643–646.
- Tinbergen (1951).** The study of instinct *Oxford University Press, London*
- Topál, J., Miklósi, Á., Gácsi, M., Dóka, A., Pongrácz, P., Kubinyi, E., Virányi Zs. és Csányi, V. (2009).** The dog as a model for understanding human social behavior. *Advances in the Study of Animal Behaviour*, 39: 71-116.
- Tóth, M. (2010).** A korai szociális zavarok és a glukokortikoid hipofunkció által indukált kóros agresszivitás hátterében álló mechanizmusok. PhD értekezés *SOTE Idegtudományi Doktori Iskola*
- Trut, L.N. (1999).** Early canid domestication: The farm-fox experiment. *American Scientist* 87, 160-169.
- van den Borg, J. A. M. és Netto, W. J., Planta, D. J. U. (1991).** Behavioral testing of dogs in animal shelters to predict problem behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 32 237–251.
- Van Goozen, S. H. és Fairchild, G. (2006).** Neuroendocrine and neurotransmitter correlates in children with antisocial behavior. *Hormones and Behavior* 50, 647–654.

- Van Tol, H.H.M., Wu, C.M., Guan, H.C., Ohara, K., Bunzow, J.R., Civelli, O., Kennedy, J., Seeman, P., Niznik, H.B., Jovanovic, B. (1992).** Multiple dopamine D4 receptor variants in the human population. *Nature* 358, 149-152.
- Vilá, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Amorom, I. R., Rice, J. E., Honeycutt, R. L., és mtsai (1997).** Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science*, 276 1687–1689.
- Virkkunen, M. (1985).** Urinary Free Cortisol Secretion in Habitually Violent Offenders. *Acta Psychiatrica Scandinavica*, 72, 40-44.
- Watson, L (2003).** Does breed specific legislation reduce dog aggression on humans and other animals? A review paper. *Urban Animal Management Conference Proceedings*
- Westerath, H. S.; Krichner, M.; Tessitore, E.; Cozzi, G.; Winckler, C. és Knierim, U. (2009).** Is agonistic behaviour in beef bulls affected by housing conditions? *Joint East Central and West Central Europe ISAE Regional Meeting*
- Wilson, E. O. (1975).** Sociobiology. Cambridge, MA: Belknap/Harvard University Press

NYILATKOZAT

Név: *Kis Anna*

ELTE Természettudományi Kar, szak: *Biológia*

ETR azonosító: *KIAPAHT.ELTE*

Szakedolgozat címe: *Az agresszió etológiai szempontú elemzése*

A **szakedolgozat** szerzőjeként fegyelmi felelősségem tudatában kijelentem, hogy a dolgozatom önálló munkám eredménye, saját szellemi termékem, abban a hivatkozások és idézések standard szabályait következetesen alkalmaztam, mások által írt részeket a megfelelő idézés nélkül nem használtam fel.

Budapest, 2010. május 10.

a hallgató aláírása