

**BASES HORMONALS DE LA CONDUCTA PROSOCIAL:
UNA REVISIÓ DE LA LITERATURA**

**BASES HORMONALES DE LA CONDUCTA PROSOCIAL:
UNA REVISIÓN DE LA LITERATURA**

***HORMONAL BASES OF PROSOCIAL BEHAVIOR:
A REVIEW OF THE LITERATURE***

*Ferran Suay**

*Manuel Martí-Vilar***

*Susana López Tarín****

Doi: 10.7203/anuari.psicologia.16.1.189

Resum

En els últims anys s'ha intensificat l'estudi de les conductes prosocials, incloent-hi més atenció als aspectes neuropsicobiològics implicats en aquestes conductes, per entendre el seu funcionament, així com per a fomentar-les. Les investigacions també poden proporcionar una aproximació a la recerca de tractaments més encertats per a aquelles malalties en què la cognició social es veu alterada. L'objectiu principal del present treball és establir l'estat actual de la qüestió, revisant la literatura publicada sobre les hormones que influeixen en la conducta prosocial, tant en animals com en humans. Els resultats de la investigació apunten a l'oxitocina, la vasopressina, la testosterona, els receptors α de l'estrogen i la serotonina com les substàncies més rellevants.

Paraules clau: prosocial, oxitocina, vasopressina, esteroides sexuals, serotonina.

* Departament de Psicobiologia. Facultat de Psicologia. Universitat de València. Avda. Blasco Ibáñez, 21, 46010, València. Correspondència: <ferran@suay.cat>.

** Departament de Psicologia Bàsica. Facultat de Psicologia. Universitat de València. Avda. Blasco Ibáñez, 21, 46010, València. Correspondència: <Manuel.Marti-Vilar@uv.es>.

*** Departament de Psicologia Bàsica. Facultat de Psicologia. Universitat de València. Avda. Blasco Ibáñez, 21, 46010, València.

Resumen

En los últimos años se ha intensificado el estudio de las conductas prosociales, incluyendo más atención a los aspectos neuropsicobiológicos implicados en estas conductas, para entender su funcionamiento, así como para fomentarlas. Las investigaciones también pueden proporcionar una aproximación a la búsqueda de tratamientos más acertados para aquellas enfermedades en que la cognición social está alterada. El objetivo principal es presentar el estado actual de la cuestión, revisando la literatura publicada acerca de las hormonas que influyen en la conducta prosocial, tanto en animales como en humanos. Los resultados de la investigación apuntan a la oxitocina, la vasopresina, la testosterona, los receptores α del estrógeno y la serotonina como las sustancias más relevantes.

Palabras clave: prosocial, oxitocina, vasopresina, esteroides sexuales, serotonina.

Abstract

During the last years, an increasing amount of studies have focused on prosocial behavior. Many of them display a strong interest in the understanding of the neurobiological mechanisms involved in such behavior, which is absolutely necessary in order to achieve a complete comprehension of its nature, as well as to promote and improve prosocial behavior in human societies. The research may also provide the basis to develop more accurate prescriptions for the diseases in which social cognition is affected. The main object of this study is to assess the current state of the art in this field, by reviewing the scientific literature that provides information about the hormones affecting prosocial behavior in animals as well as in human beings. The results point out that oxytocin, vasopressin, testosterone, α -estrogen receptors, and serotonin seem to be the most relevant endocrine products.

Key words: prosocial, oxytocin, vasopressin, steroids, serotonin.

Introducció

Moltes espècies animals mostren un ampli rang de conductes socials. Viure en grups suposa uns costos determinats –més risc de contagi de malalties, més competició per recursos, més visibilitat per a depredadors...–, que poden ser superats pels beneficis que se'n deriven, com ara un augment de l'eficàcia en la detecció i defensa de predadors, en la provisió d'aliments o en la defensa grupal dels recursos, així com més oportunitats d'aparellament (Alexander, 1974).

La conducta agressiva ha estat, tradicionalment, objecte prioritari d'atenció per a les ciències de la conducta. Així, en els últims anys s'han publicat

estudis sobre diversos aspectes que afecten a l'agressió (Trainor, Greiwe i Nelson, 2006), incloent-hi els mecanismes cerebrals implicats en les conductes antisocials (Gregory i al., 2012), la qual cosa ha fomentat complementàriament la investigació sobre els comportaments prosocials.

Alguns termes freqüentment usats en el llenguatge quotidià, com ara *ajuda*, *cooperació*, *altruisme* o *empatia*, quedarien englobats, en realitat, en la denominació genèrica de conductes prosocials (Martí-Vilar i Lousado, 2010), expressió que fa referència a comportaments voluntaris destinats a beneficiar els altres, com ara ajudar, compartir, donar o cooperar. Aquestes accions poden considerar-se motivades per l'empatia i la preocupació pel benestar i els drets dels altres, però també poden interpretar-se com a mitjans per assolir beneficis com la utilitat immediata o la reciprocitat futura.

L'evidència suggereix que la prosocialitat és fonamental per al benestar dels grups socials. La Psicologia Evolucionista utilitza teories com la de la selecció de parentiu (Wilson, 2000) o la de l'aptitud inclusiva (Hamilton, 1964), com a explicacions de perquè les tendències al comportament prosocial es transmeten generacionalment, quan l'èxit evolutiu –capacitat de sobreviure i reproduir-se– dels individus es veu afavorit per la participació en accions d'aquest tipus.

D'altra banda, l'empatia, un concepte estretament relacionat amb la conducta prosocial, pot definir-se com «l'habilitat de compartir les experiències afectives dels altres» (Singer i Lamm, 2009), i es relaciona amb conceptes com compassió i contagi emocional –també mímica emocional–, que precedeix l'empatia, que pot desembocar, finalment, en una conducta prosocial. Eisenberg (2000) afirma que l'empatia implica adonar-se que l'estat emocional que algú experimenta no és el seu propi, sinó el d'una altra persona. Martí-Vilar i Lorente (2010) afirmen que l'empatia facilita la conducta prosocial alhora que inhibeix la conducta agressiva, i que algunes característiques internes del subjecte poden modular la tendència a involucrar-se prioritàriament en conductes prosocials –empatia, estabilitat emocional–, o bé en conductes agressives –inestabilitat, manca de recursos per a controlar la impulsivitat– (Tremblay i Ewart, 2005).

Podria entendre's, per tant, la conducta prosocial com qualsevol comportament que beneficia uns altres membres del grup, o que té conseqüències socials positives. Així, serien conductes prosocials l'ajuda, la cooperació o la solidaritat. És important la distinció que estableix que «tota conducta altruista és prosocial, encara que no tota conducta prosocial és altruista» (Martí-Vilar i Lousado, 2010).

Tot i que les conductes agressives i les d'afiliació exerceixen efectes oposats sobre les interaccions socials, els mecanismes neuroendocrins subjacents a ambdues no tenen efectes oposats sobre un sol substrat neutral, i –encara més– diverses àrees límbiques i hipotalàmiques participen en el control d'ambdós tipus de conducta (Goodson, 2005, citat per Nelson, 2011). L'interès per les ba-

ses neurobiològiques de les conductes prosocials ha crescut en els primers anys del segle XXI. Encara així, en comparació amb altres aspectes de la conducta prosocial, aquest continua estant entre els menys investigats.

Entre els mecanismes reguladors de les conductes prosocials cal destacar el funcionament endocrí. El sistema endocrí es descriu sovint com un mecanisme regulador de segona intenció, un terme que emfasitza el fet que les accions hormonals són més lentes i més duradores que les del sistema nerviós. És per això que la pregunta sobre les bases biològiques de les conductes socials condueix invariablement a investigar les hormones involucrades. Mentre que el paper d'hormones com els esteroides sexuals en els diferents aspectes de la conducta agressiva –persistència, dominància...– i antisocial, ha estat estudiat en profunditat des de fa dècades (Archer, 1991), l'interès per la influència hormonal en conductes prosocials és més recent. Tot i que la primera revisió sobre la relació entre hormones com l'oxitocina i la conducta d'afiliació data de 1992 (Insel, 1992), la majoria dels estudis d'aquestes característiques s'han publicat després de 2005.

Com afirma Steven Pinker (2011), la idea que l'agressió i les conductes antisocials s'han incrementat i/o intensificat en l'espècie humana durant els últims segles, és bàsicament incorrecta, i, en realitat, probablement ens trobem en el període més pacífic que ha conegut la nostra espècie. Aquesta afirmació permet emmarcar la conveniència d'estudiar en profunditat tots els aspectes de les conductes de caràcter prosocial. Sembla lògic assumir que l'objectiu de desenvolupar estratègies d'intervenció que permeten afavorir les relacions interpersonals i facilitar la conducta prosocial, es beneficiarà significativament d'un coneixement dels mecanismes neurobiològics que participen en la regulació tant de les conductes antisocials, com de les prosocials. Així, l'interès per aquesta temàtica no es redueix a la necessitat científica d'explicar el funcionament dels fenòmens des del nivell més bàsic possible –principi de reduccionisme– sinó que, com afirmen Singer i Lamm (2009), és important conèixer els elements que subjauen a l'empatia, per tal de facilitar la comunicació i les relacions interpersonals, i per a poder predir com sentiran i com actuaran les persones.

La present revisió se centrarà, per tant, en les bases hormonals de les conductes prosocials.

Hormones i conducta prosocial

Els mecanismes neurobiològics que regulen la conducta social han evolucionat a partir d'uns altres de més primitius, consagrats a conductes més primàries com la reproductora i la parental (Nelson, 2011). És, per tant, raonable centrar-se en les hormones que regulen aquestes conductes, si ens interessa

identificar quins mecanismes hormonals poden participar en el control de les conductes prosocials.

Els nonapèptids oxitocina i vasopressina, també coneguda com ADH –Hormona Anti Diürètica–, secretats per la neurohipòfisi, en resposta a estimulació neuronal des de l'hipotàlem, participen activament en la regulació de la reproducció, el part i la conducta maternal. Sovint, les accions són dutes a terme per una o l'altra hormona, en funció del sexe –mascle o femella–, cosa que aconsella tractar-les en un sol apartat.

Oxitocina i vasopressina

Els efectes més coneguts de l'oxitocina són els que exerceix sobre l'estimulació de les contraccions durant el part, i l'ejecció de llet (Nelson, 2011). L'evolució des de la regulació de conductes reproductores i parentals cap a la d'unes altres conductes d'altres conductes de relació –aparellament, empolainament...– no és un mecanisme evolutiu infreqüent (Nelson, 2011).

Algunes investigacions s'han centrat en la influència de l'oxitocina en les conductes afiliatives i alopARENTALS. Aquesta hormona modula els canvis conductuals de la mare durant el procés d'embaràs i part, i és especialment important l'efecte que exerceix sobre el desencadenament de conductes maternals com ara l'alimentació, la preparació del niu, o l'atracció olfactiva cap a les cries pròpies i el rebuig a les alienes (Ross i Young, 2009). Els antagonistes de l'oxitocina bloquegen l'aparició d'aquesta conducta, mentre que els agonistes de l'oxitocina no la inhibeixen una vegada ja s'ha establert. Resulta evident el rol de l'oxitocina en el vincle mare-cria, tant en rosegadors, com en ovelles o en humans, així com en la resposta de la cria a la mare (Ross i Young, 2009). També destaca la seua implicació en les conductes alopARENTALS, amb evidències en femelles joves de ratolí, i també en algunes adultes. En aquest cas, l'administració d'un antagonista de l'oxitocina també es mostrava capaç de blocar aquest tipus de conductes (Ross i al., 2009 p. 536, citat en Ross i Young, 2009), cosa que suggereix la necessitat d'aquesta hormona per al desencadenament i persistència de la conducta maternal.

Pel que fa a la conducta d'aferrament en adults, hi ha evidències de la implicació de l'oxitocina en l'establiment del vincle de parella, concretament en el desenvolupament de preferències de parella en femelles de ratolins de camp, mentre que en mascles la implicació és menys clara (Ross i Young, 2009). En mascles, l'oxitocina exògena pot facilitar la preferència en la selecció de parella, en interacció amb els receptors d'oxitocina i de vasopressina, però no hi ha evidència clara que l'oxitocina endògena hi pugui exercir algun efecte (Cho i al., 1999; Ross i Young, 2009).

En mones Rhesus –*Macaca mulatta*–, s’ha observat que les femelles dominants, que solen presentar amb més freqüència que les submises una conducta proceptiva (Shively, Manuck, Kaplan i Koritnik, 1990, p. 528, citat en Michopoulos, Cecchi, Sharpe i Wilson, 2011), tenen concentracions més elevades d’oxitocina sèrica immunoreactiva que les submises, encara que l’administració d’estradiol augmenta la totalitat d’oxitocina sèrica en totes les femelles, ja siguin dominants o submises (Michopoulos, Checchi, Sharpe i Wilson, 2011).

Pel que fa a éssers humans, nombrosos estudis s’han centrat en aquesta hormona neurohipofisària (Bartz, Zaki, Bolger i Ochsner, 2011; Campbell 2010; Jesso i al., 2011; Singer i al., 2008), per destacar el seu efecte sobre l’augment de les conductes prosocials. Així es constata en un estudi en pacients amb demència frontotemporal, que abordava el possible efecte de l’oxitocina com a tractament per a millorar els dèficits de conducta i cognició social (Jesso i al., 2011). L’administració d’oxitocina –generalment per via intranasal– causa un augment en les inclinacions prosocials, la qual cosa augmenta la conducta de confiança en situacions com la presa de decisions econòmiques (Kosfeld, Heinrichs, Zak, Fischbacher i Fehr, 2005). En pacients autistes, l’administració d’oxitocina sembla que millora la confiança i les interaccions socials de cooperació (Andari i al., 2010). També hi ha evidències que l’oxitocina pot augmentar la generositat (Zak, Stanton i Ahmadi, 2007).

S’han trobat diferències significatives en les puntuacions obtingudes en l’Inventari Neuropsiquiàtric al llarg del primer dia, en pacients amb autisme, que prèviament havien rebut oxitocina intranasal, i pacients que només rebien un placebo. Després de l’administració, el grup d’autistes millorava una mitjana del 13% enfront del 1% de millora del grup que rebia el placebo. A causa de la curta vida mitjana de l’oxitocina, aquests efectes no arriben a durar una setmana, tot i que sí que milloren significativament les conductes socials relacionades amb la demència frontotemporal (Jesso i al., 2011).

Hi ha un consens raonable sobre els efectes positius i beneficiosos de l’oxitocina en la conducta social humana. Un experiment amb 47 parelles heterosexuales, casades o cohabitant durant un any abans de l’estudi, mostra que l’administració intranasal d’oxitocina augmenta les conductes positives, verbals i no verbals, en les discussions de parella, sense diferències de gènere. A més, un indicador clàssic d’estrès, com la concentració de cortisol en saliva posterior al conflicte, era més baixa després de l’administració d’oxitocina (Ditzen i al., 2009), cosa que suggereix un possible rol addicional de l’oxitocina, com a facilitador de les conductes de reconciliació.

Convé puntualitzar, tanmateix, que una revisió dels efectes de l’oxitocina en diversos contextos i situacions socials (Bartz, Zaki, Bolger i Ochsner, 2011), proporciona resultats bastant contradictoris. Alguns estudis refereixen efectes significatius (Kosfeld i al., 2005), mentre que uns altres no (Bartz i al., 2010a,

304, citat en Bartz, Zaki, Bolger i Ochsner, 2011), i fins i tot alguns apunten a una disminució concomitant de les conductes cooperatives (Bartz i al., 2010b p. 305, citat en Bartz, Zaki, Bolger i Ochsner, 2011).

Així doncs, sembla probable que els efectes de l'oxitocina sobre la conducta prosocial siguem sensibles a la influència de diversos factors situacionals. No obstant això, sembla clar el potencial d'aquesta hormona per a millorar els dèficits de la cognició social, en algunes malalties en què aquesta funció es veu alterada (Bartz, Zaki, Bolger i Ochsner, 2011).

Mentre que alguns estudis amb tècniques de neuroimatge han destacat l'efecte de caràcter prosocial de l'oxitocina en el cervell humà (Meyer-Lindenberg, 2008), uns altres s'han centrat en la importància del gen receptor de l'oxitocina (OXTR) en la conducta prosocial (Kogan i al., 2011; Tost i al., 2010). Una variant genètica en l'al·lel comú del OXTR, concretament el rs53576, vinculat a funcions socials, sembla que té un cert valor predictiu de la personalitat, en humans sans, i promou dèficits en les conductes socials. Aquesta evidència destaca la relació d'aquest al·lel amb les conductes prosocials (Tost i al., 2010). D'acord amb alguns estudis (Kogan i al., 2011), la presència d'aquest al·lel podria predir les tendències prosocials.

També hi ha dades que donen suport al rol d'aquesta hormona en la millora de la cognició social. En humans l'administració intranasal d'oxitocina sembla millorar la confiança. Els subjectes tractats amb oxitocina arriben a confiar en uns altres, fins i tot quan han estat prèviament traïts (Baumgartner i al., 2008 p. 540, citat en Ross i Young, 2009). Així mateix, sembla que millora la capacitat d'interpretar els estímuls facials, a l'hora d'inferir els estats emocionals dels emissors (Savaskan i al., 2008 p. 540, citat en Ross i Young, 2009).

Quant a les relacions sexuals en humans, s'han trobat evidències de la implicació de l'oxitocina en la conducta sexual. La concentració plasmàtica augmenta durant l'excitació, l'ejaculació o l'orgasme (Carmichael i al., 1987 p. 541, citat en Ross i Young, 2009) i, per tant, afecta la formació del vincle de parella, ja que en alliberar oxitocina en la conducta sexual s'enforteix el vincle d'unió (Ross i Young, 2009). També en la conducta maternal, l'oxitocina afecta el sentiment d'aferrament, el contacte afectuós i altres comportaments maternals (Ross i Young, 2009).

Un experiment (Petrovic, Kalisch, Singer i Dolan, 2008) presentava a dos grups de persones, la imatge de quatre cares, abans i quaranta-cinc minuts després de l'administració d'una dosi de oxitocina intranasal, o d'un placebo. Els estímuls condicionats consistien la presentació de cares de quatre individus diferents: dos cares miraven directament el subjecte, i les altres dos li evitaven la mirada. Els resultats permetien concloure que es produeix una atenuació en les qualificacions afectives per a les cares relacionades amb la por, que és intervinguda per l'oxitocina. D'acord amb aquests resultats, l'oxitocina no exercia

efectes sobre l'estat d'ànim, però sí que influïa en les qualificacions negatives relacionades amb l'estímul social.

S'apunta a l'oxitocina com el principal regulador de les conductes prosocials, al costat del receptor AVPR1a de la ADH, i al ER α . Tot i que l'oxitocina ha suscitat més investigacions, i s'han obtingut evidències més que clares sobre el rol que juga en les conductes d'afiliació i en les emocions humanes (Cho i al., 1999; Ross i Young, 2009), els resultats dels estudis amb administració d'aquesta hormona són bastant contradictoris, i condueixen a la idea que l'acció de l'oxitocina sobre la conducta prosocial pot dependre fortament de factors situacionals (Bartz, Zaki, Bolger i Ochsner, 2011). Jesso i al. (2011) han proposat que podria utilitzar-se aquesta hormona, com a tractament dels símptomes socials associats a la demència frontotemporal, i estudis de neuroimatge, com el de Meyer-Lindenberg (2008) han mostrat que l'oxitocina promou la conducta prosocial.

Generalment, hom considera que tant l'oxitocina com els ER α són rellevants en relació a les conductes prosocials. En l'actualitat les recerques també se centren en aquestes influències, i s'orienten a trobar resultats més consistents sobre l'oxitocina, a fi de determinar en quines situacions exerceix un efecte significatiu i en quines no. Per tal de superar l'ambigüitat dels resultats obtinguts fins ara, convindria dur a terme investigacions que aborden el possible rol de l'oxitocina com a potencial tractament dels dèficits socials, en algunes síndromes o malalties com ara la demència frontotemporal (Jesso i al., 2011).

Hi ha evidència que els antagonistes de la ADH i de l'oxitocina poden inhibir la formació del vincle de parella i el contacte social (Cho, DeVries, Williams i Carter, 1999). S'ha afirmat que el receptor V1a de la vasopressina, en concret, era suficient per a explicar la formació de vincles socials, i s'ha trobat que l'administració d'ADH fa que els talpons de praderia expressen conductes prosocials com ara el contacte social o el desenvolupament de les preferències de parella (Cho i al., 1999).

En la mateixa línia, s'ha suggerit que els gens que codifiquen per a la formació dels receptors d'ADH—concretament, l'AVPR1a—, i també de l'oxitocina (l'OXTR) podrien predir la conducta prosocial. Tanmateix, els resultats obtinguts són ambigus: no es troben efectes significatius sobre la conducta social, encara que aquests receptors sí que semblen millorar les funcions de l'ADH i de l'oxitocina. Això podria indicar que, si bé és possible que formen part del sistema d'atencions a la prole, sembla que la presència dels receptors seria insuficient per a explicar aquesta conducta (Poulin, Holman i Buffone, 2012). D'altra banda, s'ha destacat el paper de l'AVPR1a com a mediador dels dèficits en habilitats socials, estimats mitjançant l'Escala d'Observació per al Diagnòstic de l'Autisme—*Autism Diagnostic Observation Schedule-Generic: ADOS-G*—, en persones amb autisme (Ebstein i al., 2009).

Aparentment, l'ADH ha d'actuar en combinació amb l'oxitocina per tal d'exercir influència sobre les conductes prosocials, ja siga per a fomentar-les o per a inhibir-les (Meyer-Lindenberg, 2008; Stein, 2009). Està relacionada amb la formació de vincles socials, de parella o d'afiliació (Cho i al., 1999; Cushing i al., 2008). L'ambigüitat d'aquests resultats fa pensar, d'acord amb Poulin, Holman i Buffone (2012), que l'acció de l'ADH és condició necessària però no suficient, per a desencadenar les conductes prosocials.

Esteroides sexuals

Entre els candidats obvis a jugar algun rol en la conducta prosocial estan les hormones sexuals. La coneguda implicació del principal androgen, la testosterona (T), en la conducta agressiva, indueix a hipotetitzar una relació, probablement en sentit invers, amb les conductes prosocials. Tant en animals com en humans les hormones esteroides T i cortisol (C) participen en la regulació de l'agressió social, i sembla que ho fan a través d'una acció conjunta. S'ha proposat la hipòtesi que el desequilibri entre els nivells de T i C –T elevada en relació al C– pot predir la conducta patològicament agressiva (Montoya, Terburg, Bos i van Honk, 2012). Com que els esteroides T i C ocupen el mateix tipus de receptors als teixits-diana, una *ratio* elevada indica que la T està ocupant-ne més que el C. D'altra banda, s'ha destacat el paper de la serotonina –5HT– com a modulador d'aquesta relació i diversos estudis han mostrat que els efectes dels andrògens sobre la conducta agressiva, poden ser inhibits per una elevada activitat serotoninèrgica, i facilitats quan aquesta és baixa (Potegal, 2012).

D'altra banda, per a poder entendre la relació entre hormones i conducta, és imprescindible categoritzar correctament la segona, i, sovint, establir distincions ben acurades. En referència a l'agressió, la T s'ha mostrat capaç d'afectar-la de maneres oposades, en funció de quin subtipus de conducta agressiva s'estiga observant. Així, per exemple, injeccions de T estimulen l'agressió entre mascles induïda per aïllament, i, per contra, inhibeixen l'agressió contra femelles lactants (Haugh & Brain i al., 1983). Aquests estudis destaquen la idea que els esteroides sexuals no són simples 'desencadenants' d'agressió, sinó que actuen afectant la manera com els individus perceben i responen als estímuls capaços de provocar conducta agressiva.

La conducta agressiva és clarament sexo-dimòrfica. En quasi totes les espècies, els mascles són generalment més agressius que les femelles; un fet que s'atribueix als efectes tant organitzadors com activadors de la T. En l'espècie humana, diversos estudis han mostrat que les dones tendeixen més a somriure que els homes, en una àmplia varietat de circumstàncies socials (Ellis, 2006). Una possible explicació teòrica d'aquesta diferència seria que la T condiciona fortament el funcionament del cervell, un òrgan especialment ric en receptors

androgènics lliures, tant en el període intrauterí com durant el desenvolupament i la vida adulta. El somriure masculí s'inhibiria, especialment durant el període vital més activament reproductiu, com a forma d'intensificar la intimidació de possibles competidors sexuals i mostrar dominància (Ellis, 2006).

En el conegut «joc de l'*ultimatum*» –*ultimatum game*–, dos participants han de decidir com es reparteixen una quantitat de diners que els ha estat concedida, i el subjecte que els ha rebut, pot decidir quina quantitat ofereix a l'altre. La condició és que, si arriben a un acord, es reparteixen els diners, i si no, tots dos els perden. Per al subjecte que rep l'oferta, qualsevol quantitat de diners és millor que no res, i per tant, en bona lògica, l'hauria d'acceptar. Tanmateix, l'experiència mostra que no és així: els participants poden preferir no rebre cap recompensa, i fer que l'altre tampoc no se'n beneficiï de cap manera, si consideren que l'oferta que han rebut és injusta o, fins i tot, humiliant.

En aquesta línia, s'ha observat que l'administració de T als participants en un estudi basat en aquest joc disminuïa la generositat amb què feien les seues ofertes als altres participants (Zak i al., 2009), cosa que s'ha interpretat com una influència negativa de l'androgen sobre l'expressió de conductes prosocials.

No obstant això, és ben sabut que les relacions entre hormones i conducta adquireixen un grau de complexitat creixent a mesura que s'avança en l'escala evolutiva (Nelson, 2011). Aquesta afirmació queda perfectament il·lustrada pels resultats d'un estudi basat en una mesura indirecta del grau d'exposició intrauterina a andrògens (Breedlow, 2010), com és la ràtio entre els dits índex (2D) i anular (4D). En general, el dit índex dels homes sol ser més curt, en relació amb l'anular, que el de les dones, i s'assumeix que aquesta ràtio més baixa és conseqüència de l'exposició *in utero* a concentracions de T més elevades (Manning, Kilduff, Cook, Crewther i Fink, 2014; Teatero i Netley, 2013).

En dos estudis, els participants s'exposaven a senyals ambientals que eren o bé neutres, o bé de caràcter agressiu, abans de prendre una decisió en el 'joc del dictador' –*dictator game*–, una variant del 'joc de l'*ultimatum*' (Kahneman i al., 1986; Zack i al., 2009). El joc del dictador és un joc d'economia experimental, que s'ha usat per a provar el model de conducta individual de l'*homo economicus* i per a provar la conducta «altruista» en el qual hi ha dos jugadors. Un dels jugadors –el dictador– divideix una quantitat de diners entre l'altre jugador –el receptor– i ell mateix –el dictador–. El receptor, que té un paper totalment passiu, rep directament la quantitat de diners que li dona el dictador. En situacions neutres, sense estímuls ambientals relacionats amb l'agressivitat, els subjectes amb una *ratio* 2D:4D més baixa, tendien a ser més prosocials que els seus homòlegs. En canvi, la presència de senyals de caràcter agressiu revertia aquesta relació, i eren els participants amb una *ratio* 2D:4D més alta, els que experimentaven un increment de la prosocialitat (Dewitte, 2009). Es pot enten-

dre, per tant, que les conductes prosocials, en contextos que no faciliten particularment la conducta agressiva, poden constituir mitjans per a incrementar la dominància individual –estatus social, prestigi–. Això és coherent amb la ben coneguda participació de la T en l'establiment i manteniment de les relacions jeràrquiques entre individus d'un mateix grup (Chichinadze i Chichinadze, 2008; Mazur, 2006; Giammanco, Tabacchi, Giammanco, Di Majo i La Guardia, 2005)

Els resultats d'un estudi basat en l'administració de T o placebo a un grup d'homes (Wibral i al., 2012) mostren que l'administració de T podria reduir la propensió a mentir en benefici propi. La tasca experimental consistia en llançar un dau i informar de la puntuació obtinguda –la recompensa estava en funció dels punts–, en unes condicions en què no es podia comprovar la veracitat d'allò que cada participant informava. Per tant, podien guanyar més diners, mentint sobre els punts que havien obtingut. Els resultats no permeten esclarir si la sinceritat facilitada per l'administració de T hauria de considerar-se clarament com una conducta prosocial, o com una conducta instrumental, per a mantenir o millorar l'estatus social.

La varietat d'estudis i resultats obtinguts suggereix que la influència de la T pot dependre del context. Wibral i al. (2012) afirmen que la T afecta la conducta de dominació, que, en humans, pot adoptar una forma agressiva o prosocial, depenent del context en què es manifeste (Boksem, Mehta, Van den Bergh, van Son V, Trautmann, Roelofs, Smidts, Sanfey, 2013; Reimers, Diekhof, 2015). Aquest estudi evidencia la influència d'aquesta hormona sobre la conducta prosocial, quan les accions no són observades per altres persones. Mentre que en el «joc de l' *ultimatum*» (Zack i al., 2009) disminueix la generositat dels participants, en la variant «joc del dictador», els individus amb una ràtio 2D:4D baixa mostren més conducta prosocial (Dewitte, 2009). En presència d'amenaça a l'estatus social d'un individu, la T incrementa les conductes antisocials, mentre que en absència d'aquesta amenaça, les conductes prosocials poden ser beneficioses per al manteniment d'un estatus social elevat (Boksem, M. A. S. i al., 2013).

Per a entendre el rol de la T en relació a la conducta prosocial cal tenir en compte que, tal com proposen Eisenegger, Haushofer i Fehr (2011), considerar aquest androgen com a un simple mediador de l'agressió és excessivament simplista. Sembla, en canvi, que la T exerceix efectes més complexos i subtils, que inclouen l'increment de la motivació i de la capacitat per a adquirir i defensar un estatus social. Per bé que els mecanismes concrets que subjauen a aquests efectes no són ben coneguts, sembla que podrien exercir-se a través de quatre vies complementàries: la vigilància de l'amenaça (Gillies i McArthur, 2010), el processament de la recompensa (Sanfey, 2007), la reducció de la por (Derntl i al., 2009; Manuck i al., 2010) i la resistència a l'estrès (Viau, 2002)

Receptors d'estrògens

Diversos estudis avalen la importància dels estrògens en l'expressió de la conducta prosocial en ratolins mascles. S'ha mostrat que els receptors α d'estrogen –ER α – juguen un rol significatiu en la masculinització de la conducta (Ogawa i al., 1998; Wersinger i al., 1997). Així, les conductes masculines típiques es caracteritzarien per nivells baixos de conducta prosocial i alts d'agressió (Cushing i al. 2004; 2006; 2008). Els autors hipotetitzaren que si l'estimulació dels ER α en la regió medial de l'amígdala –AMed– masculinitzava la conducta, per a potenciar la conducta prosocial caldria disminuir els ER α en la AMed. Els resultats obtinguts en aquests i altres estudis (Cushing i Kraemer 2005a; Cushing i al., 2008) avalen aquesta hipòtesi.

També s'ha reportat evidència empírica, en ratolins mascle, de la relació inversa entre conducta prosocial i densitat d'ER α (Cushing & Wynne-Edwards, 2006), és a dir: com més gran és l'expressió del receptor ER α , menys es manifesta la conducta prosocial. S'ha evidenciat que la castració neonatal de ratolins mascle elimina la conducta aloparental, açò és, la cria de cries per part d'individus que no són els seus progenitors (Lonstein, Rood i De Vries, 2002). També s'ha associat l'agressió en ratolins mascle amb variacions dels ER α (Trainor, Greiwe & Nelson, 2006), i s'ha afirmat que aquests receptors poden inhibir la conducta prosocial en mascles (Cushing, Perry, Musatov, Ogawa i Papademetriou, 2008).

Sembla que una densitat baixa d'ER α en el nucli del jaç de l'estria terminal podria exercir un efecte rellevant sobre la conducta prosocial, tal com s'ha evidenciat en mascles de ratolí de camp (Lei Cushing, Musatov, Ogawa i Kramer, 2010). En augmentar aquesta densitat es redueix significativament l'afiliació social heterosexual, sense que es detecte, en canvi, cap influència sobre la conducta aloparental. És possible que hi haja diferències en la influència dels ER α segons que es manipulen en AMed o en el nucli del jaç de l'estria terminal, que tot i que formen part de l'amígdala, semblen modular aspectes diferents de la conducta agressiva.

Malgrat que hi ha poques publicacions dedicades en exclusiva a la rellevància dels ER α en el control de les conductes prosocials, els resultats són més consistents, en comparació, per exemple, amb els resultats contradictoris dels estudis sobre la relació entre oxitocina i conductes prosocials. Els estudis sobre els ER α mostren clarament que la disminució en el nombre d'ER α està associada a un augment de conductes prosocials, i que incrementar la quantitat d'ER α s'associa amb una disminució de les conductes d'ajuda (Cushing i Kramer, 2005a; Cushing i al., 2008).

Els receptors β d'estrogen –Er β –, per la seua banda tenen un rol important en el control de l'agressió en primats. S'ha comprovat que mascles de micos

cinomolgus –*macaca fascicularis*– alimentats amb una dieta alta en fitoestrògens –que ocupen preferentment aquest tipus de receptors– durant 15 mesos, resulten més agressius que els que prenien aliments pobres en fitoestrògens (Simon i al., 2004). Òbviament, els primats es troben més a prop dels humans en l'escala evolutiva, i com s'ha afirmat repetidament, la seua conducta social és, en molts aspectes, similar a la humana (Sapolsky, 2005). Un aspecte important és que aquests efectes sobre la conducta agressiva poden ser deguts a un descens subseqüent de la funció serotoninèrgica al nucli dorsal del rafe; una àrea cerebral en què els únics receptors estrogènics detectats fins ara, en primats, són els ER β (Simon i Lu, 2005)

Serotonina (5-HT)

La indolamina 5-HT, un dels transmissors més antics del cervell humà, intervé en la regulació de múltiples processos i conductes. Per bé que, pràcticament, tots els neurotransmissors participen d'alguna manera en la regulació de la conducta agressiva, la 5-HT és clarament el regulador més important de l'agressió (Nelson i Chiavegatto, 2001), sobre la qual exerceix una acció inhibitoria la inhibició de les conductes agressives. D'entre els molts receptors identificats, els que han estat més estudiats en relació a la regulació de la conducta agressiva són els 5-HT_{1A} i el 5-HT_{1B}.

Bàsicament, podem dir que un baix funcionament serotoninèrgic o una escassa activació dels receptors s'associen amb elevats nivells d'agressió. Per contra, alts nivells d'activitat serotoninèrgica s'associen amb baixa agressió (Nelson i Chiavegatto, 2001).

La depleció de 5-HT estimula l'agressió tant ofensiva com defensiva, mentre que les respostes agressives a una gran varietat d'estímuls poden ser suprimides per tractaments que incrementen l'activitat de la 5-HT, tal com s'ha demostrat en animals i en humans (Simon i Lu, 2005).

Específicament en humans, el 5-HIAA –àcid 5-Hidroxiindolacètic–, principal metabòlit de la serotonina, mostra una baixa correlació amb l'agressivitat (Crockett, 2009), que indica que nivells elevats d'activitat serotoninèrgica estan relacionats amb disminucions de la conducta agressiva. En aquesta línia, la disminució de 5-HT està positivament relacionada amb l'aïllament social i l'agressió, mentre que l'augment ho està amb les conductes socials i d'afiliació (Crockett, 2009). Hi ha evidència que la 5-HT influeix en les conductes prosocials, que augmenten quan ho fa la 5-HT (Raleigh i al., 1980, p. 78, citat en Crockett, 2009). Addicionalment, els efectes de la droga coneguda com *èxtasi*, que provoca un gran alliberament de 5-HT, i potencia els sentiments d'estima i cohesió grupal, il·lustren el rol decisiu de la 5-HT en la conducta prosocial (Crockett, 2009).

També hi ha evidència de la influència de la serotonina en la conducta prosocial i en el judici moral, a través de la repulsió que causa el dany als altres. Els subjectes a qui s'administra *citalopram* –un inhibidor selectiu de la recaptació de serotonina, que incrementa els nivells circuladors d'aquesta indolamina–, són menys propensos a jutjar els danys personals com a permissibles, mentre que aquest tractament no afecta els judicis sobre danys impersonals (Crockett, Clark, Hauser i Robbins, 2010), cosa que suggereix un efecte específic de la 5-HT sobre la conducta prosocial.

S'ha demostrat que els agonistes de la 5-HT són més efectius per a reduir l'agressió quan són administrats junt amb andrògens, que quan el tractament es combina amb estrògens, cosa que suggereix que els efectes de la serotonina s'han d'estudiar en relació directa amb els de la testosterona.

És important precisar que, tot i que la serotonina no és de cap manera l'únic neurotransmissor responsable del control cerebral de la conducta agressiva, el seu rol és decisiu, i s'exerceix en combinació amb els andrògens. De fet, l'administració d'agonistes de la 5-HT s'ha mostrat més efectiva, per a reduir l'agressió, quan són administrats junt amb andrògens, que no quan s'acompanyen d'estrògens (Cologer-Clifford i al., 1999). Això suggereix que la serotonina és capaç de modular la capacitat de la testosterona per a mantenir l'agressió. Si bé no és possible considerar que la conducta prosocial es base exclusivament en el control i regulació –a la baixa– de l'agressió, no hi ha dubte que aquest és un aspecte central, i que els mecanismes cerebrals responsables del control de la conducta agressiva són rellevants, per a entendre i actuar sobre les conductes prosocials. Noves recerques hauran d'orientar-se a esclarir les influències de l'ADH o la 5-HT en les conductes prosocials, així com a establir la possibilitat d'avançar cap als possibles usos terapèutics d'aquestes substàncies.

Conclusions

La revisió de la literatura sintetitza l'estat actual sobre quins són les bases hormonals implicades en les conductes prosocials, amb l'objectiu d'entendre'n el funcionament, i de fomentar-les. Així, hem trobat que els principals agents endògens involucrats en la regulació de les conductes prosocials són l'oxitocina, la vasopressina, la testosterona, la serotonina i els receptors α d'estrògens.

El paper de la vasopressina i la serotonina, així com el dels receptors OXTR i APVR1a, és objecte prioritari d'estudi, i pot resultar clau per a la comprensió del mecanisme de regulació d'aquests comportaments.

El possible efecte beneficiós de l'oxitocina sembla dependre de factors situacionals, si bé l'ús com a tractament de la simptomatologia social associada a la demència frontotemporal, i en la promoció de la conducta prosocial, ha estat

validat en diversos estudis de neuroimatge. També la relació de la T amb la conducta prosocial sembla estar mediatitzada per factors contextuals.

La relació entre ER α i conducta prosocial és de caràcter negatiu: a menor densitat d'ER α , més tendència a conductes prosocials, i la vasopressina exerceix influència sobre les conductes prosocials, i ho fa exclusivament en interacció amb l'oxitocina.

Tal com calia esperar, en considerar la relació negativa entre serotonina i agressió, un augment en les concentracions de serotonina incrementa la probabilitat que l'individu participe en conductes prosocials, i la influència de la serotonina s'ha de considerar en relació amb l'activitat dels andrògens.

El coneixement de les bases hormonals de la conducta prosocial és imprescindible per avançar en la recerca de tractaments eficaços per a aquelles malalties en què la cognició social està alterada. A mesura que la influència de les hormones implicades siga més ben coneguda, s'incrementarà el potencial per assenyalar el camí cap a noves teràpies conductuals i/o farmacològiques, amb capacitat de modificar en la direcció desitjable alguns comportaments humans, especialment s'emmarquen en l'àrea de la conducta prosocial.

Referències

- Alexander, R. (1974). The Evolution of Social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325-383. doi: 10.1146/annurev.es.05.110174.001545.
- Andari, E.; Duhamel, J. R.; Zalla, T.; Herbrecht, E.; Leboyer, M. i Sirigu, A. (2010). Promoting social behavior with oxytocin in high-functioning autism spectrum disorders. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 107, 4389-4394. doi: 10.1073/pnas.0910249107.
- Archer, J. (1991). The influence of testosterone on human aggression. *British Journal of Psychology*, 82, 1-28. doi: 10.1111/j.2044-8295.1991.tb02379.x.
- Bartz, J. A.; Zaki, J.; Bolger, N. i Ochsner, K. N. (2011). Social effects of oxytocin in humans: context and person matter. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(7), 301-309. doi: 10.1016/j.tics.2011.05.002.
- Bartz, J. A.; Zaki, J.; Ochsner, K. N.; Bolger, N.; Kolevzon, A.; Ludwig, N. i Lydon, J. E. (2010a). Effects of oxytocin on recollections of maternal care and closeness. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 107, 21371-21375. doi: 10.1073/pnas.1012669107.
- Bartz, J.; Simeon, D.; Hamilton, H.; Kim, S.; Crystal, S.; Braun, A.; Vicens, V. i Hollander, E. (2010b). Oxytocin can hinder trust and cooperation in borderline personality disorder. *Social cognition and affective neuroscience*, 6, 556-563. doi: 10.1093/scan/nsq085.

- Baumgartner, T.; Heinrichs, M.; Vonlanthen, A.; Fischbacher, U. i Fehr, E. (2008). Oxytocin shapes the neural circuitry of trust and trust adaptation in humans. *Neuron*, 58, 639-650. doi: 10.1016/j.neuron.2008.04.009.
- Boksem, M. A. S.; Mehta, P. H.; Van den Bergh, B.; Van Son, Veerle.; Trautman, S. T.; Roefols, K.; Smidts, A. i Sanfey, A. G. (2013). Testosterone inhibits trust but promotes reciprocity. *Psychological Science*, 24(11), 2306-2314. doi: 10.1177/0956797613495063.
- Breedlove, S. M. (2010). Minireview: Organizational hypothesis: instances of the fingerpost. *Endocrinology*, 151(9), 4116-4122. doi: 10.1210/en.2010-0041.
- Campbell, A. (2010). Oxytocin and human social behavior. *Personality and Social Psychology Review*, 14(3), 281-295. doi: 10.1177/1088868310363594.
- Carmichael, M. S.; Humbert, R.; Dixen, J.; Palmisano, G.; Greenleaf, W. i Davidson, J. M. (1987). Plasma oxytocin increases in the human sexual response. *The Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*, 64, 27-31. doi: 10.1210/jcem-64-1-27.
- Chichinadze, K. i Chichinadze, N. (2008). Stress-induced increase of testosterone: contributions of social status and sympathetic reactivity. *Physiology & Behavior*, 94(4), 595-603. doi: 10.1016/j.physbeh.2008.03.020.
- Cho, M. M.; DeVries, A. C.; Williams, J. R. i Carter, C. S. (1999). The effects of oxytocin and vasopressin on partner preferences in male and female prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *Behavioural Neuroscience*, 113, 1071-1079. doi: 10.1037/0735-7044.113.5.1071.
- Cologer-Clifford, A.; Simon, N. G.; Richter, M. L.; Smoluk, S. A i Lu, S. (1999). Androgens and estrogens modulate 5-HT1A and 5-HT1B agonist effects on aggression. *Physiology & Behavior*, 65(4-5), 823-828. doi: 10.1016/S0031-9384(98)00240-6.
- Crockett, M. J. (2009). The neurochemistry of fairness. Clarifying the link between serotonin and prosocial behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1167, 76-86. doi: 10.1111/j.1749-6632.2009.04506.x.
- Crockett, M. J.; Clark, L.; Hauser, M. D. i Robbins, T. W. (2010). Serotonin selectively influences moral judgement and behavior through effects on harm aversion. *Psychological and Cognitive Sciences*, 107(40), 17433-17438. doi: 10.1073/pnas.1009396107.
- Cushing, B. S.; Perry, A.; Musatov, S.; Ogawa, S. i Papademetriou, E. (2008). Estrogen receptors in the medial amygdala inhibit the expression of male prosocial behavior. *The Journal of Neuroscience*, 28, 10399-10403. doi: 10.1523/JNEUROSCI.1928-08.2008.
- Cushing, B. S.; Razzoli, M.; Murphy, A. Z.; Epperson, P. M.; Le, W. W. i Hoffman, G. E. (2004). Intraspecific variation in estrogen receptor alpha and the expression of male sociosexual behavior in two populations of prairie voles.

- Brain Research*, 1016, 247-254. doi: 10.1016/j.brainres.2004.05.010.
- Cushing, B. S. i Kramer, K. M. (2005a). Microtines: a model system for studying the evolution and regulation of social monogamy. *Acta Theriologica Sinica*, 25, 182-199. doi:10.1644/06-MAMM-A-250R.1.
- Cushing, B. S. i Kramer, K. M. (2005b). Mechanisms underlying epigenetic effects of early social experience: the role of neuropeptides and steroids. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29, 1089-1115. doi: 10.1016/j.neubiorev.2005.04.001.
- Cushing, B. S. i Wynne-Edwards, K. E. (2006). Estrogen receptor- α distribution in male rodents is associated with social organization. *Journal of Comparative Neurology*, 494, 595-605. doi: 10.1002/cne.20826.
- Derntl, B.; Windischberger, C.; Robinson, S.; Kryspin-Exner, I.; Gur, R. C.; Moser, E. i Habel, U. (2009). Amygdala activity to fear and anger in healthy young males is associated with testosterone. *Psychoneuroendocrinology*, 34, 687-693. doi: 10.1016/j.psychneuen.2008.11.007.
- Ditzen, B.; Schaer, M.; Grabriel, B.; Bodenmann, G.; Ehlert, U. i Heinrichs, M. (2009). Intranasal oxytocin increases positive communication and reduces cortisol levels during couple conflict. *Biological Psychiatry*, 65, 728-731. doi: 10.1016/j.biopsych.2008.10.011.
- DeWitte, S. N. (2009). The effect of sex on risk of mortality during de Black Death in London, A. D. 1349-1350. *American Journal of Psysical Anthropology*, 139(2), 222-234. doi: 10.1002/ajpa.20974.
- Ebstein, R. P.; Israel, S.; Lerer, E.; Uzefovsky, F.; Shalev, I.; Gritsenko, I.; Riebold, M.; Salomon, S. i Yirmiya, N. (2009). Arginine-vasopressin and oxytocin modulate human social behavior. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1167, 87-102. doi: 10.1111/j.1749-6632.2009.04541.x.
- Einseberg, M. (2000). Emotion, regulation, and moral development. *Annual review of Psychology*, 51, 665-697. doi: 10.1146/annurev.psych.51.1.665.
- Eisenegger, C.; Haushofer, J. i Fehr, E. (2011). The role of testosterone in social interaction. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(6), 263-271. doi: 10.1016/j.tics.2011.0408.
- Ellis L. (2006). Gender differences in smiling: An evolutionary neuroandrogenic theory. *Physiology and Behavior*, 88(4-5), 303-308. doi:10.1016/j.physbeh.2006.03.034.
- Giammanco, M.; Tabacchi, G.; Giammanco, S.; Di Majo, D. i La Guardia, M. (2005). Testosterone and aggressiveness. *Medical Science Monitor*, 11(4), 136-145. PubMed PMID: 15795710.
- Giammanco, M.; Tabacchi, G.; Giammanco, S.; Di Majo, D. i La Guardia, M. (2005). Testosterone and aggressiveness. *Medical Science Monitor*, 11(4), 136-145. PubMed PMID: 15795710.

- Gillies, G. E. i McArthur, S. (2010). Estrogen actions in the brain and the basis for differential action in men and women: a case for sexspecific medicines. *Pharmacological Reviews*, 62(2), 155-198. doi: 10.1124/pr.109.002071.
- Goodson, J. L. (2005). The vertebrate Social Behavior Network: Evolutionary themes and variations. *Hormones and Behavior*, 48, 11-22. doi: 10.1016/j.yhbeh.2005.02.003.
- Gregory, S.; Ffytche, D.; Simmons, A.; Kumari, V.; Howard, M.; Hodgins, S. i Blackwood, N. (2012). The antisocial brain: Psychopathy Matters. A structural MRI investigation of antisocial male violent offenders. *Archives of General Psychiatry*, 69(9), 962-972. doi: 10.1001/archgenpsychiatry.2012.222.
- Hamilton, W. D. (1964). The Genetical Evolution of Social Behaviour I and II, *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-16, 17-52.
- Haug, M. i Brain, P. F. (1983).The effects of differential housing, castration and steroidal hormone replacement on attacks directed by resident mice towards lactating intruders. *Physiology & Behavior*, 30(4), 557-560.
- Insel, T. R. (1992). Oxytocin--a neuropeptide for affiliation: evidence from behavioral, receptor autoradiographic, and comparative studies. *Psychoneuroendocrinology*, 17(1), 3-35. doi: 10.1016/0306-4530(92)90073-G.
- Jesso, S.; Morlog, D.; Ross, S.; Pell, M. D.; Pasternak, S. H.; Mitchell, D. G. V.; Kertesz, A. i Finger, E. C. (2011). The effects of oxytocin on social cognition and behavior in frontotemporal dementia. *Brain. A Journal of Neurology*, 134, 2493-2501. doi: 10.1093/brain/awr171.
- Kahneman, D.; Knetsch, J. L. i Thaler, R. H. (1986). Fairness and the assumptions of economics. *The Journal of Business*, 59(4), 285-300. doi: 10.1086/296367.
- Kogan, A.; Saslow, L. R.; Impett, E. A.; Oveis, C.; Keltner, D. i Saturn, S. R. (2011). Thin-slicing study of the oxytocin receptor (OXTR) gene and the evaluation and expression of the prosocial disposition. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 108(48), 19189-19192. doi: 10.1073/pnas.1112658108.
- Kosfeld, M.; Heinrichs, M.; Zak, P. J.; Fischbacher, U. i Fehr, E. (2005). Oxytocin increases trust in humans. *Nature*, 435(2), 673-676. doi: 10.1038/nature03701.
- Lei, K.; Cushing, B. S.; Musatov, S.; Ogawa, S. i Kramer, K. M. (2010). Estrogen receptor- α in the bed nucleus of the stria terminalis regulates social affiliation in male prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *PLoS ONE*, 5(1), e8931. doi: 10.1371/journal.pone.0008931.
- Lonstein, J. S.; Rood, B. D. i De Vries, G. J. (2002). Parental responsiveness is feminized after neonatal castration in virgin prairie voles, but not masculinized by parental testosterone in virgin females. *Hormones and Behavior*, 41, 80-87. doi:10.1006/hbeh.2001.1740.

- Manning, J.; Kilduff, L.; Cook, C.; Crewther, B. i Fink, B. (2014). Digit Ratio (2D:4D): A Biomarker for Prenatal Sex Steroids and Adult Sex Steroids in Challenge Situations. *Frontiers in Endocrinology (Lausanne)*, 30, 5-9. doi: 10.3389/fendo.2014.00009.
- Manuck, S. B.; Marsland, A. L.; Flory, J. D.; Gorka, A.; Ferrell, R. E. i Hari-ri, A. R. (2010). Salivary testosterone and a trinucleotide (CAG) length polymorphism in the androgen receptor gene predict amygdala reactivity in men. *Psychoneuroendocrinology*, 35, 94-104. doi://dx.doi.org/1.psyneu-en.2009.04.013.
- Martí-Vilar, M. i Lorente, S. (2010). Factores determinantes de las conductas prosociales. En M. Martí-Vilar (eds.), *Razonamiento moral y prosocialidad. Fundamentos* (pp. 149-168). Madrid: CCS. doi: 10.13140/RG.2.1.5095.6002.
- Martí-Vilar, M. i Lousado, D. (2010). Relación entre la cognición y la conducta moral. En M. Martí-Vilar (eds.), *Razonamiento moral y prosocialidad. Fundamentos* (pp. 49-74). Madrid: CCS. doi: 10.13140/RG.2.1.35890408.
- Mazur, A. (2006). The role of testosterone in male dominance contests that turn violent. *Social Biology*, 53(1-2), 24-29. PubMed PMID: 21516948.
- Meyer-Lindenberg, A. (2008). Impact of prosocial neuropeptides on human brain function. *Progress in Brain Research*, 170, 463-470. doi: 10.1016/S0079-6123(08)00436-6.
- Michopoulos, V.; Checchi, M.; Sharpe, D. i Wilson, M. E. (2011). Estradiol effects on behavior and serum oxytocin are modified by social status and polymorphisms in the serotonin transporter gene in female rhesus mokeys. *Hormones and Behavior*, 59, 528-535. doi: 10.1016/j.yhbeh.2011.02.002.
- Minio-Paluello, I.; Baron-Cohen, S.; Avenanti, A.; Walsh, V. i Aglioti, S. M. (2009). Absence of embodied empathy during pain observation in Asperger syndrome. *Biological Psychiatry*, 65, 55-62. doi: 10.1016/j.biopsych.2008.08.006.
- Montoya, E. R.; Terburg, D.; Bos, P. A. i van Honk J. (2012). Testosterone, cortisol, and serotonin as key regulators of social aggression: A review and theoretical perspective. *Motivation and Emotion*, 36(1), 65-73. doi: 10.1007/s11031-011-9264-3.
- Nelson, R. J. (2011). *An introduction to Behavioral Endocrinology*. Massachusetts: Sinauer Associates.
- Nelson, R. J. i Chiavegatto, S. (2001). Molecular basis of aggression. *Trends in Neurosciences*, 24(12), 713-719.
- Ogawa, S.; Washburn, T. F.; Taylor, J.; Lubahn, D. B.; Korach, K. S. i Pfaff, D. W. (1998). Modifications of testosterone-dependent behaviors by estrogen receptor-alpha gene disruption in male mice. *Endocrinology*, 139, 5058-5069. doi: 10.1210/en.139.12.5058.

- Petrovic, P.; Kalisch, R.; Singer, T. i Dolan, R. J. (2008). Oxytocin attenuates affective evaluations of conditioned faces and amygdala activity. *The Journal of Neuroscience*, 28(26), 6607-6615. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4572-07.2008.
- Pinker, S. (2011). *The Better Angels of Our Nature: Why Violence Has Declined*. New York: Viking Books.
- Potegal, M. (2012). Temporal and frontal lobe initiation and regulation of the top-down escalation of anger and aggression. *Behavioral Brain Research*, 231(2), 386-95. doi: 10.1016/j.bbr.2011.10.049.
- Poulin, M. J.; Holman, E. A. i Buffone, A. (2012). The neurogenetics of nice: receptor genes for oxytocin and vasopressin interact with threat to predict prosocial behavior. *Psychological Science*, 23(5), 446-452. doi: 10.1177/0956797611428471.
- Raleigh, M. J.; Brammer, G. L.; Yuwiler, A.; Flannery, J. W.; McGuire, M. T. i Geller, E. (1980). Serotonergic influences on the social behavior of vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaeus*). *Experimental Neurology*, 68, 322-334. doi: 10.1016/0014-4886(80)90089-8.
- Reimers L, Diekhof, E. K. (2015). Testosterone is associated with cooperation during intergroup competition by enhancing parochial altruism. *Front Neurosci*. Jun 12;9:183. doi: 10.3389/fnins.2015.00183. eCollection 2015. PubMed PMID: 26124701; PubMed Central PMCID: PMC4464174.
- Boksem, M. A.; Mehta, P. H.; Van den Bergh, B.; van Son, V.; Trautmann S. T.; Roelofs, K.; Smidts, A. i Sanfey, A. G. (2013). Testosterone inhibits trust but promotes reciprocity. *Psychol Sci.*, 24(11), 2306-2314. doi: 10.1177/0956797613495063. Epub 2013 Sep. 26. PubMed PMID: 24071565.
- Ross, H. E.; Freeman, S. M.; Spiegel, L. I.; Ren, X.; Terwilliger, E. F. i Young, L. J. (2009). Variation in oxytocin receptor density in the nucleus accumbens has differential effects on affiliative behaviors in monogamous and polygamous voles. *Journal of Neuroscience*, 29, 1312-1318. doi: 10.1523/JNEUROSCI.5039-08.2009.
- Ross, H. E. i Young, L. J. (2009). Oxytocin and the neural mechanism regulating social cognition and affiliative behavior. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 30, 534-547. doi: 10.1016/j.yfrne.2009.05.004.
- Sanfey, A. G. (2007). Social decision-making: insights from game theory and neuroscience. *Science*, 318, 598-602. Doi: 10.1126/science.1142996.
- Sapolsky, R. M. (2005). The influence of social hierarchy on primate health. *Science*, 308(5722), 648-652. doi: 10.1126/Science.1106477.
- Savaskan, E.; Ehrhardt, R.; Schulz, A.; Walter, M. i Schachinger, H. (2008). Post-learning intranasal oxytocin modulates human memory for facial identity. *Psychoneuroendocrinology*, 33, 365-374. doi: 10.1016/j.psyneuen.2007.12.004.

- Shively, C. A.; Manuck, S. B.; Kaplan, J. R. i Koritnik, D. R. (1990). Oran contraceptive administration, interfemale relationships, and sexual behavior in *Macaca fascicularis*. *Archives of Sexual Behavior*, *19*, 101-117.
- Simon, N. G. i Lu, S. F. (2005). Androgens and Aggression. En R. J. Nelson (ed.), *Biology of Aggression*. New York: Oxford University Press.
- Simon, N. G.; Kaplan, J. R.; Hu, S.; Register, T. C. i Adams, M. R. (2004). Increased aggressive behavior and decreased affiliative behavior in adult male monkeys after long-term consumption of diets rich in soy protein and isoflavones. *Hormones and Behavior*, *45*(4), 278-84. doi: 10.1016/j.yhbeh.2003.12.005.
- Simon, N. G.; Kaplan, J. R.; Hu, S.; Register, T. C. i Adams, M. R. (2004). Increased aggressive behavior and decreased affiliative behavior in adult male monkeys after long-term consumption of diets rich in soy protein and isoflavones. *Hormones and Behavior*, *45*(4), 278-84. doi: 10.1016/j.yhbeh.2003.12.005.
- Singer, T. i Lamm, C. (2009). The social neuroscience of empathy. *The year in cognitive neuroscience 2009: Annals of the New York Academy of Sciences*, *1156*, 81-96. doi: 10.1111/j.1749-6632.2009.04418.x.
- Singer, T.; Snozzi, R.; Bird, G.; Petrovic, P.; Silani, G.; Heinrichs, M. i Dolan, R. J. (2008). Effects of oxytocin and prosocialbehaviour on brain responses to direct and vicariously experienced pain. *Emotion*, *8*, 781-791. doi: 10.1037/a0014195.
- Stein, D. J. (2009). Oxytocin and vasopressin: social neuropeptides. *CNS Spectr.*, *14*(11), 602-606. Review. PubMed PMID: 20173685.
- Teatero, M. L. i Netley, C. (2013). A critical review of the research on the extreme male brain theory and digit ratio (2D:4D). *Jornal of Autism and Developmental Disorders*, *43*(11), 2664-7266. doi: 10.1007/s10803-013-1819-6.
- Tost, H.; Kolachana, B.; Hamiki, S.; Lemaitre, H.; Verchinski, B. A.; Mattay, V. S.; Weinberger, D. R. i Meyer-Lindenberg, A. (2010). A common allele in the oxytocin receptor gene (OXTR) impacts prosocial temperament and human hypothalamic-limbic structure and function. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, *107*(31), 13936-13941. doi: 10.1073/pnas.1003296107.
- Trainor, B. C.; Greiwe, K. M. i Nelson, R. J. (2006). Individual differences in estrogen receptor a in select brain nuclei are associated with individual differences in aggression. *Hormones and Behavior*, *50*, 338-345. doi: 10.1016/j.yhbeh.2006.04.002
- Tremblay, P. F. i Ewart, L. A. (2005). The Buss and Perry Aggression Questionnaire and its relations to values, the Big Five, provoking hypothetical situations, alcohol consumption patterns, and alcohol expectancies.

Personality and Individual Differences, 38(2), 337-346 doi:10.1016/j.paid.2004.04.012.

- Viau, V. (2002). Functional cross-talk between the hypothalamic–pituitary–gonadal and –adrenal axes. *Journal of Neuroendocrinology*, 14, 506-513.
- Wersinger, S. R.; Sannen, K.; Villalba, C.; Lubahn, D. B.; Rissman, E. F. i De Vries, G. J. (1997). Masculine sexual behavior is disrupted in male and female mice lacking a functional estrogen receptor alpha gene. *Hormones and Behavior*, 32, 176-183. doi:10.1006/hbeh.1997.1419.
- Wibral, M.; Dohmen, T.; Klingmüller, D.; Weber, B. i Falk, A. (2012). Testosterone administration reduces lying in men. *PLoS One*, 7(10), e46774 doi:10.1371/journal.pone.0046774.
- Wilson, E. O. (2000). *Sociobiology: The New Synthesis 25th Ed.* Cambridge, Massachusetts USA: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Zak, P. J.; Stanton, A. A. i Ahmadi, S. (2007). Oxytocin increases generosity in humans. *PLoS ONE*, 2, e1128. doi: 10.1371/journal.pone.0001128.
- Zak, P. J.; Kurzban, R.; Ahmadi, S.; Swerdloff, R. S.; Park, J.; Efremidze, L.; Redwine, K.; Morgan, K. i Matzner W. (2009). Testosterone administration decreases generosity in the ultimatum game. *PLoS One*, 4(12), e8330. doi: 10.1371/journal.pone.0008330.