Interaction between oxytocin receptor polymorphism and interdependent culture values on human empathy

Siyang Luo,[1,2] Yina Ma,[1,2] Yi Liu,[1,2] Bingfeng Li,[2,3] Chenbo Wang,[1,2] Zhenhao Shi,[1,2] Xiaoyang Li,[1,2] Wenxia Zhang,[2,3] Yi Rao,[2,3] and Shihui Han[1,2]

[1]De a e f P c , [2]PKU-IDG/McG e I e f B a Re ea c , a d [3]Pe -T a Ce e f L fe Sc e ce a Sc f L fe Sc e ce, Pe U e , Be 100871, C a

Recent evidence suggests that the association between oxytocin receptor polymorphism (OXTR rs53576) and emotion-related behavioral/psychological tendencies differs between individuals from East Asian and Western cultures. What remains unresolved is which specific dimension of cultural orientations interacts with OXTR rs53576 to shape these tendencies and whether such gene × culture interactions occurs at both behavioral and neural level. This study investigated whether and how OXTR rs53576 interacts with interdependence—a key dimension of cultural orientations that distinguish between East Asian and Western cultures—to affect human empathy that underlies altruistic motivation and prosocial behavior. Experiment 1 measured interdependence, empathy trait and OXTR rs53576 genotypes of 1536 Chinese participants. Hierarchical regression analyses revealed a stronger association between interdependence and empathy trait in G allele carriers compared with A/A homozygotes of OXTR rs53576. Experiment 2 measured neural responses to others' suffering by scanning A/A and G/G homozygous of OXTR rs53576 using functional magnetic resonance imaging. Hierarchical regression analyses revealed stronger associations between interdependence and empathic neural responses in the insula, amygdala and superior temporal gyrus in G/G compared with A/A carriers. Our results provide the first evidence for gene × culture interactions on empathy at both behavioral tendency and underlying brain activity.

Keywords: ; m a ; a ; MRI

INTRODUCTION

T a c a a d e e c a de a e a e e de ce a e a c e a e f e c e a d affec e ce e a e a ed b b c a e e e ce (Ha a d N ff, 2008; K a a a a d U , 2011; C a e a., 2013; Ha e a., 2013) a d e e c a e- (Ha e a., 2006; B a d We be e , 2010; Fa e a., 2012). T e e d e e a ed c a e e c f e ce b a ac b c a e a ac ec ded f c f d d a f d ffe e c e (Z e a., 2007; S e a., 2009; C e e a., 2011; de G ec e a., 2012; M a a e a., 2013; K a a a e a., 2014; Ma e a., 2014a) d ffe e e - e (Ha e a., 2002; Fa e a., 2013; Ma e a., 2014b; S a e e a., 2014). F a ce, de G ec e a. (2012) f d a, d e a c ce f a , C e e ad ed e e - d a c e e e e f d a e a ef a c e e e a Ge a a fe ed e ac e e a e a c (TPJ), fe a d e e a (STG), a d ef dd e a. C e e a. (2011) a f d a, c a ed Ca ca a -A e ca , K ea e ed e e c ea e e - a a d e c ed e ac e ef TPJ e e ( ) e be ' e a a . A ece d e- ea ed a, e e c d d f c a a e c e a ce a (fMRI), e c e de (SNP) (53576 a d 1042778) e c ece e e (OXTR), e e f ca a c a ed e a e a d e d a c e- e c d e b f a c e, a e c a e c e a d ca (M c a a e a., 2014). A e e f d e c a a d e e c f e ce b a ac e a ed e ' e a a e a d e' c a be a , da e, e e a e bee e a e fe e ca f d e a d e e a be ee e e a d c e a a a b a ac ed c a be a .

C e e e a a e a e e a be ee e a d c e a b a d d d a e e ed c a c e a e a c e e a e a b a ac . T e e e c e c e e a e a c e c e a e e e e de c e e c e e c e a e a d e e c e e c c a e c a e f e c e a d e a a c e c e fac a e a - f e c a a e (B a d a d K , 2004; R c e e a., 2010). C e e e e c e c e e , e c e d e e e e d e de c e f e a c a be e e c e c - a a e a d a e c f e e c f e e e. e e a - e f c a (5-HTTLPR) (C a a d B , 2010) a d e OXTR 53576 (L a d Ha , 2014). P a d - a e d b e c e c a e c e e d d a c a - e ( ) a e e f 5-HTTLPR a d e d d a c a e A a e e f OXTR 53576. M e e, a e e f e e c a d c a a e a e e ed e a e a e c e f e a be c a c e a e d f e e c f a e e c a e e d c dec e a e d a e a d d d de e a e c e c e a e d c e c c c a a e (C a a d B , 2010) a d A a e e f e e c f OXTR 53576 e d c a de e d de e a e c e a c a a d c a c a e d e d a e d b c e c c c a a e (L a d Ha , 2014). T e e f d e a b a e e e a be e e c e f a a d e e c e e c e a c e - a e e a d e a d e e e c a f d ffe e a e e c f e c e a c c e e b a a c e a a de a be a - . I a b e e e e d a c a a e a a e e a d a e e f c- b c a be a e d c e c a a d e e a fac a d e e f e e c a a a e e e a ba a a e a d e f c a a a d c e e e e de- a d f c e (C a a d B , 2010).

Received 21 October 2014; Revised 2 January 2015; Accepted 9 February 2015
Advance Access publication 13 February 2015

We thank Yifan Zhang, Zhenhao Shi, Xiangyu Zuo and Xiaoyang Li for their help with recruitment of subjects. This study was supported by National Natural Science Foundation of China (Project 31470986, 31421003, 91332125 and 81161120539), National Basic Research Program of China (973 Program 2010CB833901 and 2010CB833903), Beijing Municipal Natural Science Foundation (No. Z111107067311058) and the Ministry of Education of China (Project 20130001110049).

Correspondence should be addressed to Shihui Han, Department of Psychology, Peking University, Beijing 100871, China. E-mail: shan@pku.edu.cn.

© T e A (2015). P b ed b O d U e P e . F Pe , ea e e a: a . e @ . c

Downloaded from http://scan.oxfordjournals.org/ at Peking University on September 5, 2015

Downloaded from http://scan.oxfordjournals.org/ at Peking University on September 5, 2015

e f-c a c e e L/L a S/S e f e 5-HTTLPR a C e e. T e e e a e a e ac be- ee a ec f c e e c a d a c a a a d d a f e a e c a b d d de a e e e × c e e ac b be a a / c ca e de - ce a d b a ac .

I d , E e 1 ea ed e f-c a a e Se f-C a Sca e (S e ., 1994) a d e a a e I e e a Reac I de (IRI) (Da ., 1994) f C e e ad e e a e ed f OXTR 53576.[1] T a ed a e e e e e a a ca be ee a c a e - a (.e. e de de ce) a d a e a a a d e e a ca de a ed b OXTR 53576. E e 2 f e e a ed e e e de de ce ca ed c e a c e a e e e ' ffe a b ec e ea e f e a b ca A/A a d G/G f OXTR 53576 fMRI. E a c e a e e e ' ffe e e a f ed b c - a e ce ed a f -a f a ed e a e e e ea c (S e e a ., 2004; Jac e a ., 2005; G a d Ha , 2007; Ha e a ., 2009; X e a ., 2009; L e a ., 2014). I a c a , E e 2 a e ed e e OXTR 53576 de a e e a ca be ee e de de ce a d e a c e a e e. T e be a a a d e a e a a e e e e a e c e e e × c e e - ac b be a a / c ca e de ce a d b a ac a d de e e a de a ed a e e e × c e e ac a e a . Ta e e e , b e a be a a ea e f a a e e ed a e a d b a a ea e f a a e ed a e, de e ed a c a e ce ce a ac a a - e a e e e × c e e ac a ca c . T e f d a e a ca f de a d e e- a be ee a ec f c c a e a a d e e a e a ca be a a d de e a ec a .

MATERIALS AND METHODS

Experiment 1: behavioral investigation

Participants

E e 1 ec ed 1536 de ad a e a d ad a e C e e - de a a d ee (a e = 826, fe a e = 710; 15–33 ea , ea ± .d. = 19.41 ± 2.43; ee Tab e S1 f add a de a c f a). F b ec e e e c ded f da a a a d e e fa e. A a ed ea a a e e ed b e e. I f ed c e a b a ed e d . A e e a ced e c f ed de e b e C de f E c f e W d Med ca A ca f He a d e e a ed b a ca e c c ee.

Genotyping

OXTR 53576, c ca ed e d f OXTR, a e ec ed f e . T SNP a e ed b Ta Ma e a f . T e Ta Ma be e e de ed f e A a De a d e f e A ed B e (A ed B e , F e C , CA, USA, .a edb e c). Ge a e f ed 5 μ e c a 2.5 μ f Ta Ma U e a PCR Ma e , 0.25 μ f 20 × Ta Ma be a d 1 μ e c DNA R c e L C c e 480 II (R c e

Da c, Be , C a). A e e ca a e f ed L C c e CW 1.5 f a e (R c e Da c). B e ca a e a d c c da ce f d ca e a e e e < 0.95. T e e - e d b f 53576 (= 688 A/A, = 683 A/G, = 161 G/G) d d de a e f Ha d –We be e b (*P* > 0.6).

Measures

A a c a c e ed e IRI (Da ., 1994) a a ea e f e - a a . T e a 28- e e a e c ed f f 7- e b ca e (Fa a , Pe ec e Ta , E a c C ce a d Pe a D e), c ea e e a e b e c e a ed c e f e a . A e E a c C ce a d Pe ec e Ta b ca e c e d e d ec e c ce a def f e a a e a ed e e e a c e (B a d a d K , 2004), d f c ed IRI a c e a d E a c C ce a d Pe ec e Ta b ca e a e e e ea c (Wa e a ., 2003; B a d a d K , 2004; J ffe a d Fa , 2006). T e a a e ab a e a 0.78 f IRI a c e, 0.71 f E a c C ce b ca e a d 0.65 f Pe ec e Ta b ca e. I e e e e ed a a e e a d a c a a ed e a ee- e a 5- L e - ca e (1 = d e de c be e e , 5 = de c be e e). T e Se f-C a Sca e (S e ., 1994) c - f 24 e f a e d d a d ffe e ce de de / e de de e f-c a a 7- L e ca e (1 = d a ee, 7 = a ee). S a e e e ea c (C a e a ., 2010; Ma e a ., 2014a), e ca c a ed a ea e f e de d- e ce b b ac e ea c e f e 12 de de e f-c a e f a f e 12 e de de e f-c a e .

Data analyses

H e a c ca e e a a e e e c d c ed a e e e OXTR e e affec ed e e a be ee e de de ce (IV) a d d d a ' e a (DV). T e IV (e de de ce) a d e de a (OXTR e), e e a ed bef e e e a c - ca e e a a . T e e ac be ee e de de ce a d OXTR e e e ca c a ed b e a ed a - ab e e e (A e a d We , 1991). N a ed e de de ce, OXTR e a d e e ac e e e e e a e e ed e e a c ca e e . T e de a effec a d ca ed b a f ca e ac f e de de ce a d OXTR e d d a ' e a a .

Experiment 2: neuroimaging investigation

Participants

E e 2 ec ed 30 G/G d d a a d 30 A/A d d a f e a e E e 1, e e a a ab e f fMRI ca - a d a c ed e de . T a e e a de e ed ba ed e e f e e ea c a e a ed e a e e f e a e ab e be ee - d ffe e ce fMRI a (Ma e a ., 2014a). G/A d d a e e e ed E e 2 beca e be a a ea e E e 1 ed e ab e d ffe - e ce be ee G/G a d A/A d d a . A a c a e e a ded, ad a c ec ed- - a , a d e ed ab a e ca . A e, a e a a d e f-c a ea e d d d ffe f ca be ee e e ed (*P*'s > 0.1, Tab e S6). I f ed c e a b a ed f a a c a bef e ca .

[1] We actually tested not only rs53576. At an early stage of our research, we tested rs2254298 and rs1042778 in a sample of 700 subjects. Because the results of this sample suggested interactions of interdependence by rs53576 (but not rs2254298/rs1042778) on empathy traits, our further behavioral and neuroimaging work focused on rs53576.

Downloaded from http://scan.oxfordjournals.org/ at Peking University on September 5, 2015

Stimuli and procedure

S ed d fMRI ca c ed f 48 de c a ed A a de (ee a e a d ee fe a e) a d Ca ca a de, ad ed f e (X e a., 2009). A a a d Ca ca a de, e e ed de e a e OXTR 53576 × e de e de ce e ac e a e e ac a a d e be. H e e, e e-b a e- a c ca e e a a e d d f ca OXTR 53576 × e de e de ce e ac e a e e Ca ca a face. T e e ed e e e a ed A a face e e e. T e e e f de c f eac de c e/ e ece ed a f (eed e e e a) -a f (Q- c) a ed e ef c ee e e a e e. Eac c a ed f 3 a d b e ded a a a e f 21° × 17° (d × e) a a e d a ce f 80 c. Af e eac de c a c a e e a ed d ca e e e de a fee a b a b e e de dd e f e.

T e e e f f c a ca a d eac ca c ed f 12 de c f A a de a e e e ed a a d de. Ha f f e de c ed a f a d a f ed -a f . T e e a 9 e e a be ee cce e c d c a c a f a ed a ce a c. T e a de c eac ca a f ed b a 12 f a . Af e ca , a c a e ed a e de c a a de e ca e a d a ed e e f a e e ced b eac de ('H a f d e de fee?') a d e ea a e a- ca ed e ('H ea a d fee e b e e de c?, 1 = a a a f ea a , 10 = e e a f ea a). Pa c a a c e ed e IRI ca e (Da , 1994), Se f-C a Sca e (S e , 1994), Se f-E ee (R e be , 1965) a d S b ec e S ca a d Ec c S a Sca e (K a c a d Ca , 1960), e ec e .

fMRI imaging data acquisition

B a a e e eac ed 3.0 Te a S e e T a e Be MRI Ce e f B a Re ea c. B d e e e de e de ad e ec a a a e e b a ed a 12-c a e ead c [64 × 64 × 32 a 3.44 × 3.44 × 5.0 a e , e e e (TR) = 2000 , ec e (TE) = 30 , f a e = 90°, f e d f e = 24 × 24 c], e a c a e f ed a d e . A - e T1- e ed c a a e (256 × 256 × 144 a a a a e f 1 × 1 × 1.33 , TR = 2530 , TE = 3.37 , e e = 1100 , f a e = 7°), a b e e ac ed.

fMRI data analysis

T e f c a a da a e e a a ed b e e e a ea de f e e - e a ed de SPM8 (e We c e T Ce e f Ne a , L d , UK). I de c e a e f de a a ca ed ac e d ffe e ce be ee ce d e e e a a , f c a da a e e f e-c ec ed. F c a a e e e ea ed e f ca c ec f ead be ee ca . A a e e e a a a- ed e M ea Ne ca I e (MNI) e a e a d e a ed b a a e a e e f 2 × 2 × 2 . F c a a e e ed a Ga a f e e f d / a f- a a a e e 8 . T e e e - e a ed e a ac a de ed a ca ca e d a c e e f c .

F ed effec a a e e e f e f ed e a e effec a eac e a d c a e e a ec f c effec eac d d a a c a ea c a . T def e a ec f c e a ac- a , e c a f a f -a f a ca c a ed. We e c d c ed a e-b a e a c ca e e a a e a e e e a c be ee OXTR 53576 e e a d e- de e de ce e e a a c e e e ' ffe . We f a ed e de e de a ab e (IV) (e de e de ce) a d e c a a e a ab e (e e). Ge e a c ded a a d- c d a ab e c 0 e e e ed A/A ca e a d 1 e e e ed G/G ca e . T e e a c be ee e de e de ce a d e e e e ca c a ed b e a ed a ab e e e (A e a d We , 1991). N a ed e de e de ce (IV), e e (de a) a d e e a c e e e e ed a e e e SPM e e e a a a e a c a c a ' c a a e f a f -a f . B a a c e c a ed e e a c f e e a d e de e de ce d ca ed f ca e a c f e de e de ce a d OXTR 53576 e b a a c- e. S f ca b a a c a c a ed e e a c f e de e de ce a d OXTR 53576 e e de f ed a e d f $P < 0.05$ (Fa e d c e a e (FDR) c ec ed f e c a-). S e e e a a e e e a c d c ed f eac e- e f e e a e e e a be ee e de e de ce a d e a e e e ' ffe .

RESULTS

Experiment 1: behavioral investigation

E e e 1 ec ed 1536 a c a (ee Tab e S1 f e a ed de a c f a). IRI a d e de e de ce c e e a c ed a e e e e (Tab e S2). T e e a c ca e e a a e f c f ed a e e a c f OXTR 53576 e e a d e de e de ce e ab ed c ed a c a ' IRI c e (Tab e S3). Se a a e a a e e ea ed f ca c e a be ee I e de e de ce a d IRI c e a e e e (G/G: $\beta = 0.368$, $R^2 = 0.135$, $P < 0.001$; G/A: $\beta = 0.258$, $R^2 = 0.067$, $P < 0.001$; A/A: $\beta = 0.150$, R^2 0.067, R

effec (Tab e S5). Ta e e e, e e f E e 1 d ca e a e e a f ca a c a be ee e de e de ce a d e e a a a d a c a f ca de a ed b OXTR 53576. G/G e ed e be ee e de e d- e ce a d e a a a A a e e ca e f OXTR 53576.

Experiment 2: neuroimaging investigation

E e e 2 ec ed 30 G/G d d a a d 30 A/A d d a (Tab e S6) f f c a b a a . D ca b e - e de f ed a f a d - a f ac- c ac (>90%). Ra c e f a e a d e f- ea a e b a ed af e ca e e e f a f a - a f - [$F(1,58) = 580.63$ a d 198.40, $P < 0.001$], b d d d ffe be- ee G/G a d A/A (F < 1, Tab e S7). G/G e ed f ca a c a be ee e a c e f e - de e de ce a d IRI (= 0.479, $P < 0.01$), e ea A/A e d d (= 0.067, $P > 0.7$). S a , e e de e de c e e e c e a ed e a c e f e ec e a a d e a c c ce b ca e f e IRI G/G b A/A d d a (e ec- e a : G/G: = 0.676, $P < 0.001$; A/A: = 0.029, $P > 0.8$; e a c c ce : G/G: = 0.504, $P < 0.01$; A/A: = 0.196, $P > 0.3$).

T e e-b a e a c ca e e a a f e fMRI da a f e ea ed f ca OXTR 53576 × e de e de ce e ac e a c e a e e (e c a f a f - a f

0.067, P < 0.01; A/A: = 0.196, P > 0.3).

e de e de ce a d e a c e a e e a b e ed A/A ca e ($P' > 0.05$).

T a e e f c a a c a f e b e ed b a ac a G/G ca e e c d c ed e e e a a e ec c bc e f e a a ed c e a c e a e e e b a e a ee d a ed b e OXTR 53576 × e de e de ce e ac . T e c a a e f a f a f e e ac ed f e b a e Tab e 1. T e ea c a a e f e b a e e ef a d e e e e e e ed e e e a a e . I a f d a ee a c c ce c e a a f ca ed c f e a ac (e a c c ce : $\beta = 0.469$, $P < 0.05$; e ec e a : $\beta = 0.185$, $P > 0.2$), e ea e e ec e a c e a a f ca ed c f e a da a a d STG ac (a da a: e a c c ce : $\beta = 0.154$, $P > 0.3$; e ec e a : $\beta = 0.564$, $P < 0.005$; STG: e a c c ce : $\beta = -0.038$, $P > 0.8$; e ec e a : $\beta = 0.434$, $P < 0.05$).

DISCUSSION

T e e e–c e e ac de a c ce e e a be ee e e a d c e e ac be a a / c ca e de ce (K a d Sa a , 2014) a bee e ed a b c a e e d ffe e ce be a a / c ca ed be ee d d a f c a c a A e ca K ea (K e a ., 2010a,b, 2011) a d A e ca Ja a e e (L e a ., 2014). Beca e e c e a d affec e ce e a e d ffe e be ee Ea A a a d We e c e e e a e c da e e ec f c c a a a a a e e e ac e e c fac . T d e a ed e e a d OXTR 53576 e ac a c a e a , .e. e de e de ce, a e a e a a d e de e a c e a e . E e 1 ed be a a e de ce f e c be ee e de e de ce a d e a a G a e e ca e f OXTR 53576 c a ed A/A e . A ece e ea c e ed a e c a d ffe e ce e de e de ce e ced f a ec f c e e c (e. . DRD4, K a a a e a ., 2014), e e de e de ce ea e e e a c ed e ee

a a f OXTR 53576 a e . T e e ac be ee e de e de ce a d OXTR 53576 b e ed d ca be a b ed e e d ffe e ce e f-c a be ee G a d A a e e ca e . O f d de a e a e de e de e f-c a a a e bee a e ed d be ee Ea A a a d We e c e (Ma a d K a a a, 1991; L e a ., 2006; Ma e a ., 2014a), e a OXTR 53576 a e e a .

C e e be a a e E e 1, E e 2 e ea ed e ab e c e a be ee e de e de ce a d e a ac e a, a da a a d STG e e e ce ed a e G/G b A/A e f OXTR 53576. T de e f e a e de ce a OXTR 53576 e ac e de e de ce d a e e a c e a e e . T e e , e e f E e 1 a d 2 de a e a e e ac be ee e de e de ce a d OXTR 53576 e a cc b be a a / c ca e de c a d e a c e a e fe a . O fMRI e f e e a e e a c e a e e e b a e a e a c a ed d ffe e a ec f e a a beca e, G/G e, d d a ' ab f e a c c ce ed c ed e a ac a d d d a ' ab f e ec e a ed c ed e a da a/ STG ac e e e ' ffe . T e e a e c e e e e a f d a e a e a e a ed a affec e e ce a f f e a e a c a b e e e a a d a e a a e f e a f e e e (Fa e a ., 2011). T e a da a ac a ed b e ce ed a e e a c a a e e ed a e ' e ec e b a e e be e a e a (LaTe SC45680.f2EXfa2ed

Downloaded from http://scan.oxfordjournals.org/ at Peking University on September 5, 2015

c effec a e a e d d a c ec c (d d a c) e a . F e e ea c d ee add a e de ce f ec a fc a e a c effec a be a a d e a ed ca /affec e ce e.

F a , f e e c a e ce ce de f c ed c a effec e e × c e e ac b a ac . T e e a bee e e ea c e c b f b a – e e e a de a d f c e. O f d e a e e c bac d a e a e e a d b a ac de c e/affec e ce a c a ed c a e a- . B e e (Ma e a., 2014c) a d c e de f d e de ce a e a a f a e e ed e a c a be- ee b a ac a d a c a e a c a ed a e a a f e a e e e. F e e ea c d c a f e e e e f d ef ec a b a ac e c a ed a e a- a f a e e e e e c a e e . T e a e e a e a a e e e de a d f b ca - f e ce c a c a effec a b a ac a d be a .

I c c , be a a a d e a f d ca e e e–c e e ac a e a b e- de ce a OXTR 53576 de a ed e e a be ee a c- a a (.e. e de e de ce) a d e a e de c e/e a c e a e e. T e f e de ce f e e ac be ee a SNP (e. . OXTR 53576) a d a ec f c d e f c a e a . O e e a a e f e e–c e e- ac be a a/ c ca e de c e a d e a ed b a ac - , c a e e de e e e ee e ac c e de e a - e a ed be a (e. . a). O f d d c a e a e e a e ca e ed c d d a' be a a e a d c e f e a a d e e e × c e e ac a e ed c a ab f e a . F e e ea c d f e c a f e e e a e f e e–c e e ac e- ed a de a b ca ba f e a a e e c f e e e bab a a a c a c a a a be ad ed b e e a ec f c c a e e e .

SUPPLEMENTARY DATA

S e e a da a a e a a ab e a *SCAN* e.

Conflict of Interest

N e dec a ed.

REFERENCES

Ab -A e, A., Pa , S., K e , E., Dece , J., S a a -T , S. (2014). Q c c ea e e a a e ad e e-b e e f- e c e. *S ca Ne c e ce*, *10*, 7–15.

A e , L.S., We , S.G. (1991). *M e Reg e : Te g a d I e e g I e ac* . T a d Oa , CA: Sa e.

Ba e a -K a e b , M.J., a IJ e d , M.H. (2008). Q c ece (OXTR) a d e a e (5-HTT) e e a ca ed b e ed a e . *S ca C g e a d Affec e Ne c e ce*, *3*, 128–34.

Ba , C.D. (2011). E a - d ced a : f e d f e f e c d?. I : F , D.R., H , C.L., ed *F e G ea e G d f A : Pe ec e I d d a , S c e , a d Leade* . Ne Y : Pa a e Mac a , . 29–45.

Be , J., J a a , C., P e , M., S a , M., B e , B., W a , R. (2009). V e ab e e a c e e? *M ec a P c a* , *14*, 746–54.

B , K.L., We be e , D.R. (2010). I a e e c -da f f e a . *Ne I age*, *53*, 804–9.

B d, R., R c e , P. (1985). *C e a d e E a P ce* . C ca : T e U e f C ca P e .

B a d, A.W., K , S. (2004). Effec f e a c -b d e e a a da - b c -c a c e . *J a f C e g P c g* , *51*, 387.

B , C.T., Re e, J.K. (2012). T e c a be: e a e a a d e a f - a f e f. *C c e a d C g* , *21*, 1526–32.

C e , B.K., I , D.M., Ha ada, T., e a . (2011). C a f e ce e a ba f e e a . *Ne I age*, *57*, 642–50.

C a , J.Y., B , K.D. (2010). C e– e e c e f d d a –c ec a d e e a e e e. *P ceed g f e R a S c e B: B g ca Sc e ce*, *277*, 529–37.

C a , J.Y., C e , B.K., P a a a , N., M a e , A.J., B , K.D. (2013). C a e c e ce: e a d e. *P c g ca I* , *24*, 1–19.

C a , J.Y., Ha ada, T., K eda, H., e a . (2010). D a c c a f e ce e a e e e a f e e f. *J a f C g e Ne c e ce*, *22*, 1–11.

C , I., N be , R.E., N e a a , A. (1999). Ca a a b ac c e: a a a d e a . *P c g ca B e* , *125*, 47.

C a d , R.B., B , S.L., L , B.P., L ce, C., Ne be , S.L. (1997). Re e e e e a –a ea e e e e a e e. *J a f Pe a a d S ca P c g* , *73*, 481.

Da , M.H. (1994). *E a : A S ca P c g ca A ac* . B de , CO: We P e .

de G ec , M., S , Z., Wa , G., e a . (2012). C e d a e b a ac d e a a e . *Ne I age*, *59*, 2871–82.

De Waa , F.B. (2008). P e a bac a : e e f e a . *A a Re e f P c g* , *59*, 279–300.

D e e , W.W., Ba e , M.C., R be , R.P., Sa , J.E.D. (2009). C a c a ce, a 5HT2A ece , a d de e e : a d a d f e e × c e e ac ba B a . *A e ca J a f H a B g* , *21*, 91–7.

Fa , E.B., Wa , B.M., Ja a, A.J. (2012). A a e e c a ac de a d- c a f e ce. *F e H a Ne c e ce*, *6*, 168.

Fa , Y., D ca , N.W., de G ec , M., N ff, G. (2011). I e e a c e a e e a ? A fMRI ba ed a a e e a-a a . *Ne c e ce & B be a a Re e* , *35*, 903–11.

Fa , Z., Z , S., G a , S.J., K c , , M., De e, J.A., Ra , H. (2013). Se a e e e d a e f c a c ec be ee a da a a d PCC/ PC d d ec e . *F e H a Ne c e ce*, *7*, 704.

G , X., Ha , S. (2007). A e a d ea c a e e a ce e fe a f a . *Ne I age*, *36*, 256–67.

Ha , S., Fa , Y., X , X., e a . (2009). E a c e a e e e e' a a e d a ed b e a c c . *H a B a Ma g*, *30*, 3227–37.

Ha , S., N ff, G. (2008). C e- e e e a b a e f a c : a a c a e a a ac . *Na e Re e Ne c e ce*, *9*, 646–54.

Ha , S., N ff, G., V e e , K., We e , B.E., K a a a, S., Va , M.E. (2013). A c a e ce ce a ac e b ca a e f e a b a . *A a Re e f P c g* , *64*, 335–59.

Ha , A.R., D aba , E.M., We be e , D.R. (2006). I a e e c : e c e f de f e e ca d e a a e f c a d c c b c affec e ce . *B g ca P c a* , *59*, 888–97.

Ha , A.R., Ma a , V.S., Te e, A., e a . (2002). Se a e e e c a- a a d e e e f e a a da a. *Sc e ce*, *297*, 400–3.

H e a , R., Pa , A., O , O.A., e a . (2010). Q c e a ce a da a- de e de , ca e f ced ea a d e a e a a . *J a f Ne c e ce*, *30*, 4999–5007.

H de, L.W., T , S., C e e , J.D., Fa , E.B. (2015). C a e ce ce: e d ec a e fed a e a d c a e ce ce f d ea ? *C e a d B a* . DOI 10.1007/ 40167-014-0024-6.

Iac b , M. (2006). Fa e deac a e a : ec -c f e f a d e. *T e d C g e Sc e ce* , *10*, 431–3.

I , K., K , H.S., Sa a , J.Y., S ada, M., K , I. (2014). C e d a e e- e d a ea a ce f fac a e e a ed e a e (5-HTTLPR). *C e a d B a* , *2*, 72–88.

Jac , P.L., Me ff, A.N., Dece , J. (2005). H d e e ce e e a f e ? A d e e a ce e ed e a . *Ne I age*, *24*, 771–9.

J a , C., Va , M.E., H , Y., Ha , S. (2014). D c effec f e f-c a e a c e a e e C e e a d We e e . *S ca Ne c e ce*, *9*, 130–8.

J e a , J.A., Need a , T., C , A. (2002). Re a be ee d e f a ac e a de a . *N A e ca J a f P c g* , *4*, 63–80.

J ffe, D., Fa , D.P. (2006). De e e a d a da f e Ba c E a Sca e. *J a f Ad e ce ce*, *29*, 589–611.

K a c , F.P., Ca , H. (1960). Se f-a c ca : a ea e f d d a' e ea d. *J a f I d d a P c g* , *16*, 158–73.

K , H.S., Sa a , J.Y. (2014). C a e ce ce: b f e d c a c . *A a Re e f P c g* , *65*, 487–514.

K , H.S., S e a , D.K., M a e a , T., e a . (2011). Ge e–c e e ac c ece (OXTR) a d e e a . *S ca P c g ca a d Pe a Sc e ce*, *2*, 665–72.

K , H.S., S e a , D.K., Sa a , J.Y., e a . (2010a). C e, d e, a d c e- ce (OXTR) e ac f e ce e a ee . *P ceed g f e Na a Acade f Sc e ce f e U ed S a e f A e ca*, *107*, 15717–21.

Downloaded from http://scan.oxfordjournals.org/ at Peking University on September 5, 2015

K , H.S., S e a , D.K., Ta , S.E., e a . (2010b). C e, e ece a d c f a e . *S ca C g e a d Affec e Ne ce ce*, *5*, 212–8.

K a a a, S., K , A., Y , C., T , S., H ff, S., L be , I. (2014). T e d a e D4 ece e e (DRD4) de a e c a d ffe e ce de e de e e- de e de c a e a . *P c g ca Sc e ce*, *25*, 1169–77.

K a a a, S., U , A.K. (2011). C e, d, a d e b a : c e e de ce a d f e d ec . *A a Re e f P c g*, *62*, 419–49.

K fe d, M., He c , M., Za , P.J., F c bac e , U., Fe , E. (2005). O c c ea e a . *Na e*, *435*, 673–676.

K e e , F., Pa a a a , R., I e a , V., e a . (2012). O c ece e e c a a e a be a . *F e H a Ne ce ce*, *6*, 4.

La , C., Ba , C.D., Dece , J. (2007). T e e a b a e f a e a : effec f e ec e- a a d c e a a a . *J a f C g e Ne ce ce*, *19*, 42–58.

L , H.Z., Z a , Z., B a , G., Y , Y.O. (2006). Re c e a d ef-c a: C a a a dd e a d. *T e J a f S ca P c g*, *146*, 591–610.

L , Y., S e , F., W dc c , K.A., Ha , S. (2013). O c effec e a c e a e f e f- efe e a ce . *B g ca P c g*, *94*, 380–7.

L c , M.J., Ba , S., S e fe d, C., e a . (2009). A ca be ee e c ece e e (OXTR) a d affec , e e a d e e ce a b ec . *P g e Ne -P c a ac g a d B g ca P c a*, *33*, 860–6.

L , S., Ha , S. (2014). T e a ca be ee a c ece e e a d c a e a . *C e a d B a*, *2*, 89–107.

L , S., L , B., Ma, Y., Z a , W., Ra , Y., Ha , S. (2015). A ca be ee a c ece e e a d ac a ba ba ac e ffe . *Ne age*, *110*, 22–31.

L , S., S , Z., Ya , X., Wa , X., Ha , S. (2014). Re de f a dec ea e dc a e ac e e e ffe . *S ca C g e a d Affec e Ne ce ce*, *9*, 477–86.

Ma, Y., Ba , D., Wa , C., e a . (2014a). S c c a a e f e a ac d e f- ef ec . *S ca C g e a d Affec e Ne ce ce*, *9*, 73–80.

Ma, Y., L , B., Wa , C., e a . (2014b). 5-HTTLPR a d a e e a ec a f e a e e f- ef ec . *Ce eb a C e*, *24*, 2421–9.

Ma, Y., Wa , C., L , B., Z a , W., Ra , Y., Ha , S. (2014c). D e ef-c a ed c ac e ca b a e ? A e e c de a effec . *S ca C g e a d Affec e Ne ce ce*, *9*, 1360–7.

Ma , H.R., K a a a, S. (1991). C e a d e ef: I ca f c , e- , a d a . *P c g ca Re e*, *98*, 224.

Ma , H.R., K a a a, S. (2010). C e a d e e a c ce f a c . *Pe ec e P c g ca Sc e ce*, *5*, 420–30.

M c a a, K.J., Dece , J., L , C., e a . (2014). Ge e c a f e a ca f c ece e e (OXTR) e a e a a e . *F e Be a a Ne ce ce*, *8*, 21.

M a a, A., M e , J.S., K a a a, S. (2013). C e a e ec c ca e e d e e . *S ca C g e a d Affec e Ne ce ce*, *8*, 595–601.

N be , R.E., Ma da, T. (2003). C e a d f e . *P ceed g f e Na a Acade f Sc e ce f e U ed S a e f A e ca*, *100*, 11163–70.

Pa , S., K e , E., S a a -T , S.G. (2014). I a a a ad a f c c ea e c a , a d e . *S ca C g e a d Affec e Ne ce ce*, *10*, 311–7.

Pf d a , M., A d , N., F e , D., Ec e ff, G. (2014). T e e a f c a d c ec c e a ed a a e effec f ac . *J a f E e e a S ca P c g*, *55*, 246–51.

R c e , P.J., B d, R., He c , J. (2010). Ge e-c e c e e a e f e- c . *P ceed g f e Na a Acade f Sc e ce f e U ed S a e f A e ca*, *107*(S : 28985–92.

R d e , S.M., Sa , L.R., Ga ca, N., J , O.P., Ke e , D. (2009). O c ece e e c a a e a e e a a d e eac a . *P ceed g f e Na a Acade f Sc e ce f e U ed S a e f A e ca*, *106*, 21437–41.

R e be , M. (1965). T e ea e e f e f-e ee . *S ce a d e Ad e ce Se f I age*, *297*, V307.

Sed de , C., S , J.J. (2009). S ca c a d ef-c : de f e a e e a c ? *E ea J a f S ca P c g*, *39*, 1245–9.

S e , F., L , Y., Z , B., Z , W., Ha , S. (2013). O c d a e e aca- ba e a e e e ' ffe . *B g ca P c g*, *92*, 380–6.

S e , T.M. (1994). T e ea e e f de e de a d e de e de e f- c a . *Pe a a d S ca P c g B e*, *20*, 580–91.

S e , T., Se , B., O'D e , J., Ka be, H., D a , R.J., F , C.D. (2004). E a f a e e affec e b e c e f a . *Sc e ce*, *303*, 1157–62.

S , K.E., P e , E.C., N a , G.J., C e , J.J., Dece , J. (2014). O c ece e e a a ed c e a c c ce a d a ca a e e ce a e . *S ca Ne ce ce*, *9*, 1–9.

S a e, B.A., Ga a , N., B e e e , J., e a . (2014). D a e ece 4 - e d a e e a d e a e e a e ce. *Ne I age*, *84*, 922–31.

S , J., L , C.H., Ha , S. (2009). C a d ffe e ce e a ec a f e f- ec - . *S ca Ne ce ce*, *4*, 402–11.

T , H., K ac a a, B., Ha , S., e a . (2010). A c a e e c ece e e (OXTR) ac ca e e a e a d a aa c- b c c- e a d f c . *P ceed g f e Na a Acade f Sc e ce f e U ed S a e f A e ca*, *107*, 13936–41.

T a , J.L. (2007). Idea affec : c a ca e a d be a a c e e ce . *Pe ec e P c g ca Sc e ce*, *2*, 242–59.

Wa , H., L c e e , P., Ne de e , J.M., e a . (2012). Va a e c ece e e a ca ed a -b d a d ca be a . *B g ca P c a*, *71*, 419–26.

Wa , C., L , Y., W , B., W , X., Ha , S. (2015). C a e e e a e d ce b c a e f-c ce : de e de e f-c a ed ce ac a - ba e a e e e ' a . *S ca C g e a d Affec e Ne ce ce*, *10*, 1195–201.

Wa , G., Ma , L., Ma, Y., e a . (2012). Ne a e e e a f c e e c ec- c b a . *S ca C g e a d Affec e Ne ce ce*, *7*, 222–9.

Wa , Y.W., Da d , M.M., Ya , O.F., Sa , H.B., Ta , J.A., B e e , J.K. (2003). T e ca e f e c a e a : de e e , a da , a d e ab . *J a f C e g P c g*, *50*, 221.

X , X., Z , X., Wa , X., Ha , S. (2009). D fee a ? Rac a e be d a e e a c e a e e . *T e J a f Ne ce ce*, *29*, 8525–9.

Z , Y., Z a , L., Fa , J., Ha , S. (2007). Ne a ba f c a f e ce e f- e e e a . *Ne age*, *34*, 1310–6.

Downloaded from http://scan.oxfordjournals.org/ at Peking University on September 5, 2015