

CONDUCTA PROSOCIAL: REGIONES CEREBRALES IMPLICADAS

Ferran Suay, Manuel Martí-Vilar y Susana López Tarín

Universitat de València

Resumen: Durante las últimas dos décadas se ha experimentado un incremento del interés por la conducta prosocial. Especialmente, ha aumentado el número de publicaciones cuyo foco de estudio son las bases biológicas de dicha conducta, esto no sólo proporciona una mejor comprensión de la conducta prosocial (CP) sino que también contribuye al diseño e implementación de procedimientos efectivos para incrementar las tendencias y CPs, así como para identificar tratamientos más apropiados en cuanto a los trastornos que cursan con alteraciones de la cognición social como el autismo y la esquizofrenia. Esta revisión pretende identificar las principales estructuras cerebrales implicadas en la regulación de la CP. Los resultados obtenidos enfatizan el papel de estructuras como la amígdala, como una estructura diana para la hormona hipofisaria oxitocina, y los estrógenos gonadales, así como la participación de la ínsula izquierda y las conexiones entre ambas estructuras y otras partes del cerebro como la intersección temporoparietal o la corteza anterior cingulada y las cortezas prefrontales ventromediales.

Palabras clave: prosocial, neurociencia, amígdala, ínsula.

Prosocial Behavior: Brain Regions Involved

Abstract: Research interest on prosocial behavior has increased during the past two decades. Specially a growing number of studies focusing on its biological bases have been published, aiming not just at a better understanding of this kind of behavior but also at contributing to the designs and implementation of effective procedures to increase prosocial tendencies and behaviors as well as identifying more appropriate treatments for disorders such as Autism or Schizophrenia which include severe alterations of the social cognition. This review aims at identifying the main brain structures involved in the regulation of prosocial behavior. Our results emphasize the role of structures such as the medial amygdala, as a target structure for the pituitary hormone oxytocin and the gonadal estrogens, as well as the participation of the left insular

cortex and the connections of both with other brain regions such as the temporoparietal joint or the anterior cingulate and the ventromedial prefrontal cortices.

Keywords: prosocial, neuroscience, amygdala, insula.

Introducción

Tradicionalmente, la conducta agresiva ha concitado más atención, por parte de la investigación científica, y especialmente, de la centrada en las bases biológicas, que el comportamiento prosocial. Estudios con animales pusieron inicialmente de manifiesto la relevancia de estructuras cerebrales como la amígdala o la sustancia gris periacueductual (Pinel, 2013), así como el papel crucial de neurotransmisores como la serotonina, y de hormonas como la testosterona, la oxitocina (OT), el cortisol o los estrógenos (Wicker et al., 2003). En humanos, las conductas agresivas (Trainor, Greiwe y Nelson, 2006) o antisociales (Gregory et al., 2012) han sido objeto prioritario de atención. Resulta evidente que la CP ha de involucrar algún tipo de inhibición de los impulsos agresivos.

Términos como *ayuda, cooperación, altruismo o empatía*, se refieren directamente a CPs (Martí-Vilar y Lousado, 2010: 54). La empatía, definida como la “*habilidad de compartir las experiencias afectivas de los otros*” (Singer y Lamm, 2009: 81), suele aparecer relacionada con conceptos como *compasión y contagio emocional*, y con la facilitación de las CPs. La empatía implica darse cuenta de que el estado emocional que se experimenta no es el propio, sino el de otra persona (Eisenberg, 2000), y se ha afirmado que la empatía y la estabilidad emocional pueden facilitar la CP e inhibir la agresiva (Martí-Vilar y Lorente, 2010). La constatación de que las mujeres tienden a ser más empáticas y proclives a CPs que los hombres (Martí-Vilar y Palma, 2011) apunta directamente al probable papel de las hormonas sexuales en este tipo de comportamientos. Parece obvio, que investigar las mismas estructuras y circuitos cerebrales puede ser una

estrategia efectiva para aproximarse a la comprensión de la CP, así como para avanzar en aspectos más aplicados como el tratamiento de trastornos que la afectan directamente, o el diseño de estrategias eficaces para su promoción. Recientemente, el conocimiento de las funciones de la OT relacionadas con las conductas de afiliación (Nelson, 2011) ha estimulado el interés por los posibles efectos beneficiosos de esta hormona neurohipofisaria, que encuentra receptores en estructuras centrales en la regulación emocional como la amígdala, o las cortezas cingulada e insular (Bartels y Zeki, 2004).

Conocer las bases biológicas de la empatía puede ser vital para facilitar la comunicación y las interacciones interpersonales, y poder predecir cómo actuarán las personas (Singer y Lamm, 2009). La capacidad para fomentar los comportamientos prosociales y modular o inhibir los antisociales, se beneficiará de un conocimiento detallado acerca de las estructuras y circuitos neurales que gobiernan este tipo de conductas, y éste es el objetivo de esta revisión.

1. Estructuras cerebrales y conducta prosocial

Las principales regiones cerebrales que menciona la literatura científica, en relación con la CP son la corteza Insula Anterior (IA) del hemisferio izquierdo, la amígdala, la unión temporoparietal (UTP), la Corteza Cingulada Anterior (CCA) y la Corteza Prefrontal (CPF) dorsolateral, así como el núcleo troncoencefálico de Edinger-Westphal.

1.1. Regiones corticales

El lóbulo de la ínsula está ubicado dentro del surco lateral, que separa las cortezas temporal y parietal inferior. Pese a que los intentos de relacionar las diferentes emociones con áreas cerebrales concretas no han dado resultado, hay una emoción, el asco, que muestra una relación prioritaria con esta zona del cerebro: el córtex (Wicker et al., 2003). Resulta interesante constatar que también se la ha relacionado con la empatía (Bird et al., 2010; Morrison et al., 2004), considerada como un mecanismo mediador importante de las CPs (Martí-Vilar y Lousado, 2010). Esta conexión entre ínsula y empatía aparece especialmente en estudios centrados en la observación del sufrimiento de otras personas (Jackson, Meltzoff y Decety, 2005; Singer et al., 2008).

Se ha propuesto que las cortezas insular anterior (IA) y cíngula anterior (CCA), que desempeñan un papel central en la representación de las sensaciones subjetivas propias, también podrían extender sus funciones a la percepción vicaria (Singer y Lamm, 2009). En base a esta idea Singer et al. (2004) sugieren que las representaciones corticales de los estados corporales en la IA pueden tener una doble función: permitir la formación de representaciones subjetivas de los propios sentimientos, y servir como los correlatos viscerales de una simulación de como otras personas se pueden estar sintiendo. Parece obvio que la acepción habitual del término *empatía* no queda muy lejos de esto.

En una tarea de memoria de trabajo, el grado de activación de la ínsula y la amígdala parece depender de la empatía que experimentan los sujetos. Distinguiendo entre la empatía afectiva y la cognitiva, mediante el *Multifaceted Empathy Test* (Dziobek et al. 2008), los sujetos que mostraban mayor empatía afectiva experimentaban menos actividad en la IA derecha y en la amígdala bilateral, pero cuando predominaba la empatía cognitiva, la ínsula se mantenía más activa (Moore et al., 2015).

La IA parece ser una región crítica en el procesamiento de los sentimientos propios, y de los ajenos (Singer y Lamm, 2009). Así, en sujetos que expresaban una angustia reducida mientras veían a otros experimentar dolor (Gu et al. 2010; FeldmanHall, Dalgleish y Mobbs, 2012) y comportarse de manera egoísta, se ha referido una menor actividad de la IA y la UTP (FeldmanHall, Dalgleish y Mobbs, 2012; Melloni, Lopez y Ibanez, 2014).

Comparando un grupo etiquetado como *egoísta* con otro catalogado como *prosocial*, el primero mostraba un mayor incremento de la conectividad funcional entre la ínsula anterior (IA) y la CCA (CCA). Contrariamente, el grupo más prosocial exhibía mayor actividad en la CPF y en la UTP. Al parecer, en una tarea de evaluación de riesgos, la IA y la corteza cingulada medial anterior fueron las principales estructuras implicadas en la elección de las alternativas de respuesta focalizadas en el beneficio propio (Zanon et al., 2014).

Se han asignado funciones específicas a la IA, en relación con la empatía afectiva en tareas de donación de caridad (Tusche et al., 2016), concluyendo que se podía predecir la generosidad en función de la región implicada, ya que las respuestas de la IA parecían predecir la empatía afectiva, mientras que la actividad de la UTP predecía el grado de toma de perspectiva en el proceso de decisión.

Recientemente, en pacientes con la variante conductual de la demencia frontotemporal, se ha asociado una disminución en la materia gris (pérdida de neuronas) de la IA con una escasa expresión de CP, en una versión del Juego del ultimátum, que permite identificar si los participantes eligen opciones en base a la compasión o deseo de ayudar, o se inclinan por opciones de castigo con opción a castigo (O'Callaghan et al., 2016).

La comprensión de la CI se puede beneficiar del estudio de trastornos que afectan a la conducta social, como los trastornos del espectro autista (TEA), que se han relacionado con una baja empatía y una elevada sistematización (Baron-Cohen, 2009). Se ha constatado que, mientras observaban como se infligía dolor a otra persona, pacientes con TEA no manifestaban la esperable disminución de la amplitud de los potenciales motores evocados registrados desde el músculo vicariamente afectado por el dolor, ni tampoco una respuesta neurofisiológica correlacionada con las cualidades sensoriales del dolor ajeno (Minio-Paluello et al., 2009), a diferencia de lo que sucede con sujetos no afectados.

Se ha argumentado que esta falta de empatía podría depender de un déficit interoceptivo asociado a la alexitimia (incapacidad de establecer la correspondencia entre palabras y emociones). Silani et al. (2008) destacan que los déficits funcionales en la IA se observan cuando el autismo registra comorbilidad con alexitimia, pero en ausencia de alexitimia, la actividad de la ínsula resultaba normal (Bird et al., 2010).

La relación entre alexitimia y falta de empatía revela una conexión entre la comprensión de las emociones ajenas y la de las propias. Tanto en pacientes de TEA como en sujetos neurotípicos las puntuaciones, cuando se les pedía que evaluaran sus sentimientos ante imágenes desagradables, estaban muy relacionadas con la actividad en la IA. Los pacientes, sin embargo, diferían de los controles cuando se requería introspección de sus sentimientos, y mostraban una disminución de la actividad en las regiones cerebrales implicadas en la autorreflexión/mentalización. Así, la hipoactividad de la IA no sería una característica distintiva del autismo, ni estaría en la base de la falta de empatía, sino en déficits de las regiones cerebrales que regulan la autorreflexión/mentalización (Silani et al., 2008).

Sin embargo, un estudio de resonancia magnética funcional (fMRI) no encontró diferencias significativas entre los grupos de autismo con y sin alexitimia. Únicamente la puntuación en la Escala de Alexitimia de Toronto (TAS-20), correlacionó negativamente con la percepción subjetiva de la empatía y con la actividad de esta región (Bird et al., 2010). Estos resultados sugieren la existencia de una relación entre el nivel de activación en la IA y el grado de alexitimia, cuando los pacientes veían sufrir a una persona, es decir, cuando entraba en juego la empatía.

Trabajos centrados en la empatía frente al dolor han revelado la implicación de la CCA y la IA cuando se observa a otra persona que recibe descargas eléctricas (Singer et al., 2004). Ante estímulos que provocaban dolor, se han registrado incrementos de la actividad de las regiones anterofrontal y frontomedial, incluido el giro cingulado, así como de la parte dorsal de la CCA, una zona encargada de codificar la información visual en la empatía frente al dolor (Hutchison et al., 2004; Singer et al., 2004; Morrison et al., 2004). Asimismo, hay evidencia de que una disminución de la actividad en la CCA dorsal y subgenua está relacionada con mayor incidencia de alexitimia (FeldmanHall, Dalgleish y Mobbs, 2012), lo que vendría a confirmar la influencia de estas estructuras sobre el funcionamiento de la empatía y la prosocialidad.

En virtud de su relación funcional con la IA, otras regiones cerebrales, como la UTP, y la CPF ejercen influencia sobre las CPs. En una comparativa entre grupos etiquetados como ‘egoístas’ y ‘prosociales’, se observó que la UTP y la CPF, eran más activas en el grupo prosocial (Zanon et al., 2014). La UTP se considera implicada en la Teoría de la Mente (Young et al., 2007), y su actividad está reducida en sujetos que declararon experimentar poca angustia ante el sufrimiento ajeno (FeldmanHall, Dalgleish y Mobbs, 2012). Se ha observado que los sujetos con altas puntuaciones en el rasgo

‘amabilidad’ tendían a tomar decisiones de atribución emocional más rápidamente, a la vez que exhibían una mayor actividad en la UTP derecha (Haas et al., 2015).

La actividad de la CPF medial también resulta crucial para llevar a cabo CPs (Zanon et al., 2014) y la toma de decisiones (Tirapu 2012; Jung, Sul y Kim, 2013). La CPF medial, el córtex cingulado posterior y la UTP están más activadas cuando los sujetos adoptan decisiones que favorecen a otros, que bajo la condición “decisión para uno mismo”. En la misma línea se ha referido mayor actividad en la CPF y en la UTP en un grupo calificado como ‘prosocial’ (Zanon et al., 2014), y un papel destacado de la CPF dorsolateral en el control de los impulsos egoístas, en una versión del juego del dictador que incluía la opción de administrar castigos (Strang et al., 2015). Los participantes eran menos capaces de adaptar su conducta estratégicamente cuando se les estimulaba la CPF dorsolateral derecha (Strang et al., 2015).

1.2. Estructuras subcorticales

La amígdala, situada bilateralmente en el interior de cada lóbulo temporal ejerce una función relevante en la regulación emocional (Pinel, 2013), y está profusamente conectada con la CPF ventromedial, de la que también recibe aferencias (Price, 2003). Estas conexiones bidireccionales permiten que la actividad cognitiva ejerza un efecto (fundamentalmente inhibitorio) sobre la expresión de las emociones, por lo que parece probable que tenga influencia sobre la CP.

Partiendo de que la ansiedad social está asociada con un incremento en la actividad de la amígdala (Labuschagne et al., 2010), se ha constatado que la OT es capaz de reducir la excitabilidad de esta estructura cerebral (Martino, 2014). La administración de OT

intranasal a varones humanos ha mostrado producir una disminución de la actividad amigdalina (Kirsch et al., 2005), que argumenta en favor de la hipótesis del efecto amortiguador de la OT sobre la amígdala. Se ha constatado que la integridad de la amígdala basolateral es imprescindible para que las ratas prefieran las recompensas mutuas en una tarea de elección prosocial. Las ratas lesionadas mostraban niveles más bajos de prosocialidad con respecto a otra rata, pero no así cuando se relacionaban con un juguete inanimado con forma de rata, mostrando así un efecto específico sobre el comportamiento dirigido a otros congéneres (Hernandez-Lallement et al., 2015i).

Mediante fMRI, se han observado reacciones diferentes a una violación de la confianza, en sujetos que recibían o bien OT intranasal, o bien un placebo. La OT mostró contribuir a un mayor mantenimiento de la confianza, que se producía con una disminución en la actividad de la amígdala, que de nuevo sustenta el llamado efecto amortiguador (Baumgartner et al., 2008).

Varios estudios han encontrado que, en machos de ratón de campo la tendencia a las CPs disminuye a medida que se incrementa la actividad de la amígdala medial (AMED). Esto se ha observado incrementando experimentalmente la expresión de los receptores estrogénicos alfa ($ER\alpha$), para observar el aumento subsiguiente de las conductas alopARENTALES (cuidado de crías ajenas), y de a preferencia por las relaciones sociales (Cushing et al., 2008).

La influencia de los receptores alfa de estrógeno ($ER\alpha$) en las CPs puede observarse manipulando su expresión en la AMED y en el núcleo del lecho de la estría terminal (NLET) (Perry, Carter y Cushing, 2015; Cushing, 2016). Se ha evidenciado una correlación inversa entre la expresión de estos receptores y su acción sobre la AMED, con la CP, en estudios con animales: en la medida en que se facilitaba la acción de los

estrógenos sobre la AMED, las CPs disminuían (Cushing y Kramer, 2005, citado en Cushing et al., 2008). En machos de ratón de campo tratados con un agonista selectivo de los $ER\alpha$, que aumentaba su expresión en la AMED, el área preóptica medial y el NLET, los resultados confirman la hipótesis de que las CPs y el comportamiento aloparental disminuyen cuando se activan los $ER\alpha$, y que su activación incrementa la agresión en ambos dos sexos (Perry, Carter y Cushing, 2015).

En el troncoencéfalo, el núcleo de Edinger-Westphal controla el tamaño de la pupila, no sólo en respuesta a las variaciones de la luminosidad, sino también como respuesta empática. Se ha observado, por ejemplo, que la pupila se contraía significativamente cuando los participantes presenciaban imágenes de caras tristes (Harrison et al., 2006).

2. Discusión.

La CP es una amplia categoría conductual, que puede estar compuesta por muy diversos aspectos, y por tanto, requerir de muy diversas regiones cerebrales. Aunque es muy frecuentemente asociarla con la empatía, no cabe duda que incluye un componente de planificación estratégica. A menudo, la CP se enmarca en una dinámica de reciprocidad, que puede retribuir beneficios futuros (refuerzos diferidos). En esta medida, parece plausible que las áreas prefrontales sean especialmente relevantes.

Por otra parte, y más en la línea de las respuestas empáticas, uno de los aspectos básicos es la capacidad de contagio emocional, en que el núcleo Edinger-Westpal, cuya función más conocida es el control de la dilatación pupilar, tendría un papel central en las respuestas de reconocimiento de emociones en otros.

Otro de los componentes cruciales de la CP es la inhibición de respuestas agresivas, en la que la amígdala desempeña un papel importante. Sensible a influencias hormonales (hormonas sexuales, oxitocina...), sus conexiones bidireccionales con la corteza frontal permiten, tanto que las reacciones emocionales afecten la actividad cognitiva, como que ésta (pensamientos, auto-diálogo...) pueda inhibir la actividad amigdalina, facilitando así la expresión de CP's.

El interés por las bases neurobiológicas de la CP ha crecido en los últimos 15 años. Más allá de la necesidad de conocer los mecanismos que regulan el comportamiento, el conocimiento derivado de este tipo de investigaciones contribuirá a la comprensión de los diversos procesos que participan en la CP, y puede redundar en un incremento de la capacidad para diseñar intervenciones apropiadas para fomentar las CP's en todos los ámbitos de la convivencia humana.

BIBLIOGRAFÍA

- Baron-Cohen, S. (2009). Autism: the empathizing-systemizing (E-S) theory. *Annals of the New York Academy of sciences*, 1156, 68-80. doi: 10.1111/j.1749-6632.2009.04467.x
- Bartels, A. y Zeki, S. (2004). The neural correlates of maternal and romantic love. *Neuroimage*, 21, 1155-1166. doi: 10.1016/j.neuroimage.2003.11.003
- Baumgartner, T., Heinrichs, M., Vonlanthen, A., Fischbacher, U. y Fehr, E. (2008). Oxytocin shapes the neural circuitry of trust and trust adaptation in humans. *Neuron*, 58(4), 639-650. doi: 10.1016/j.neuron.2008.04.009

Bird, G., Silani, G., Brindley, R., White, S., Frith, U. y Singer, T. (2010). Empathic brain responses in insula are modulated by levels of alexithymia but not autism. *Brain. A journal of neurology*, 133, 1515-1525. doi: 10.1093/brain/awq060

Cushing, B. S. (2016). Estrogen receptor alpha distribution and expression in the social neural network of monogamous and polygynous *Peromyscus*. *PLoS ONE*, 11 (3), 1-11. doi: 10.1371/journal.pone.0150373

Cushing, B. S., y Kramer, K. M. (2005). Microtines: a model system for studying the evolution and regulation of social monogamy. *Acta Theriologica Sinica*, 25, 182-199. En

Cushing, B. S., Perry, A., Musatov, S., Ogawa, S., y 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., Perry, A. Musatov, S, Ogawa, S., y 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

Dziobek, I., Rogers, K., Fleck, S., Bahnemann, M., Heekeren, H. R., Wolf, O. T y Convit, A. (2008). Dissociation of cognitive and emotional empathy in adults with Asperger Syndrome using the Multifaceted Empathy Test (MET). *Journal of Autism and Developmental Disorders*, 38, 464-473. doi: 10.1007/s10803-007-0486-x

Eisenberg, M. (2000). Emotion, regulation, and moral development. *Annual review of Psychology*, 51, 665-697. doi: 10.1146/annurev.psych.51.1.665

FeldmanHall, O., Dalgleish, T. y Mobbs, D. (2012). Alexithymia decreases altruism in real social decisions. *Córtex*, 49(3), 899-904. doi: 10.1016/j.cortex.2012.10.015

Gregory, S., Ffytche, D., Simmons, A., Kumari, V., Howard, M., Hodgins, S. y 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

Gu, X., Liu, X., Guise, K. G., Naidich, T. P., Hof, P. R. y Fan, J. (2010). Functional dissociation of the fronto-insular and anterior cingulate cortices in empathy for pain. *The Journal of Neuroscience*, 30(10), 3739-3744. doi: 10.1523/jneurosci.4844-09.2010

Haas, B. W., Ishak, A., Denison, L., Anderson, I y Filkowski, M. M. (2015). Agreeableness and brain activity during emotion attribution decisions. *Journal of Research in Personality*, 57, 26-31. doi: 10.1016/j.jrp.2015.03.001

Harrison, N. A., Singer, T., Rotshtein, P., Dolan, R. J. y Critchley, H. D. (2006). Pupillary contagion: central mechanisms engaged in sadness processing. *Social cognition and affective neuroscience*, 1, 5-17. doi: 10.1093/scan/nsl006

Hernandez-Lallement, J., van Wingerden, M., Schäble, S. y Kalesncher, T. (2015). Basolateral amygdala lesions abolish mutual reward preferences in rats. *Neurobiology of Learning and Memory*, 127, 1-9. doi: 10.1016/j.nlm.2015.11.004

Hutchison, W. D., Davis, K. D., Lozano, A. M., Tasker, R. R. y Dostrovsky, J. O. (1999). Pain-related neurons in the human cingulate cortex. *Nature Neuroscience*, 2, 403-405. doi: 10.1038/8065

Jackson, P. L., Meltzoff, A. N. y Decety, J. (2005). How do we perceive the pain of others? A window into the neural processes involved in empathy. *Neuroimage*, 24, 771-779. doi: 10.1016/j.neuroimage.2004.09.006

Jung, D., Sul, S., y Kim, H. (2013). Dissociable neural processes underlying risky decisions for self versus other. *Frontiers in Neuroscience*, 7(15), 1-12. doi: 10.3389/fnins.2013.00015

Kirsch, P., Esslinger, C., Chen, Q., Mier, D., Lis, S., Siddhanti, S., Gruppe, H., Mattay, V. S., Gallhofer, B. y Meyer-Lindenberg, A. (2005). Oxytocin modulates neural circuitry for social cognition and fear in humans. *The Journal of Neuroscience*, 25(49), 11489-11493. doi: 10.1523/jneurosci.3984-05.2005

Labuschagne, I., Phan, K. L., Wood, A., Angstadt, M., Chua, P., Heinrichs, M., Stout, J. C. y Nathan, P. J. (2010). Oxytocin attenuates amygdala reactivity to fear in generalized social anxiety disorder. *Neuropsychopharmacology*, 35, 2403-2413. doi: 10.1038/npp.2010.123

Martí-Vilar, M. y Lorente, S. (2010). Factores determinantes de las conductas prosociales. En M. Martí-Vilar (Eds.), *Razonamiento moral y prosocialidad. Fundamentos*. Madrid: Editorial CCS. doi: 10.13140/RG.2.1.5095.6002

Martí-Vilar, M. y Lousado, D. (2010). Relación entre la cognición y la conducta moral. En M. Martí-Vilar (Eds.), *Razonamiento moral y prosocialidad. Fundamentos*. Madrid: Editorial CCS. doi: 10.13140/RG.2.1.3589.0408

Martí-Vilar, M y Palma, J. (2011). Diferències del sexe i edat en la disposició empàtica dels estudiants de secundària. *Anuari de Psicologia de la Societat Valenciana de Psicologia*, 13(1-2), 255-277.

Martino, P. (2014). Aspectos comportamentales de la oxitocina: su influencia en el estrés y en la cognición social. *Cuadernos de Neuropsicología, PanamericanJournal of Neuropsychology*, 8(2), 202-216. doi: 10.7714/cnps/8.2

Melloni, M., Lopez, V. y Ibanez, A. (2014). Empathy and contextual social cognition. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 14, 407-425. doi: 10.3758/s13415-013-0205-3

Minio-Paluello, I., Baron-Cohen, S., Avenanti, A., Walsh, V. y 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

Moore, R. C., Dev, S. I., Jeste, D. V., Dziobek, I. y Eyler, L. T. (2015). Distinct neural correlates of emotional and cognitive empathy in older adults. *Psychiatry Research: Neuroimaging*, 232, 42-50. doi: 10.1016/j.pscyhresns.2014.10.016

Morrison, I., Lloyd, D., di Pellegrino, G. y Roberts, N. (2004). Vicarious responses to pain in anterior cingulate cortex: is empathy a multisensory issue? *Cognitive, affective, and behavioral Neuroscience*, 4, 270-278. doi: 10.3758/cabn.4.2.270

Nelson, R. J. (2011). *An Introduction to Behavioral Endocrinology* (4 ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

O'Callaghan, C., Bertoux, M., Irish, M., Shine, J. M., Wong, S., Spiliopoulos, L., Hodges, J. R. y Hornberger, M. (2016). Fair play: social norm compliance failures in behavioural variant frontotemporal dementia. *Brain. A Journal of neurology*, 139, 204-216. doi: 10.1093/brain/awv315

Perry, A. N., Carter, C. S. y Cushing, B. S. (2015). Effects of postnatal estrogen manipulations on juvenile alloparental behavior. *Hormones and Behavior*, 75, 11-17. doi: 10.1016/j.yhbeh.2015.07.019

Pinel, J. P. J. (2013). *Biopsychology* (9ed.). Boston, Massachusetts: Pearson Education.

Price, J. L. (2003) Comparative aspects of amygdala connectivity. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 985, 50-58. doi: 10.1111/j.1749-6632.2003.tb07070.x

Silani, G., Bird, G., Brindley, R., Singer, T., Frith, C. y Frith, U. (2008). Levels of emotional awareness and autism: An fMRI study. *Social Neuroscience*, 3, 97-112. doi: 10.1080/17470910701577020

Singer, T. y 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., Seymour, B., O'Doherty, J., Kaube, H., Dolan, R. J. y Frith, C. D. (2004). Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain. *Science*, 303, 1157-1162. doi: 10.1126/science.1093535

Singer, T., Snozzi, R., Bird, G., Petrovic, P., Silani, G., Heinrichs, M., y Dolan, R. J. (2008). Effects of oxytocin and prosocial behaviour on brain responses to direct and vicariously experienced pain. *Emotion*, 8, 781-791. doi: 10.1037/a0014195

Strang, S., Gross, J., Schuhmann, T., Riedl, A., Weber, B. y Sack, A. T. (2015). Be nice if you have to – the neurobiological roots of strategic fairness. *Social Cognitive and Affective Neuroscience (SCAN)*, 10(6), 790-796. doi: 10.1093/scan/nsu114

Tirapu Ustárroz, J. (2012). Cognición social en adicciones. *Trastornos Adictivos*, 14(1), 3-9. doi: 10.1016/S1575-0973(12)70037-5

Trainor, B. C., Greiwe, K. M. y 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

Tusche, A., Böckler, A., Trautwein, F. M. y Singer, T. (2016). Decoding the charitable brain: Empathy, perspective taking, and attention shifts differentially predict altruistic giving. *The Journal of Neuroscience*, 36(17), 4719-4732. doi: 10.1523/jneurosci.3392-15.2016

Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J. P., Gallese, V., y Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in My insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, 40(3), 655-664.

Young, L., Cushman, F., Hauser, M y Saxe, R. (2007). The neural basis of the interaction between theory of mind and moral judgement. *Proceedings of the National Academy of Science*, 104(20), 8235-8240. doi: 10.1073/pnas.0701408104

Zanon, M., Novembre, G., Zangrando, N., Chittaro, L. y Silani, G. (2014). Brain activity and prosocial behavior in a simulated life-threatening situation. *NeuroImage*, 98, 134-146. doi: 10.1016/j.neuroimage.2014.04.053