

Revisión

Lucía Ester Rizo Martínez.¹

¹Departamento de Promoción, Preservación y Desarrollo de la Salud, Centro Universitario del Sur, Universidad de Guadalajara.

Palabras clave

Jerarquías sociales, percepción, neurobiología, revisión.

Keywords

Social hierarchies, perception, neurobiology, review.

Neurobiología de la percepción de las jerarquías sociales: revisión actual de la literatura

Neurobiology of the perception of social hierarchies: current revision of the literature

Resumen

Las jerarquías sociales y su percepción son un mecanismo de organización social fundamental en muchas especies de animales, entre las que se incluye el humano, lo cual tiene un profundo impacto en aspectos como la supervivencia, la conducta social y reproductiva y la salud. La dominancia social implica, entre otras cosas, el control de algunos individuos sobre los otros miembros del grupo, así como un mayor acceso a los recursos. Al considerar que, desde el punto de vista evolutivo, el desarrollo social y los procesos cognitivos y emocionales relacionados a esta función están estrechamente vinculados con el desarrollo del cerebro, el objetivo de la presente revisión es describir los mecanismos neurobiológicos implicados en la percepción de la jerarquización social, al enfatizar los principales hallazgos experimentales reportados.

Abstract

Social hierarchies and their perception are a mechanism of fundamental social organization in many animal species, including human, which has a profound impact on aspects such as survival, social and reproductive behavior and health. Social dominance implies, among other things, the control of some individuals over the other members of the group, as well as greater access to resources. Considering that, from the evolutionary point of view, the social development and the cognitive and emotional processes related to this function are closely related to the development of the brain, the objective of the present review is to describe the neurobiological mechanisms involved in the perception of the hierarchy social, emphasizing the main experimental findings reported.

Introducción

La jerarquía social y su percepción subyace a las relaciones sociales entre grupos y es una parte importante de su estructura.¹ Esto ha sido observado en diferentes especies de animales tanto en organismos simples como complejos.² La percepción del rango de dominio social es fundamental para el bienestar del individuo, incluso para su supervivencia. El término dominancia social se define como un rasgo de personalidad que implica un motivo para controlar a otros, los mecanismos neuronales de la autopercepción de dominación social de uno mismo como control de otros y/o un resultado conductual resultante de estos motivos o percepciones.³

En términos funcionales, el dominio significa que ciertos individuos tienen prioridad de acceso a los recursos en situaciones competitivas.⁴

En los sistemas socioeconómicos y sociopolíticos humanos, las instancias de jerarquías de dominación se establecen como monopolios, monarquías, estratificación social, sistemas de castas y clases, sexismo y racismo, incluso en las relaciones humanas cotidianas, entre padres e hijos, esposa y esposo, colegas, hermanos y amigos, creando conflictos de desarmonía.⁵

La determinación de las jerarquías depende de diversos factores, desde aspectos biológicos, hasta la percepción de las señales de los miembros del grupo. De esta manera, el llegar a la cima de la jerarquía social depende de la fortaleza del carácter o los rasgos de personalidad (incluido el coraje, la perseverancia y el impulso motivacional), así como

una historia previa de victoria. Las jerarquías de dominio producen marcadas desigualdades en el acceso a los recursos lo cual puede influir tanto en la calidad de vida como en la salud.⁶

El presente estudio tiene como objetivo describir los mecanismos neurobiológicos involucrados en la percepción de las jerarquías sociales a través del análisis de los estudios existentes enfocados en este tópico.

La relación entre el cerebro y la conducta social

La dominancia social ha sido estudiada desde diferentes tópicos, entre los que destacan recientes estudios que se han enfocado en el papel del cerebro, destaca la estrecha dependencia entre la naturaleza y el tipo de las relaciones sociales y las características anatómicas y funcionales de distintas áreas cerebrales e incluso, un mecanismo neural innato subyacente.^{5,7}

Evidencias recientes muestran que las diferencias en la estructura cerebral se correlacionan con la variación en el tamaño de redes sociales de los individuos.⁸ Desde la perspectiva darwiniana, la evolución de la inteligencia está vinculada con la vida en grupos sociales. La hipótesis del cerebro social señala que el desarrollo de la experticia social fue la clave para la evolución del cerebro de los primates, como una función del afrontamiento de las complejidades de tal vida social.⁹ En este sentido, Darwin consideró que la estrecha relación existente en el ser humano entre el tamaño del cerebro y el desarrollo de las facultades intelectuales se apoya en la comparación de los cráneos de las razas salvajes y las razas civilizadas, de los pueblos

Correspondencia:

Dra. Lucía Ester Rizo Martínez.

Departamento de Promoción, Preservación y Desarrollo de la Salud, Maestría y Doctorado en Psicología con Orientación en Calidad de Vida y Salud, Centro Universitario del Sur, Universidad de Guadalajara, Av. Enrique Arreola Silva No. 883, Col. Centro, C.P. 49000, Ciudad Guzmán, Jalisco, México.

Tel: +52 (341) 575 2222, Ext. 46168.

E-mail: lucyrizomar@hotmail.com, lucia.rizo@cusur.udg.mx

antiguos y modernos, y por la analogía de toda la serie de vertebrados.¹⁰ Con respecto al desarrollo ontogenético, se sabe que, desde los primeros días de vida, el ser humano posee una mente física, una mente social y una mente lingüística, que le capacita para responder eficaz y adaptativamente a las exigencias en los respectivos dominios.¹¹ Asimismo, se ha observado que la percepción de la dominancia jerárquica ya está presente en niños de tan sólo 2 años de edad.¹² Actualmente, se sabe que el desarrollo del cerebro, la actividad cerebral y el comportamiento dependen de las influencias heredadas y ambientales, y existe una creciente apreciación de que la información social a su vez puede afectar la expresión y el comportamiento de los genes cerebrales.¹³

Genes, hormonas y neurotransmisores involucrados en la dominancia social

En humanos y otros primates, los entornos sociales adversos a menudo se traducen en costos fisiológicos duraderos. Los lazos fuertes entre el estatus social y el riesgo de enfermedad en humanos sugieren que tales efectos pueden ser particularmente acentuados en el sistema inmune de los primates. Los mecanismos biológicos asociados con estos efectos son fundamentales para comprender los impactos evolutivos del comportamiento social como en el contexto de la salud humana. Actualmente, existen pocos estudios dirigidos a estudiar cómo el estado social afecta la regulación genética y los aspectos inmunológicos y fisiológicos, especialmente a nivel molecular. Sin embargo, se ha reportado información valiosa al respecto. Por ejemplo, se sabe que en entornos en los que las jerarquías se aplican estrictamente o los subordinados tienen poco apoyo social, el bajo rango de dominancia puede llevar al estrés crónico, al compromiso inmune y a la disregulación reproductiva, observándose cambios en la regulación de glucocorticoides, en las hormonas esteroides sexuales, en la señalización serotoninérgica y dopamérgica y en la cantidad y proliferación de linfocitos.¹⁴

Genes. Diversas investigaciones dirigidas a estudiar los mecanismos genómicos y químicos

subyacentes a la conducta social, han encontrado que, aunque los desafíos y retos sociales que enfrentan los animales son equivalentes en todas las especies, las respuestas son específicas y que dichos comportamientos son regulados por módulos genéticos y códigos neuroquímicos. Las interacciones gen-ambiente y las jerarquías sociales identificadas en humanos y primates no humanos influyen en variantes alélicas que actúan mediante la alteración de los niveles de expresión y regulación genética.¹⁵ Por ejemplo, uno de los genes considerados importantes en los aspectos molecular y celular en la conducta social es el *egr1*, y los diferentes estudios enfocados en este gen sugieren que la experiencia social podría desencadenar cambios en redes genéticas más grandes involucrando muchas regiones cerebrales en el cerebro. Asimismo, las señales sociales pueden desencadenar modificaciones epigenéticas duraderas del genoma traducidos en cambios hereditarios en la expresión de genes específicos que no se deben a cambios en la secuencia de ADN. Se ha encontrado que, por ejemplo, en la conducta materna, la metilación de la región promotora del gen receptor de glucocorticoides de la hormona del estrés permite que el NGFI-A, el producto proteico del gen *egr1*, regule la expresión de glucocorticoides, especialmente en el hipocampo.¹⁵

Glucocorticoides. Investigaciones realizadas en cautiverio han reportado que la pérdida de peleas puede aumentar la secreción de glucocorticoides (GC) como una respuesta general al estrés. Asimismo, se ha argumentado que el estrés crónico podría ser la causa de la supresión reproductiva de subordinados sociales. Sin embargo, estudios recientes también han sugerido que los individuos dominantes tienen niveles de GC más elevados, lo cual pudiera sugerir que no sólo individuos dominados, sino también dominantes que presentan altos niveles de GC están en riesgo de una merma en su función reproductiva.¹⁷

Esteroides sexuales y neuropéptidos. Tanto los esteroides sexuales como las hormonas neuropépticas han sido implícitamente moduladas en todas las facetas de la conducta social, incluidas la agresión, el comportamiento sexual, el cuidado de los padres,

y la sociabilidad. Por un lado, los esteroides sexuales pueden afectar los circuitos neuronales y el comportamiento a través de mecanismos genómicos que implican cambios en la expresión genética, así como a través de efectos rápidos mediados por cascadas de transducción de señales; por otro lado, los neuropéptidos, ejercen sus acciones exclusivamente a través de péptidos por medio de cascadas de transducción de señales. Se ha observado que los péptidos hipotalámicos oxitocina y vasopresina median comportamientos afiliativos y sexuales en varias especies de mamíferos. La serotonina es otro neurotransmisor relacionado con el comportamiento social, especialmente el estatus social y el dominio en primates; incluso, los inhibidores selectivos de la recaptación de la serotonina influyen en el comportamiento social en humanos. La serotonina también se ha relacionado con la modulación del comportamiento social agresivo. Los opiáceos endógenos, por su parte, modulan los circuitos implicados en la vinculación social, la ansiedad de separación y el juego.¹⁸

Dopamina. Se ha evidenciado que, el estrés crónico experimentado por los monos subordinados causa una regulación a la baja de la expresión de los receptores de dopamina D2.¹⁹ Asimismo, con el objetivo de estipular aspectos predeterminantes o provocados de los niveles de los receptores de dopamina D2 en monos, se encontró que, la formación de una jerarquía social produjo un gradiente de los receptores de dopamina D2.²⁰ De la misma forma, en otro estudio realizado con humanos se reportó que existe tanto la posibilidad de que los sistemas de serotonina y dopamina se modulen por la posición jerárquica de un individuo, así como de que el nivel de serotonina en sangre afecte también el estado social del individuo.²¹

Linfocitos. La activación crónica de la respuesta al estrés por estresores psicosociales crónicos (como la proximidad constante a un miembro provocador de ansiedad de la propia especie) puede aumentar el riesgo de numerosas enfermedades o exacerbar enfermedades preexistentes como hipertensión, aterosclerosis, diabetes resistente a la insulina, inmunosupresión, alteraciones reproductivas y trastornos afectivos. De manera

particular, se ha observado cómo el estrés provocado por la dominancia social produce una profunda supresión en la actividad y proliferación de linfocitos.²² Asimismo, se ha reportado que el estrés social desensibiliza los linfocitos a la regulación por glucocorticoides endógenos, lo cual, sin duda, tiene un impacto de detrimento en la salud física de quienes lo padecen.²³

Áreas cerebrales implicadas en la dominancia social

Se han identificado algunas regiones cerebrales involucradas en la percepción y el aprendizaje de la dominancia social, las cuales incluyen: la amígdala, el hipocampo, el cuerpo estriado, el surco intraparietal (IPS), la corteza prefrontal ventromedial (VMPFC) y la corteza prefrontal lateral (LPFC), las cuales se pueden clasificar en dos grupos:²⁴

a) Un grupo que codifica solo la clasificación social e incluye:

Corteza prefrontal lateral. Esta parte de la corteza parece estar implicada en la percepción de la dominancia “social”; por ejemplo, se ha observado una mayor activación de la corteza prefrontal dorsolateral (áreas 9 y 46 de Brodmann) cuando los participantes perciben gestos o caras o imágenes de personas con un alto rango o jerarquía social comparado con aquellos de bajo rango social.^{25,26}

Asimismo, la corteza lateral ventral (principalmente el área 47 de Brodmann) ha exhibido una mayor activación ante jerarquías sociales específicamente humanas.²⁷ La especificidad de esta región cerebral es desconocida, pero se hipotetiza que podría tener una relación con el sistema atencional en base a evidencias de estudios anteriores. La gran activación observada en la corteza lateral ventral durante la interacción social con personas socialmente dominantes es muy probable que refleje una gran intensidad de la atención.^{28,29}

La corteza prefrontal lateral desempeña también un papel importante en el cumplimiento de normas sociales.³⁰

Con respecto a las diferencias funcionales de la corteza prefrontal lateral y la corteza prefrontal lateral ventral, se ha sugerido la probabilidad de que éstas participen en diferentes demandas cognitivas,³¹ sin embargo, ésta postura sigue siendo confusa actualmente.

Amígdala. Se ha reportado el papel de la amígdala en diferentes medidas dirigidas al estudio de la dominancia social, tales como a) la detección de la distancia interpersonal,³² b) la naturaleza de una jerarquía (estable o inestable) o el contexto de una clasificación (social o no social),²⁵ c) durante la inferencia de la clasificación social.^{33 y 34}

Hipocampo anterior. La parte anterior del hipocampo (el cual tiene conexiones con la amígdala) está relacionada con el nivel de confianza individual respecto a la inferencia de clasificaciones sociales.³³

b) Un grupo relacionado con la dominancia social y que codifica jerarquías sociales y no sociales y está formado por:

Corteza prefrontal ventromedial. Algunos estudios han evidenciado que esta parte de la corteza cerebral parece tener un papel específico para la percepción de claves de dominancia.^{26, 35} En un estudio se evidenció cómo los pacientes con lesiones en la corteza ventromedial son insensibles a claves perceptuales específicas del valor jerárquico social tales como edad y género.³⁵ Asimismo, se ha encontrado una correlación entre la actividad de la corteza ventromedial y las jerarquías sociales y no sociales.³³

Surco intraparietal. Se ha observado la participación del surco intraparietal en la orientación atencional relacionada a la percepción de dominio. Asimismo, se ha observado la participación de ésta área cerebral en el procesamiento de información relacionada con el “rango” independientemente de su contenido (social o no social), así como con la “magnitud”.^{25,36,37}

Cuerpo estriado. Zink *et al*²⁵ encontraron que, ver el rostro de un oponente de mayor rango provoca un mayor grado de actividad en el cuerpo estriado

ventral que al ver el rostro de un oponente de menor rango. Asimismo, también reportaron una mayor activación del estriado cuando se les informó a los participantes acerca su victoria o pérdida y cuando ellos derrotaron a un jugador humano superior. Sin embargo, esta activación no ocurrió cuando los participantes derrotaron a un jugador de computadora superior (contexto no social). A partir de otro estudio, se llegó a la conclusión de que la actividad estriatal puede codificar una clasificación social basada en una sensibilidad sesgada relacionada con el estado jerárquico del participante.³⁸

Hipocampo posterior. Se ha relacionado con las clasificaciones sociales y no sociales.³³

Circuitos cerebrales implicados en la dominancia social

Actualmente se considera que el mecanismo de circuito neural subyacente a la dominancia social es prácticamente desconocido.⁷ A continuación, se exponen los principales sistemas y circuitos en los vertebrados propuestos por algunos autores.

a) El sistema de recompensa mesolímbico, cuya principal característica radica en sus proyecciones dopaminérgicas masivas desde el área tegmental ventral hasta el núcleo accumbens, e incluye áreas cerebrales como el septum lateral, el núcleo pálido ventral, el cuerpo estriado, la amígdala basolateral, el núcleo de la estría terminalis y el hipocampo;¹⁵ muchos estudios indican que, a través del sistema de recompensa mesolímbico, el individuo evalúa la relevancia de los estímulos con el fin de generar una respuesta adaptativa.^{39,40} Asimismo, este sistema también media la capacidad de un individuo para adaptarse al estrés social crónico.⁴¹

b) La denominada “red de conducta social”,⁴² la cual incluye el septum lateral, la amígdala medial extendida (es decir, amígdala medial y la cama del núcleo de la estría terminal), el área preóptica, el hipotálamo anterior, el hipotálamo ventromedial, y la sustancia gris periacueductal. Todas estas áreas están conectadas recíprocamente y expresan receptores de esteroides sexuales. Las investigaciones realizadas hasta el

día de hoy con respecto a las funciones de esta red han evidenciado su papel en la mediación de la sociabilidad entre especies, así como en la conducta paterna y materna.^{43,44}

c) Circuito controlado por la corteza prefrontal. Algunos estudios en los cuales se utilizó la técnica de imagenología cerebral en humanos han reportado la participación de la corteza prefrontal dorsolateral y medial en las conductas de dominancia social.^{25,37} La participación de dicha área subyace a las funciones cognitivas que implican el reconocimiento de la condición social, el aprendizaje de las normas sociales y la detección de la violación de las normas sociales implicadas en esta función.⁵ Asimismo, con el objetivo de saber dónde y cómo está codificada la información de jerarquía social en el cerebro, se realizó un estudio⁷ a través de un paradigma de dominancia social en ratones y encontraron que existe un circuito controlado por la corteza prefrontal medial, en particular el área dorsal, para la jerarquía de dominancia. A través de las proyecciones de la corteza prefrontal medial a regiones como el rafe dorsal, el área tegmental ventral, el hipotálamo y la amígdala, ésta ejerce controles descendentes sobre la liberación de serotonina y dopamina, la función endocrina y la respuesta al miedo, lo cual podría contribuir a las características clave de los comportamientos de dominación, incluida la agresividad, la capacidad de respuesta al estrés y el miedo. De manera particular, estos investigadores encontraron que los ratones dominantes tienen una mayor fuerza sináptica excitatoria en las neuronas piramidales de la capa V que sus subordinados, así como un número significativamente mayor de neuronas c-Fos positivas en la región prelímbica de la corteza prefrontal medial.

Marcadores neuroanatómicos de la jerarquía social: estudios con imagenología cerebral y electroencefalograma

Se ha reportado que, en algunas especies, entre las que se incluye el humano, se utilizan señales faciales para expresar el dominio social y la sumisión, las cuales suelen ser de dos tipos: expresiones emocionales relacionadas con la agresión y

posturas faciales que varían en la mirada y en la orientación vertical de la cabeza. La percepción de dominio se relaciona con expresiones faciales de ira, una señal de amenaza o posible agresión, así como una mirada directa y una inclinación hacia arriba de la cabeza, mientras que las expresiones temerosas y las posturas faciales con la mirada fija y una orientación hacia abajo de la cabeza expresan sumisión.^{45,46,47} Por otro lado, también ha sido sugerido que, en las jerarquías sociales estables, las posturas faciales que utilizan los individuos son más neutrales, independientemente de la dominancia o la sumisión.⁴⁸

Al considerar la importancia evolutiva de la dominancia social, es interesante conocer los mecanismos cerebrales subyacentes al reconocimiento de esta función en humanos; sin embargo, hasta el día de hoy, son escasos los estudios realizados al respecto; por ejemplo, se realizó un estudio en el que, a través de las técnicas potenciales relacionados a eventos y resonancia magnética funcional, se examinaron los mecanismos neuronales subyacentes a la percepción de la dominancia social a partir de señales faciales.³⁷ Encontraron que la percepción de dominio de las expresiones emocionales relacionadas con la agresión ocurre temprano en el procesamiento neuronal, mientras que la percepción del dominio social de las posturas faciales surge más tarde. Los resultados de imágenes cerebrales muestran que la actividad en la circunvolución fusiforme, circunvolución temporal superior y circunvolución lingual, se asocia con la percepción de dominio social de las posturas faciales y la magnitud de la respuesta neural en estas regiones diferencia entre la dominancia percibida y la sumisión percibida. Asimismo, en otro estudio realizado con el objetivo de determinar las bases neuroanatómicas en la inferencia de la identidad jerárquica,⁴⁹ se utilizó las técnicas de potenciales relacionados a eventos y resonancia magnética estructural durante la aplicación de un juego computarizado en el que los participantes discriminaban visualmente a jugadores simulados. Uno de dichos jugadores se desempeñó de manera exitosa y, a través de diferentes manipulaciones, con frecuencia confirmaba un estatus de alto rango; otro jugador simulado presentó un desempeño no

exitoso, al exhibir un menor rango. Los participantes mostraron una mayor amplitud en el componente N170 relacionado con la percepción de la imagen de un jugador superior en comparación con un jugador inferior, lo cual se correlacionó con la morfología cerebral de la corteza cingulada posterior, la circunvolución temporal superior, la ínsula, la circunvolución fusiforme y el núcleo caudado.

Por otro lado, con respecto a la técnica electroencefalográfica, la percepción e interpretación

de las jerarquías sociales se ha relacionado frecuentemente con la modulación en la banda alfa,⁵⁰ ya sea con el decremento e incremento de esta banda en la corteza prefrontal derecha e izquierda,⁵¹ con una gran reducción de ésta ante la percepción de rostros que representan un alto rango social,⁵² o con una asimetría correlacionada con la dominancia auto informada.⁵³

Conclusiones

Aun cuando en la actualidad son escasos los estudios enfocados en determinar los mecanismos neurobiológicos involucrados en la jerarquización social y su percepción, es evidente la relevancia evolutiva de esta función en las relaciones sociales de los individuos sugiriéndose incluso un mecanismo neural innato subyacente. Los genes, hormonas y neurotransmisores que modulan la percepción de dominancia social han sido determinados de alguna manera, sin embargo, todavía son necesarios más estudios que exploren éstas tópicos. Asimismo, es preciso ampliar las investigaciones enfocadas a determinar las áreas cerebrales subyacentes a la jerarquización social, las cuales, de acuerdo a lo reportado hasta ahora, incluyen a la corteza prefrontal, parietal, temporal, al cuerpo estriado, al hipocampo, la amígdala, así como el circuito de recompensa, el denominado red de conducta social y otro circuito controlado por la corteza prefrontal. Sin duda, la realización de investigaciones en las que se utilicen técnicas como la imagenología cerebral, el electroencefalograma, etcétera, permitirá conocer más acerca de los mecanismos cerebrales relacionados con esta importante función social.

Agradecimientos

Manuscrito realizado durante el apoyo de CONACYT a través del programa Retenciones.

Conflicto de intereses

No existen conflictos de interés por parte de la autora de este manuscrito científico.

Fuentes de financiamiento

Este manuscrito científico se realizó por la autora en el transcurso del año durante el cual fue beneficiaria del programa Retenciones de CONACYT.

Referencias

1. Sidanius J, Pratto F. *Social Dominance: An intergroup theory of social hierarchy and oppression*. New York: Cambridge University Press, 1999.
2. Wilson EO. *Sociobiology*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1975.
3. Hall JA, Coats EJ, LeBeau LS. *Nonverbal behavior and the vertical dimension of social relations: a meta-analysis*. Psychological bulletin. 2005; 131: 898.
4. Clutton-Brock TH, Harvey PH. *Evolutionary Rules and Primate Societies*. In Bateson P. P. G. and Hinde R. A. (Eds.). *Growing Points in Ethology*. Cambridge University Press, Cambridge, 1976.
5. Cummins DD. *How the social environment shaped the evolution of mind*. Synthese. 2000; 122.
6. Sapolsky RM. *The influence of social hierarchy on primate health*. Science. 2005; 308: 648-652.
7. Wang F, Zhu J, Zhu H, Zhang Q, Lin Z, Hu H. *Bidirectional control of social hierarchy by synaptic efficacy in medial prefrontal cortex*. Science. 2011; 334: 693-697.
8. Bickart KC, Wright CI, Dautoff RJ, Dickerson BC, Barrett LF. *Amygdala volume and social network size in humans*. Nature neuroscience. 2011, 14: 163-164.
9. Allman M. *Evolving brains*. Nueva York: Scientific American Library, 2000.
10. Darwin, C. (1871). *The descent of man. The Great Books of the Western World*. 1871; 49: 320.
11. García EG. *Desarrollo de la mente: Filogénesis, sociogénesis y ontogénesis*. Salamanca: San Esteban. 2010.
12. Frankel DG, Arbel T. *Group formation by two-year olds*. International Journal of Behavioral Development. 1980; 3: 287-298.
13. Robinson GE, Fernald RD, Clayton DF. *Genes and social behavior*. Science. 2008; 322: 896-900.
14. Tung J, et al. *Social environment is associated with gene regulatory variation in the rhesus macaque immune system*. Proceedings of the National Academy of Sciences 2012; 109: 6490-6495.
15. O'Connell LA, Hofmann HA. *Genes, hormones, and circuits: an integrative approach to study the evolution of social behavior*. Frontiers in neuroendocrinology. 2011; 32: 320-335.
16. Robinson GE, Fernald RD, Clayton DF. *Genes and social behavior*, Science. 2008; 322: 896-900.
17. Creel S. *Social dominance and stress hormones*. Trends in ecology & evolution 2001; 16: 491-497.
18. Adolphs R. *The neurobiology of social cognition*. Current opinion in neurobiology. 2001; 11: 231-239.
19. Grant KA, Shively CA, Nader MA, Ehrenkaufer RL, Line SW, Morton TE, Gage HD, Mach RH. *The effect of social status on striatal dopamine D2 receptor binding characteristics in cynomolgus monkeys assessed with positron emission tomography*. Synapse. 1998; 29: 80-83.
20. Morgan D, Grant KA, Gage HD, Mach RH, Kaplan JR, Prioleau O, Nader SH, Buchheimer N, Ehrenkaufer RL, Nader MA. *Social dominance in monkeys: dopamine D2 receptors and cocaine self-administration*. Nat Neurosci. 2002; 5: 169-174.
21. Martinez D, et al. *D2/3 receptor availability in the striatum and social status in human volunteers*. Journal of Nuclear Medicine. 2009; 50: 1287-1287.
22. Stefanski V, Engler H. *Social stress, dominance and blood cellular immunity*. Journal of neuroimmunology. 1999; 94: 144-152.
23. Cole SW, Mendoza SP, Capitanio JP. (2009). *Social stress desensitizes lymphocytes to regulation by endogenous glucocorticoids: insights from in vivo cell trafficking dynamics in rhesus macaques*. Psychosomatic medicine. 2009; 71: 591.
24. Watanabe N, Yamamoto M. *Neural mechanisms of social dominance*. Frontiers in neuroscience. 2015; 9: 154.
25. Zink CF, et al. *Know your place: neural processing of social hierarchy in humans*. Neuron. 2008, 58: 273-283.
26. Marsh AA, Blair KS, Jones MM, Soliman N, Blair RJ. *Dominance and submission: the ventrolateral prefrontal cortex and responses to status cues*. Journal of cognitive neuroscience. 2009, 21: 713-724.
27. Farrow TF, et al. *Higher or lower? The functional anatomy of perceived allocentric social hierarchies*. Neuroimage. 2011; 57: 1552-1560.
28. Desimone R, Duncan J. *Neural mechanisms of selective visual attention*. Annual review of neuroscience. 1995, 18: 193-222.
29. Miller EK, Cohen JD. *An integrative theory of prefrontal cortex function*. Annual review of neuroscience. 2001; 24: 167-202.
30. Spitzer M, Fischbacher U, Herrnberger B, Grön G, Fehr E. *The neural signature of social norm compliance*. Neuron. 2007; 56: 185-196.

31. Hon N, Ong J, Tan R, Yang TH. *Different types of target probability have different prefrontal consequences*. Neuroimage. 2012; 59: 655–662.
32. Kennedy DP, Gläscher J, Tyszka JM, Adolphs R. *Personal space regulation by the human amygdala*. Nature neuroscience. 2009; 12: 1226.
33. Kumaran D, Melo HL, Duzel E. *The emergence and representation of knowledge about social and nonsocial hierarchies*. Neuron. 2012; 76: 653–666.
34. Noonan MP, et al. *A neural circuit covarying with social hierarchy in macaques*. PLoS biology. 2014; 12: e1001940.
35. Karafin MS, Tranel D, Adolphs R. *Dominance attributions following damage to the ventromedial prefrontal cortex*. Journal of Cognitive Neuroscience. 2004; 16: 1796–1804.
36. Deaner RO, Khera AV, Platt ML. *Monkeys pay per view: adaptive valuation of social images by rhesus macaques*. Current Biology. 2005; 15: 543–548.
37. Chiao et al. *Knowing who's boss: fMRI and ERP investigations of social dominance perception*. Group Processes & Intergroup Relations 2008; 11: 201–214.
38. Li J, Schiller D, Schoenbaum G, Phelps EA, Daw ND. *Differential roles of human striatum and amygdala in associative learning*. Nat Neurosci. 2011; 14:1250–1252.
39. Deco G, Rolls ET. *Attention, short-term memory, and action selection: a unifying theory*. Progress in neurobiology. 2005; 76: 236–256.
40. Wickens JR, Budd CS, Hyland BI, Arbutnott GW. *Striatal contributions to reward and decision making*. Annals of the New York Academy of Sciences. 2007; 1104: 192–212.
41. Feder A, Nestler EJ, Charney DS. *Psychobiology and molecular genetics of resilience*. Nature Reviews Neuroscience. 2009; 10: 446.
42. Newman SW. *The medial extended amygdala in male reproductive behavior a node in the mammalian social behavior network*. Annals of the New York Academy of Sciences. 1999, 877: 242–257.
43. Gregg C, et al. *High-resolution analysis of parent-of-origin allelic expression in the mouse brain*. Science. 2010; 329: 643–648.
44. Kappeler L, Meaney MJ. *Epigenetics and parental effects*, Bioessays. 2010; 32: 818–827.
45. Hess U, Blairy S, Kleck RE. *The influence of facial emotion displays, gender and ethnicity on judgments of dominance and affiliation*. Journal of Nonverbal Behavior. 2000; 24: 265–283.
46. Knutson, B. *Facial expressions of emotion influence interpersonal trait inferences*. Journal of Nonverbal Behavior. (1996) 20, 165–182.
47. Mignault A, Chaundhuri A. *The many faces of a neutral face: head tilt and perception of dominance and emotion*. Journal of Nonverbal Behavior. 2003; 27: 111–132.
48. Ellyson S, Dovidio J. *Power, dominance and nonverbal behavior*. New York, NY: Springlag. 1985.
49. Santamaría-García H, Burgaleta M, Sebastián-Gallés N. *Neuroanatomical markers of social hierarchy recognition in humans: a combined ERP/MRI study*. Journal of Neuroscience. 2015; 35: 10,843–10,850.
50. Balconi M, Vanutelli ME. *Competition in the brain. The contribution of EEG and fNIRS modulation and personality effects in social ranking*. Frontiers in psychology. 2016; 7: 1587.
51. Balconi M, Pagani S. *Personality correlates (BAS-BIS), self-perception of social ranking, and cortical (alpha frequency band) modulation in peer-group comparison*. Physiology & behavior. 2014; 133: 207–215.
52. Breton A, et al. *Face the hierarchy: ERP and oscillatory brain responses in social rank processing*. PloS one. 2014; 9: e91451.
53. Reuderink B, Mühl C, Poel M. *Valence, arousal and dominance in the EEG during game play*. International journal of autonomous and adaptive communications systems. 2013; 6: 45–62.