

---

## ALTRUISMO Y EMPATÍA: CORRELATOS NEURALES Y DIFERENCIAS DE GÉNERO

LUCRECIA BURGÉS CRUZ

---

**ABSTRACT.** The purpose of this paper is to explore the extent of sex differences in altruistic behavior from an evolutionary perspective, by looking at the latest research on neuroetic and sex differential neuroanatomy concerning altruism and empathy. We assume that women have an adaptive advantage for altruistic behavior, which has biological basis, genetic and hormonal, that has also been reinforced phylogenetically, throughout human evolution, from sex roles division. These differences in behavior can be seen when in men and women different brain areas are activated in relation to empathy and altruism.

**KEY WORDS.** Altruism, empathy, human evolution, neuroscience, sex, gender, adaptive advantage.

---

### INTRODUCCIÓN

Las discusiones en torno al comportamiento altruista muchas veces tienden a no distinguir entre la conducta en sí misma y la motivación subyacente. Las explicaciones evolucionistas se construyen a partir del principio de que la selección natural actúa directamente sobre los efectos de la conducta, pero no es capaz de dar cuenta de las motivaciones que hay tras ella. Esto quiere decir que el punto de partida en el estudio del altruismo —desde una perspectiva evolucionista— es el estudio de la conducta manifiesta. La motivación que subyace a dicho comportamiento es un problema que viene después. Si se invierte el orden y se empieza estudiando la motivación, entonces el análisis desde un punto de vista evolucionista se deja de lado, no se contempla <sup>1</sup>. En el estudio del comportamiento altruista, primero se estudia cómo ha evolucionado la conducta altruista a través de miles de generaciones desde una perspectiva de evolución filogenética (*causa última*) y después se estudia la motivación altruista (*causa próxima*). La *causa próxima* se refiere a la situación inmediata que liga la conducta, el papel del aprendizaje, la motivación psicológica y los

---

Filosofía Moral, Departamento de Filosofía y Trabajo Social, Universidad de las Islas Baleares, España. / lburges@uib.es

procesos neurales, esto es, se centra en la relación entre el comportamiento altruista y su motivación en el proceso neural. Para ello, acudimos a la neuroimagen cerebral y tratamos de descifrar qué áreas o qué circuitos del cerebro se activan cuando se actúa de forma altruista. Este es el orden de los factores que se abordarán y explicarán en este trabajo.

#### ALTRUISMO: ESTADO DE LA CUESTIÓN

La teoría de la evolución postula que la moral humana —incluyendo aquí lo que se conoce como capacidad moral y las normas morales— puede explicarse en términos adaptativos. Los seres humanos poseen determinadas habilidades o capacidades que son propias y exclusivas de su especie y que son producto de una inteligencia muy desarrollada. Estas capacidades, fruto del pensamiento simbólico humano, son la capacidad lingüística —entendiendo por lenguaje, el lenguaje de doble articulación característico de nuestra especie; la capacidad estética, y la capacidad moral.

La capacidad moral es —al igual que la capacidad lingüística y la capacidad estética— una consecuencia necesaria de la evolución biológica del ser humano. Esto es, los seres humanos somos seres dotados de capacidad moral gracias a nuestra naturaleza. Ésta nos hace capaces de juzgar nuestro propio comportamiento —y el de otros— como bueno o malo, como moral o inmoral. La capacidad moral es una consecuencia de la gran inteligencia humana, que también incluye la conciencia de uno mismo, la capacidad de abstracción y la capacidad de categorización. Estas habilidades intelectuales emergen como resultado del proceso de evolución biológica de nuestra especie.

Dentro de la corriente del naturalismo ético inaugurada por Charles Darwin<sup>2</sup>, la noción de “sentido moral” distingue a los seres humanos de las demás especies animales. Aunque algunas otras especies, como los primates, pueden exhibir alguna capacidad parecida, en ellos no estaría lo suficientemente desarrollada.

La noción de sentido o capacidad moral está ligada desde el primer momento a un tipo especial de comportamiento: el altruismo.

¿Qué es el comportamiento altruista? ¿Qué es el altruismo?

El *Diccionario de la Real Academia de la Lengua Española* define altruismo como la diligencia en procurar el bien ajeno aun a costa del propio. Esto es, un individuo realiza una acción que beneficia a otro y que supone un coste para sí mismo. En términos evolutivos, un individuo invierte su energía y sus recursos en maximizar la eficacia adaptativa de otro.

Dentro del comportamiento altruista, Darwin distingue entre altruismo biológico, un tipo de conducta altruista en forma de respuesta automática, instintiva, codificada genéticamente, que puede darse en la especie huma-

na y en otras especies animales, y altruismo moral, que es un comportamiento altruista que tiene en cuenta las consecuencias de la futura acción. En este caso, se llevaría a cabo una evaluación de cara a la toma de decisiones que no existiría en el altruismo biológico. El altruismo moral es según Darwin, propio y exclusivo de la especie humana <sup>3</sup>.

#### APROXIMACIÓN FILOGENÉTICA QUE SUSTENTA LAS DIFERENCIAS DE GÉNERO EN LA CONDUCTA ALTRUISTA

En los escritos de Darwin ya emerge la paradoja en cuanto al comportamiento altruista. ¿Cómo puede un mecanismo que maximiza estrategias individuales favorecer conductas altruistas? La selección natural, probablemente, eliminaría a cualquier individuo que haya disminuido sus posibilidades de sobrevivir en favor de otro. A pesar de ello, la conducta de ciertos tipos de organismos incluyen ciertas formas de comportamiento altruista.

En un intento de dar una explicación a esta paradoja, Hamilton introdujo el término "eficacia inclusiva". Se trata de un modelo de evolución por selección natural que no se basaba exclusivamente en el individuo y al que llamó "teoría de selección de parentesco". De acuerdo con esta teoría, la selección natural favorece conductas que benefician a otros con los que estamos relacionados genéticamente, especialmente aquellos con los que estamos estrecha y directamente relacionados <sup>4</sup>.

El concepto de selección de parentesco es de alguna manera limitado, pues no es capaz de explicar toda la variedad de conductas altruistas observadas en los seres humanos y en otras especies animales. Por este motivo, Trivers introdujo la noción de "altruismo recíproco", a partir de la cual argumentó cómo aparece la conducta altruista entre seres que no están genéticamente relacionados <sup>5</sup>. En este caso, un individuo actúa de forma altruista, o cooperativa, a favor de otro con el que no está emparentado, esperando que en el futuro, si las tornas cambian y él lo necesita, aquel individuo actúe de igual manera para con él.

Estos conceptos de "selección de parentesco" y "altruismo recíproco" son fundamentales, hoy en día, a la hora de entender y explicar el comportamiento altruista, a nivel individual, desde una perspectiva evolucionista.

Durante décadas se consideró inapropiado hablar de selección natural más allá de organismos individuales. Sin embargo, en los últimos años, cada vez más investigadores consideran adecuado aplicar el concepto de selección natural a nivel de grupo.

Así es como investigadores de la talla de Wynne-Edwards, primero, y, David S. Wilson después, formulan algunas de las más importantes teorías de selección de grupo <sup>6</sup>. El concepto de "selección de grupo" postula que

aquellos grupos que poseen miembros altruistas son menos proclives a extinguirse que aquellos grupos que poseen únicamente individuos egoístas. Así es como la teoría de selección de grupo defiende que sobrevive la conducta altruista en el mundo.

La conducta altruista es descrita actualmente como un acto en el que se combinan componentes racionales y emotivos. Algunos autores han sugerido que las habilidades humanas, tales como el lenguaje o la moral, podrían ser consideradas perfectamente como subproductos de episodios adaptativos no relacionados que causaron ciertas modificaciones neurales <sup>7</sup>.

Michael Ruse argumentó que la capacidad moral humana es un producto directo de la biología, algo que aparece directamente a raíz de la selección natural. Para Ruse, la capacidad moral humana es en términos evolutivos, una adaptación <sup>8</sup>.

Francisco J. Ayala, sin embargo, afirma que en la concepción darwinista, el sentido moral es una consecuencia necesaria de la gran inteligencia humana. Ayala argumenta que nuestra inteligencia es el resultado de la selección natural y que la capacidad moral es una consecuencia de la gran inteligencia que poseen los miembros de la especie humana y, en ese sentido, no es una consecuencia directa de la selección natural —adaptación— sino una consecuencia indirecta de la misma, una exaptación o co-opción. Dicho de otro modo, un rasgo que ha evolucionado porque tenía una función pero que, más tarde, adquiere otra diferente de la que, en principio, era el objetivo de la selección natural <sup>9</sup>.

#### ALTRUISMO Y SELECCIÓN SEXUAL

Darwin consideraba difícil explicar la evolución de rasgos ornamentales, coloridos y bellos, sin una utilidad clara, como la cola de un pavo real, a partir de la selección natural. Su observación de que muchos de estos rasgos podían estar relacionados con el proceso de apareamiento le llevó a elaborar su teoría sobre la selección sexual <sup>10</sup>. Darwin define selección sexual como: “el éxito de algunos individuos, sobre otros del mismo sexo, con relación a la propagación de la especie <sup>11</sup>”, y afirma que una ventaja como esa podía ser el resultado de dos tipos distintos de competición. En el primer caso, la competición se da entre individuos del mismo sexo, generalmente machos, de cara a eliminar a sus rivales —selección intrasexual. En este primer caso, las hembras permanecen en actitud pasiva. En el segundo caso, la lucha es también entre individuos del mismo sexo, de cara a llamar la atención o excitar a los individuos del otro sexo, generalmente hembras, que ahora no permanecen pasivas, sino que seleccionan a la pareja más atractiva —selección intersexual. Las hembras tienen una actitud decisiva porque son las que eligen *de facto*.

La selección sexual es considerada un tipo especial de mecanismo implicado en ciertos episodios selectivos que impulsan rasgos recién evolucionados. El proceso de selección sexual, según Darwin, marcó profundamente la evolución de los seres humanos, porque no sólo conformó los rasgos físicos, sino también las habilidades cognitivas y los patrones de conducta.

En este trabajo se examinan los méritos y las limitaciones que subyacen a la propuesta de que el altruismo, como rasgo, evolucionó como resultado de la selección sexual, bajo determinadas condiciones especiales en la evolución humana.

La selección sexual como teoría emerge recientemente como una buena explicación complementaria a la hora de abordar el fenómeno moral y su evolución. Aunque la selección sexual es capaz de actuar en distintos niveles biológicos, con relación a la capacidad moral y al comportamiento altruista parece que el más relevante es el del momento de la elección de pareja para el apareamiento.

¿Qué papel ha podido jugar la selección sexual en la aparición de rasgos humanos únicos, como la capacidad moral, el altruismo, la bondad, la cooperación o la empatía? Se ha sugerido que algunas virtudes morales son sexualmente atractivas y que por ello podrían haber sido modeladas por el proceso de selección sexual<sup>12</sup>. ¿Podría ser, entonces, que la capacidad moral, el altruismo o la empatía fuesen resultado directo de la selección sexual? Podría ser.

En ese caso, y en la especie humana, se considerarían atractivas a la hora de escoger pareja cualidades tales como el altruismo o la capacidad moral. Es razonable suponer que esos rasgos podrían mostrarse como cualidades sexualmente atractivas. Se podría decir que la selección natural guía el curso de la evolución y que la selección sexual influye en éste, aun cuando no parezca existir ninguna razón evidente para ello. Siguiendo el discurso de Darwin en cuanto a la selección sexual, la competición sería del segundo tipo, es decir, selección intersexual. Los individuos del mismo sexo competirían entre sí, mostrando rasgos —o cualidades sexualmente atractivas como el altruismo o la capacidad moral— de cara a conseguir el emparejamiento o apareamiento con un miembro del otro sexo, que no permanecería pasivo, sino que escogería al individuo sexualmente más atractivo, aquel que ha mostrado cualidades altruistas, con el fin de reproducirse y, por tanto, de multiplicar sus genes.

Ahora bien, ¿en nuestra especie son los varones o son las mujeres quienes compiten entre sí, mostrando evidentes signos de belleza y virtud —o valores añadidos— para ser escogidos como pareja? ¿Cuál de los dos sexos es el que compete, el que muestra signos exteriores de belleza, de virtud y de valía?, ¿cuál de los dos sexos es el que selecciona?, ¿mujeres o varones, quién elige *de facto* entre los seres humanos?

Tradicionalmente, se argumenta que, tal y como sucede en la mayoría de especies animales, en el caso de los seres humanos, al ser las mujeres las que más tiempo invierten en la concepción, gestación y en la cría de la descendencia (los varones invertirían esfuerzo, principalmente en el momento anterior al de la concepción, en el apareamiento), ellas serían las que escogerían al varón que hubiese mostrado cualidades sexualmente atractivas, como el altruismo.

Aun así, en el caso de los seres humanos, podríamos encontrar este tipo de competencia también en el sentido contrario. En este trabajo se ha ahondado en la posibilidad de que fuesen las mujeres las que compitiesen entre sí, las que mostrasen sus distintas cualidades, físicas y morales, las que hiciesen alarde de éstas como rasgos sexualmente atractivos, y los varones los que llevan a cabo la elección.

Esta investigación sustenta que las mujeres, filogenéticamente hablando, poseen una ventaja adaptativa para la conducta altruista. Conducta o comportamiento sexualmente atractivo para los varones que escogerán para el emparejamiento y apareamiento a aquellas mujeres que hayan mostrado cualidades altruistas, cooperativas y empáticas, porque entre otras cosas, eso les garantiza un mejor cuidado de su futura descendencia, una mayor probabilidad de supervivencia de sus genes, y una mejor calidad de esta supervivencia.

#### BIOLOGÍA Y CULTURA

Esta ventaja adaptativa, en cuanto al comportamiento altruista, tiene bases biológicas, esto es, parte de unas diferencias que son genéticas y que, a su vez, se valen del instrumento hormonal, para ya desde una etapa muy temprana de la vida (en el desarrollo embrionario y fetal del individuo) ir fijando todo tipo de dimorfismos sexuales en el cuerpo y, por tanto, en el cerebro humano.

Los resultados de los estudios de Yamasue y colaboradores<sup>13</sup> sugieren que los factores relacionados con el dimorfismo sexual en nuestra especie pueden afectar el desarrollo neural de las regiones cerebrales llamadas "regiones sociales del cerebro", que conducen a una mayor cooperatividad (conducta cooperativa y altruista) en las mujeres, debido a efectos relativamente específicos del cromosoma X. Los factores genéticos, que incluyen los genes ligados al cromosoma X, promueven el dimorfismo sexual en la anatomía cerebral, modulando las tempranas secreciones gonadales.

Estos factores biológicos desencadenan las diferencias sexuales, pero no son los únicos a tener en cuenta. Las diferencias han sido reforzadas a lo largo de la evolución humana a partir de la división de los roles sexuales. La división de los roles sexuales prima unas cualidades en las mujeres y

desestima otras, a la vez que prima estas otras cualidades en los varones, desestimando las primeras.

Evolución biológica y evolución cultural, ambas, juegan un papel importantísimo en el comportamiento altruista. Bases biológicas y factores sociales, educacionales, contextuales y ambientales inciden en el mismo sentido.

#### BASES NEUROBIOLÓGICAS DEL COMPORTAMIENTO ALTRUISTA

Las diferencias en el comportamiento altruista (y en conductas como la cooperación o la empatía, intrínsecamente relacionadas con el altruismo) se ponen de manifiesto en investigaciones neurocientíficas en las que se muestran que se activan áreas cerebrales distintas en varones y en mujeres con relación al comportamiento altruista y a la empatía. Esta distinta activación de sustrato neural se debe a que mujeres y varones utilizan estrategias cognitivas y emocionales distintas (y, por tanto, activan áreas neurales diferentes) cuando se enfrentan a un mismo problema de contenido moral. Esto es, mujeres y varones pueden usar, por lo menos en parte, diferentes estrategias de procesamiento cognitivo y emocional que pueden contribuir a las diferencias de género en conductas como la empatía o el altruismo.

En el caso de la empatía, estudios como los de Schulte-Rüther y colaboradores<sup>14</sup> muestran cómo las regiones implicadas en el sistema de neuronas espejo —en particular la circunvolución cingulada frontal inferior— se activan cuando hacemos el ejercicio de ponernos en el lugar del otro, tanto en varones como en mujeres. Pero dicha activación es mayor, más fuerte y más prolongada en las mujeres. Además, las mujeres muestran una mayor expresividad emocional y una mayor excitación en su respuesta a las emociones de otras personas, en comparación con los varones. Las mujeres también exhiben una habilidad superior y una mayor intensidad a la hora de expresar sus emociones y experiencias. Estos hallazgos implican una ventaja en la respuesta emocional. Estas diferencias sexuales en la anatomía cerebral con relación a la expresión de las emociones, y las conductas empáticas y altruistas, pueden darnos pistas que nos ayuden a entender las bases —o los antecedentes— de la probabilidad de patologías mentales ligadas al sexo, por ejemplo, el autismo (Baron-Cohen, et al., 2005).

En cualquier caso, se conoce poco, todavía, acerca de las bases neuroanatómicas de la conducta altruista y empática, y la relación entre sexo y correlatos neurales no ha sido todavía del todo explorada. Debemos ser cautos a la hora de interpretar los resultados de las distintas técnicas de neuroimagen, ya que todavía existen algunas dificultades importantes a la hora de inferir estados mentales de ellos.

#### CONCLUSIÓN

Al estudiar desde una perspectiva filogenética la importancia del comportamiento altruista en la adaptación al entorno y la supervivencia, la relevancia de conductas cooperativas, empáticas, altruistas, de cuidado y de sacrificio se han potenciado y fijado evolutivamente de forma distinta para varones y para mujeres. Ello es debido, fundamentalmente, a que las mujeres son las reproductoras de la especie, por tanto, ligado en primera instancia a su condición biológica y en segunda a su rol sexual, en tanto son las que se han encargado de dar a luz, amamantar, criar y cuidar a la descendencia. A ellas se les ha fomentado, e incluso muchas veces se les ha caracterizado, por la expresión de sus emociones. Mientras que a los varones —producto de la evolución cultural y de esos patrones y roles de género tan dicotomizados y estandarizados— tradicionalmente se les ha reprimido sistemáticamente la expresión de sus emociones.

La influencia de dichos roles de género en muchísimas generaciones determina, además de lo que se espera como criterio de actuación —como conducta— los mecanismos neurales que subyacen a tal conducta, que en un caso es promovida y en el otro es inhibida. La teoría que apuesta por la coevolución genes-cultura se ha convertido en una buena respuesta a la hora de explicar cómo el comportamiento humano es un producto de dos procesos evolutivos complementarios y estrechamente relacionados: la evolución genética y la evolución cultural. Esta teoría de la herencia dual de la conducta humana propone que los rasgos culturales —tales como los roles de género— se adaptan y que evolucionan e influyen en el entorno social y físico en los que opera la selección genética.



## NOTAS

- 1 Trivers, R. L. (2002), *Natural Selections and Social Theory*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- 2 Darwin, C. (1871), *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: Murray.
- 3 En cuanto a la distinción entre altruismo biológico y altruismo moral podríamos matizar que son semejantes en sus consecuencias, pero sus causas son diferentes; mientras el altruismo biológico es causado por un cálculo genético, la causa del altruismo moral es la consideración del beneficio de otros.
- 4 Hamilton, W. D. (1963), "The evolution of altruistic behaviour," *American Naturalist* 97: 354-356.
- 5 Trivers, R. (1971), "The evolution of reciprocal altruism," *Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.
- 6 Wynne-Edwards, V.C. (1962), *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh: Oliver & Boyd; Wilson, D. S. (1997), "Altruism and organism: Disentangling the themes of multilevel selection theory", *The American Naturalist* 150S: 122-134.
- 7 Ayala, F. J. (2009), "What the biological sciences can and cannot contribute to ethics?" in F.J. Ayala & R. Arp (Eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- 8 Ruse, M. (2009), "The biological sciences can act as a ground for ethics", in F. J. Ayala & R. Arp (Eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- 9 Ayala, F. J. (2009), "What the biological sciences can and cannot contribute to ethics?" in F.J. Ayala & R. Arp (Eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- 10 Darwin, C. (1871), *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: Murray.
- 11 Darwin, C. (1871), *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: Murray, p. 638.
- 12 Miller, G. F. (2007), "Sexual selection for moral virtues," *Quarterly Review of Biology* 82: 97-126.
- 13 Yamasue, et al. (2008), "Sex-linked neuroanatomical basis of human altruistic cooperativeness," *Cerebral Cortex* 18: 2331-2340.
- 14 Schulte-Rüther et al (2008), "Gender differences in brain networks supporting empathy," *NeuroImage* 42: 393-403.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ayala F. J. (2009), "What the biological sciences can and cannot contribute to ethics", in F.J. Ayala & R. Arp (eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Oxford: Wiley-Blackwell.
- Bertram, B. C. R. (1982), "Problems with altruism", in K. S. C. S. Group (ed.), *Current Problems in Sociobiology*, Cambridge MA: Cambridge University Press, pp. 251-267.
- Darwin C. (1871), *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- Dawkins R. (1976), *The Selfish Gene*, Oxford: Oxford University Press.
- Derntl B. A., Finkelmeyer, S. Eickhoff, T. Kellermann, D. Falkenberg, F. Schneider, U. Habel (2010), "Multidimensional assessment of empathic abilities: neural correlates and gender differences", *Psychoneuroendocrinology* 35: 67-82.
- Duffy J. E. (1996), "Eusociality in a coral-reef shrimp", *Nature* 381: 512-514.
- Dunbar R. I. M. (1998), "The social brain hypothesis", *Evolutionary Anthropology* 13: 178-190.
- Fehr E., U. Fischbacher (2003), "The nature of human altruism", *Nature* 425: 785-791.
- Fehr E., & S. Gächter (2002), "Altruistic punishment in humans", *Nature* 415: 137-140.
- Flack J. C. & F. B. M. de Waal (2000), "Any animal whatever. Darwinian building blocks of morality in monkeys and apes", *Journal of Consciousness Studies* 7: 1-29.
- Fowler J. H. (2005), "Altruistic punishment and the origin of cooperation", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 102: 7047-7049.
- Hamilton W. D. (1963), "The evolution of altruistic behaviour", *American Naturalist* 97: 354-356.
- Hauser M.D. (2008), "Is morality natural?" *Newsweek*, <http://www.news-week.com/id/158760>.
- Jang K. L., W. J. Livesley & P. A. Vernon (2009), "Heritability of the big five personality dimensions and their facets: a twin study", *Journal of Personality* 64: 577-591.
- John O. P. & S. Srivastava (1999), "The big-five trait taxonomy: history, measurement and theoretical perspectives", in L. Pervin, O.P. John (eds.), *Handbook of Personality: Theory and Research*, New York: Guilford, pp. 102-138.
- Kokko H., M. D. Jennions, & R. Brooks (2006), "Unifying and testing models of sexual selection", *Annual Review of Ecology and Evolutionary Systems*, 37: 43-66.
- Lai, C. S., S. E. Fisher, J. A. Hurst, F. Vargha-Khadem & A. P. Monaco, V. (2001), "A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder", *Nature* 413: 519-523.
- Laland K. N., G.R. Brown, (2002), *Sense and Nonsense*. Oxford, MA: Oxford University Press.
- Maynard Smith J. (1976), "Evolution and the theory of games", *American Scientist* 64: 41-55.
- Miller G. F. (2007), "Sexual selection for moral virtues", *Quarterly Review of Biology* 82: 97-126.
- Moll J., R. Zahn, R. de Oliveira-Souza, F. Krueger, J. Grafman (2005), "The neural basis of human moral cognition" *Nature* 6: 799-809.
- O'Briain M. J., J. U. M. Jarvis & C. G. Faulkes (1996), "A dispersive morph in the naked mole-rat", *Nature* 380: 619-621.

- B. Oakley B., A. Knafo, G. Madhavan, D.S. Wilson (eds.) (2011), *Pathological Altruism*. Oxford University Press, New York.
- Paul A. (2002), "Sexual selection and mate choice", *International Journal of Primatology* 23: 877-904.
- Ruse M. (2009), "The biological sciences can act as a ground for ethics", in F. J. Ayala & R. Arp (eds.), *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- Schulte-Rüther M., H.J. Markowitsch, N.J. Shah, G.R. Fink, M. Piefke (2008), "Gender differences in brain networks supporting empathy," *NeuroImage* 42: 393-403.
- Settle T. (1993), "'Fitness' and 'altruism': traps for the unwary, bystander and biologist alike", *Biology and Philosophy* 8: 61-83.
- Shu W., H. Yang, L. Zhang, M.M. Lu & E. E. Morrisey (2001), "Characterization of a new subfamily of winged-helix/forkhead (Fox) genes that are expressed in the lung and act as transcriptional repressors," *Journal of Biological Chemistry* 276: 488-497.
- Sober E. & D. S. Wilson (1998), *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behaviour*. Cambridge MA: Harvard University Press.
- Tessman I. (1995), "Human altruism as a courtship display," *Oikos* 74: 157-158.
- Trivers R. L. (1971), "The evolution of reciprocal altruism," *Quarterly Review of Biology* 46: 35-57.
- Voorzanger B. (1984), "Altruism in sociobiology: a conceptual analysis," *Journal of Human Evolution* 13: 33-39.
- Wilson D. S. (1992), "On the relationship between evolutionary and psychological definitions of altruism and selfishness", *Biology and Philosophy* 7: 61-68.
- Wilson D. S. (1997), "Altruism and organism: Disentangling the themes of multilevel selection theory," *The American Naturalist* 150S: 122-134.
- Wilson E. O. (1975), *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge MA: Harvard University Press.
- Williams G. C. (1996), *Adaptation and Natural Selection*. Princeton NJ: Princeton University Press.
- Wynne-Edwards V. C. (1962), *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Yamasue H., O. Abe, M. Suga, H. Yamada, M.A. Rogers, S. Aoki, N. Kato, K. Kasai, (2008), "Sex-linked neuroanatomical basis of human altruistic cooperativeness," *Cerebral Cortex* 18: 2331-2340.
- Zahavi A. (1977), "Reliability in communication systems and the evolution of altruism," in B. Stonehouse & C. Perrins (eds.), *Evolutionary Ecology*. London: MacMillan Press, pp. 253-260.