



Universiteit  
Leiden  
The Netherlands

## The neurocognitive development of social decision-making

Bos, W. van den

### Citation

Bos, W. van den. (2011, April 12). *The neurocognitive development of social decision-making*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/16711>

Version: Not Applicable (or Unknown)

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/16711>

**Note:** To cite this publication please use the final published version (if applicable).

---

## Summary in Dutch

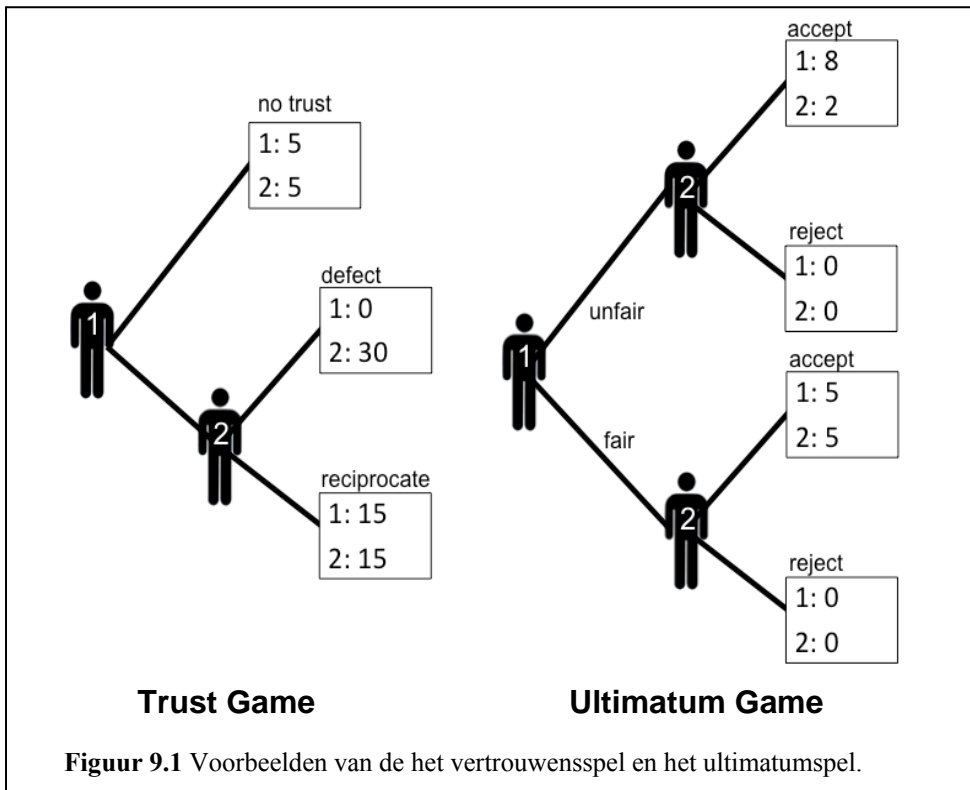
Het onderzoek beschreven in dit proefschrift is gericht op de ontwikkeling van functioneel gedefinieerde netwerken die betrokken zijn bij het maken van keuzes in een sociale context, gedurende de adolescentie. De adolescentie is een periode van grote sociale heroriëntatie; in de vroege adolescentie zijn individuen meer geneigd tot zelfgerichte gedachten en handelingen (Eisenberg et al., 1995; Elkind, 1985), terwijl zij later in de adolescentie meer geneigd zijn om aan anderen te denken, verantwoordelijkheid te nemen, en hun zelfzuchtige impulsen onder controle te houden (Steinberg, 2009). Deze veranderingen in prosociaal gedrag gaan gepaard met grote verandering in de structuur van de hersenen (Giedd et al., 1999). In het algemeen wordt door neurologische ontwikkelingsmodellen verondersteld dat de veranderingen in sociaal gedrag worden gemedieerd door veranderingen in hersenfunctie. Deze veronderstelling wordt gesteund door ontwikkelingsstudies die hebben aangetoond dat de functionele ontwikkeling *en* structurele ontwikkeling van de hersenen een zeer overeenkomstig patroon laten zien (Casey et al., 2005). Bovendien blijken deze functionele veranderingen geassocieerd te zijn met ontwikkelingsveranderingen in cognitieve functies (Crone, 2009). Echter, op dit moment is er niet veel bekend over hoe de veranderingen in de hersenen bijdragen aan specifieke veranderingen in sociaal gedrag.

Neurowetenschappelijke modellen suggereren dat er verschillende breinnetwerken zijn die bijdragen aan sociaal gedrag; het 'sociale-brein' netwerk dat betrokken is bij het begrijpen van overtuigingen en intenties van anderen, en neurale netwerken met een meer algemene rol in leren en reguleren van gedrag (Sanfey, 2007; Frank et al., 2009). Deze netwerken, die zijn geïdentificeerd in neuroimaging studies met volwassenen, functioneren als een referentiepunt voor het begrijpen van de neurologische veranderingen die ten grondslag liggen aan de ontwikkeling van sociaal gedrag. De in dit proefschrift beschreven experimenten waren gericht op het onderzoeken van ontwikkelingsveranderingen in deze specifieke functionele netwerken. Het eerste deel van dit proefschrift is gericht op de hypothese dat de ontwikkeling van sociaal gedrag gedurende de adolescentie is gerelateerd aan de toenemende

vaardigheid het perspectief van de ander in te nemen (Eisenberg et al., 1991, 1995, 2006). Daardoor ligt de focus van de eerste hoofdstukken op de ontwikkeling van het sociale-breïn netwerk. Het tweede deel van dit proefschrift is gericht op de verschillen in sociale ontwikkeling in de context van herhaalde sociale interacties, en de ontwikkelingsveranderingen in de bijbehorende affectieve en regulatie netwerken. In het eerste deel van het proefschrift staan twee experimentele paradigma's van de economische speltheorie centraal; de Trust Game (het vertrouwensspel) en Ultimatum Game (het ultimatumspel). Beiden zijn zeer simpele spellen waarbij twee spelers een bepaald geld bedrag kunnen delen. In het vertrouwensspel gaat het om vertrouwen en wederkerigheid. De eerste speler in het spel krijgt een bepaald geld bedrag (10 euro) en kan kiezen om dit eerlijk te delen (5 euro voor beide spelers) of om het gehele bedrag aan de andere speler te geven (zie Figuur 9.1). Als de eerste speler alles aan de andere speler geeft dan wordt dit verdrievoudigd (het totaal is 30 euro). De tweede speler heeft nu ook weer twee keuzes. Deze kan het totale bedrag voor zichzelf houden, of dit bedrag weer eerlijk delen (15 euro voor beide spelers). De eerste speler is op de hoogte van de mogelijkheid van de tweede spelers, en zal dus alleen het geld aan de tweede speler geven al hij er op vertrouwt dat deze speler eerlijk zal gaan delen. De tweede speler is wederkerig als hij het vertrouwen van de ander beloont met het eerlijk delen van het nieuwe bedrag, en wordt als zelfzuchtig bestempeld als hij al het geld voor zichzelf houdt. Dit spel wordt vaak maar een ronde gespeeld, met anonieme spelers, de tweede speler kan dus gemakkelijk het geld voor zichzelf houden. De voorspelling vanuit economische theorie is dan ook dat mensen het geld altijd voor zichzelf zullen houden en daarom ook dat mensen als eerste speler de ander nooit zullen vertrouwen. Toch zien we dat in de werkelijkheid mensen elkaar toch vaak vertrouwen en ook dat er vaak sprake is van wederkerigheid (Berg et al., 1995).

In het ultimatumspel draait het om eerlijkheid. In dit spel zijn er ook weer twee spelers en begint de eerste speler met een bepaald geld bedrag (10 euro). De eerste speler moet de tweede een aanbod doen om dit bedrag te verdelen. De tweede speler kan dit aanbod weigeren en dan krijgen beide spelers niks, of hij kan het aanbod aannemen en dan krijgen beiden spelers uitbetaald wat de eerste speler voorstelde (zie Figuur 9.1). Economische theorie voorspelt dat mensen alle verdelingen aannemen waarbij zij meer krijgen dan 0 euro; iets is immers meer dan niets. Uit onderzoek blijkt dit niet het geval te zijn: een oneerlijke verdeling, bijvoorbeeld 8 voor mij en 2 voor jou, wordt over het algemeen geweigerd (dan liever helemaal niks!). Ook dit spel wordt over het algemeen maar een keer gespeeld dus kan er niet onderhandeld worden (de spelers kunnen elkaar ook niet zien of spreken). Hoofdstukken 2 tot en met 4 beschrijven

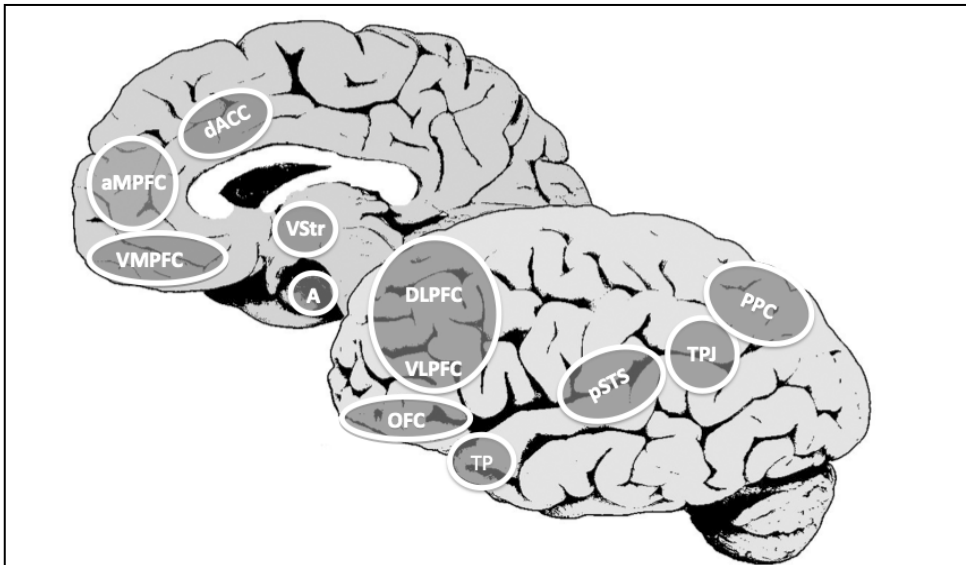
experimenten met de Developmental Trust Game (DTG), een kindvriendelijke versie van het vertrouwensspel (Berg et al., 1995) dat ontwikkeld is om individuele en ontwikkelingsverschillen te meten in de mate waarin proefpersonen het perspectief van de ander in acht nemen (Malhotra et al., 2004). In hoofdstuk 5 wordt een onderzoek met het mini-ultimatums spel besproken.



De studie beschreven in **hoofdstuk 2** had twee doelen: (1) om een nieuwe versie van het vertrouwensspel te ontwikkelen dat ons in staat stelde het ontwikkelingstraject van vertrouwen en wederkerigheid te onderzoeken tijdens de adolescentie, en (2) te onderzoeken in welke mate vertrouwen en wederkerigheid gevoelig zijn voor de vaardigheid het perspectief van de ander in te nemen. Vier groepen jongeren tussen 9 en 25 jaar namen deel aan deze studie. Alle deelnemers speelden meerdere rondes van het ontwikkelingsvertrouwensspel, in de rol van speler 1 en 2, telkens met een andere anonieme speler.

Zoals verwacht toonden de resultaten een algemene stijging van zowel vertrouwen als wederkerigheid tijdens de ontwikkeling. Dit resultaat geeft aan dat het ontwikkelingsvertrouwensspel in staat was om de algemene toename van

prosociaal gedrag gedurende de adolescentie, zoals beschreven in de ontwikkelingsliteratuur, vast te leggen. Daarbij hebben de resultaten van deze studie ook aangetoond dat de ontwikkelingsverschillen in vertrouwen en wederkerigheid gerelateerd waren aan de mate waarin de proefpersonen rekening hielden met het perspectief van de ander. Hoewel alle leeftijdsgroepen vaker bereid waren om de ander te vertrouwen wanneer het risico relatief klein was, waren er leeftijdsgerelateerde veranderingen in de gevoeligheid voor het voordeel van de andere speler. Alleen de oudste deelnemers waren vaker bereid om te vertrouwen wanneer het voordeel voor de andere speler relatief groot was. Alle leeftijdsgroepen, met uitzondering van de jongste, waren vaker bereid om wederkerigheid te tonen wanneer voordeel van het krijgen van vertrouwen relatief groot was. Echter, pas vanaf medio adolescentie waren deelnemers ook vaker bereid wederkerigheid te tonen als het risico voor de eerste speler relatief groot was. Deze leeftijdsverschillen in gevoeligheid voor risico's en voordelen ondersteunen de hypothese dat, naast een algemene toename van sociaal gedrag, het perspectief van de ander steeds belangrijker wordt tijdens adolescentie.



**Figuur 1.2** Schematic representation of the networks of brain areas involved in social decision-making: aMPFC = anterior Medial Prefrontal Cortex, TPJ = Temporal Parietal Junction, pSTS = posterior Superior Temporal Sulcus, TP = Temporal Poles, Vstr = Ventral Striatum, A = Amygdala, VMPFC = Ventro Medial Prefrontal Cortex, OFC = Orbito frontal Cortex, dACC = dorsal Anterior Cingulate, DLPFC = Dorsolateral Prefrontal Cortex, VLPFC = Ventrolateral Prefrontal Cortex, PPC = Posterior Parietal Cortex.

**Hoofdstuk 3** beschrijft de tweede empirische studie met het ontwikkelingsvertrouwensspel. Het doel van deze studie was de neurale correlaten van individuele verschillen in wederkerigheid te onderzoeken. Deze studie was speciaal gericht op de netwerken die in verband zijn gebracht met beslissingen in sociale context; het sociale-brein netwerk (aMPFC, TPJ), het affectieve netwerk (ventrale striatum en insula) en het netwerk geassocieerd met de regulering van zelfzuchtige impulsen (ACC, DLPFC, zie figuur 9.2). Bovendien werd deze studie geïnspireerd door eerdere bevindingen dat wederkerigheid deels wordt ingegeven door individuele verschillen in de algemene tendens om de gevolgen voor anderen in acht te nemen (Sociale Waarde Oriëntatie: McClintock en Allison, 1989; De Dreu en Van Lange, 1995).

In deze studie speelden volwassen deelnemers tussen de 18 en 22 jaar de tweede speler in het ontwikkelingsvertrouwensspel terwijl zij in een MRI-scanner lagen. Zoals verwacht bleek uit onze gedragsresultaten dat de deelnemers vaker wederkerigheid vertoonden wanneer de andere speler een groot risico had genomen, wat aangeeft dat de deelnemers de gevolgen voor de andere spelers in acht namen. Uit de fMRI-analyses bleek dat de twee belangrijke gebieden van het sociale-breinetwerk, de aMPFC en TPJ (Frith en Frith, 2003), verschillende functies hadden in wederkerig gedrag. In overeenstemming met eerdere studies was er meer activiteit in de aMPFC wanneer deelnemers voor zichzelf kozen vergeleken met wanneer zij deelden met de ander (Gallagher et al., 2002; Decety et al., 2004). Dit resultaat is in overeenstemming met de hypothese dat de aMPFC belangrijk is voor zelfgerichte processen (Northoff et al., 2006; Ochsner, 2008). In tegenstelling tot de aMPFC was de rechter TPJ niet gevoelig voor de aard van de keuze (alles houden of delen), maar wel voor de risicomaniplatie. Hieruit blijkt dat de rechter TPJ betrokken is bij het richten van aandacht op de uitkomsten voor de ander (Lamm et al., 2007).

Verdere analyses toonden aan dat de activiteit in het affectieve netwerk gevoelig was voor individuele verschillen in sociale-waardeoriëntatie. De activiteit van het striatum was hoger voor wederkerige keuzes dan voor zelfzuchtige keuzes, maar dit gold alleen voor de prosociale deelnemers. Voor de deelnemers met een zelfzuchtige waardeoriëntatie bleek juist het tegenovergestelde patroon. Deze resultaten werden geïnterpreteerd in het kader van een recente neurowetenschappelijke theorie over sociale voorkeuren. Deze theorie stelt dat voor prosociale personen wederkerigheid als een beloning wordt gezien, en dat voor zelfzuchtige individuen het materiële gewin een hogere beloningswaarde heeft. Daarbij stelt deze theorie dat het nut van sociale uitkomsten is vertegenwoordigd in het striatum (Fehr en Camerer, 2007).

**Hoofdstuk 4** beschrijft ontwikkelingsverschillen in de hersengebieden die betrokken zijn bij wederkerigheid en het innemen van het perspectief van de ander. Om deze ontwikkelingsverschillen te toetsen, is er een studie gedaan met het ontwikkelingsvertouwen spel met deelnemers tussen de 12 en 22 jaar. De deelnemers waren verdeeld in drie leeftijdsgroepen (12-14 jaar, 15-17 jaar en 18-22 jaar), en speelden telkens de tweede speler in het ontwikkelingsvertouwen spel terwijl zij in de MRI-scanner lagen.

Uit de resultaten van deze studie bleek, net zoals in de eerdere gedragsstudie (hoofdstuk 2), dat naarmate de proefpersonen ouder werden zij gevoeliger waren voor het perspectief van de ander. Daarbij bleek ook dat deze aan leeftijd gerelateerde gevoeligheid voor het perspectief van de ander samenhang met een toename in activiteit in de linker TPJ. De activiteit in de aMPFC liet het tegenovergestelde patroon zien; deze was juist actiever voor de jongste deelnemers. Deze resultaten zijn consistent met eerdere bevindingen van ontwikkelingsstudies waaruit bleek dat kinderen en volwassenen wel hetzelfde netwerk van gebieden activeren, maar dat er een verschuiving is in activiteit binnen het netwerk van de aMPFC naar de TPJ (Wang et al., 2006; Pfeifer et al., 2007; Blakemore, 2008). Onze resultaten ondersteunen de hypothese dat deze verschuiving in de balans van aMPFC naar TPJ gerelateerd is aan een afname van zelf gericht denken en een toename in de aandacht voor de ander in sociale besluitvorming.

Deze studie toonde ook aan dat de insula gevoelig was voor het schenden van persoonlijke normen. Echter, in tegenstelling tot de veranderingen in het sociale-breinnetwerk, toont de activiteit in deze gebieden geen ontwikkelingsverschillen. Dit lijkt aan te geven dat dit netwerk al op jongere leeftijd hetzelfde functioneert als bij volwassenen. Tot slot, vonden wij ook dat voor de oudste groep DLPFC-activiteit toenam als men vertrouwd werd door de ander, terwijl dit niet het geval was bij de jongere groepen. Deze toename was tevens gerelateerd aan toenemende gevoeligheid voor het perspectief van de ander. Gezien de eerder aangetoonde rol van de DLPFC in cognitieve controle (Miller & Cohen, 2001) en de regulatie van zelfzuchtige impulsen (Rilling et al., 2007), lijkt dit patroon van activiteit te wijzen op een betere regulatie van sociaal gedrag met toenemende leeftijd.

In het volgende hoofdstuk (**hoofdstuk 5**) zijn de ontwikkelingsverschillen in de hersengebieden die betrokken zijn bij het beoordelen van eerlijkheid onderzocht. Dit onderzoek was geïnspireerd op eerdere gedragsstudies die lieten zien dat kinderen al op zeer jonge leeftijd gevoelig zijn voor eerlijkheid, maar ook dat er nog belangrijke ontwikkelingen zijn in de mate dat het perspectief van de ander in deze overwegingen een rol speelt (Sutter, 2007; Guroglu et al.,

2009). Bijvoorbeeld, in een studie met het mini-ultimatumspeel waren volwassen eerder geneigd om een oneerlijk aanbod te accepteren als de aanbieder hiervan geen andere keuze had, maar de jongste deelnemers (9 jaar) waren hier veel minder toe bereid.

In de neuroimaging studie met het mini-ultimatumspeel hebben wij de ontwikkelingsverschillen in de hersengebieden onderzocht van deelnemers tussen de 10 en 20 jaar oud. In overeenstemming met eerdere gedragsstudies, vonden wij dat deelnemers van alle leeftijden een oneerlijk aanbod vaker afwezen wanneer er ook een eerlijk alternatief was voor de aanbieder (Guth et al., 2008). Deze resultaten ondersteunen de hypothese dat een gevoel voor eerlijkheid zich al vroeg ontwikkelt (Fehr et al., 2008; Guroglu et al., 2009.). Echter, kinderen waren, vergeleken met volwassenen, vaker geneigd om een oneerlijk aanbod af te wijzen wanneer er geen alternatief was voor de aanbieder. Dit geeft aan dat pas op latere leeftijd het perspectief van de ander ook een belangrijke rol gaat spelen in deze eerlijkheidsoverwegingen. Uit de fMRI-analyses bleek dat de activiteit in de TPJ in verband kon worden gebracht met de eerlijkheidsoverweging in het geval dat de aanbieder geen alternatieve keuze had. Daarbij bleek dat er voornamelijk verhoogde activiteit was in de TPJ wanneer dergelijke oneerlijke aanbiedingen werden afgewezen. Dit patroon van activiteit werd geïnterpreteerd als een mogelijke reflectie van schuldgevoel (Takahashi et al., 2004).

De gedrags- en imaging-resultaten samen genomen geven aan dat er (1) een leeftijdsgelateerde toename is in de gevoeligheid voor het perspectief van de ander en (2) dat deze toename samengaat met de toenemende rol van de TPJ in eerlijkheidsoverwegingen. Bovendien waren er nog twee resultaten die zeer overeenkomstig waren met de resultaten van Hoofdstuk 4: (1) dat de DLPFC een toenemende rol kreeg in de eerlijkheidsoverwegingen naarmate de deelnemers ouder werden en (2) dat de voor alle leeftijden de activiteit in insula gerelateerd was aan het overtreden van een sociale norm. In overeenstemming met de resultaten van het ontwikkelingsvertrouwen spel leveren deze bevindingen het bewijs voor; (1) een vroegtijdige ontwikkeling van het affectieve netwerk dat betrokken is bij de opsporing van normovertredingen, en (2) een geleidelijke toename in de betrokkenheid van gebieden die gerelateerd zijn aan het innemen van het perspectief van de ander (TPJ), en de regulering van sociaal gedrag (DLPFC).

Het tweede deel van het proefschrift (Hoofdstukken 6 tot en met 8) is gericht op ontwikkelingsverschillen in het aanpassen van sociaal gedrag op basis van veranderingen in de omgeving. Het aanpassen van gedrag gebeurt vaak op basis van terugkoppeling vanuit de omgeving. Deze terugkoppeling kan positief zijn,



en het vertoonde gedrag bevorderen, of negatief zijn en juist het vertoonde gedrag ontmoedigen en aangeven dat aanpassing van gedrag nodig is. In dit deel van het proefschrift is onderzocht hoe deze aanpassingsmechanismen werken en ontwikkelen in een sociale context en hoe de neurale mechanismen die betrokken zijn bij aanpassing van gedrag zich ontwikkelen.

De studie beschreven in **hoofdstuk 6** had twee doelstellingen: (1) het onderzoeken van de ontwikkeling van adaptief sociaal gedrag in een vertrouwensspel met meerdere rondes en (2) het onderzoeken van de ontwikkelingsverschillen in de emoties die werden opgeroepen door negatieve sociale terugkoppeling. Om de ontwikkelingen in aanpassing van sociaal gedrag te bestuderen hebben wij een vertrouwensspel ontwikkeld waarbij de spelers meerdere rondes met dezelfde persoon spelen. In totaal waren er drie verschillende medespelers met wie de deelnemers dit spel speelden. De deelnemers waren altijd de eerste speler en hadden de keuze om de ander een geldbedrag toe te vertrouwen. Terwijl de deelnemers dachten online met drie anderen het spel te spelen, waren de andere spelers voorgeprogrammeerd en vertoonden verschillende niveaus van betrouwbaarheid (laag, gemiddeld en hoog). De deelnemers kwamen uit drie leeftijdsgroepen tussen de 11 en 25 jaar.

Uit de resultaten bleek dat volwassenen, vergeleken met kinderen, in het begin van het spel eerder geneigd waren om te beginnen de ander te vertrouwen. Met de tijd leerden alle deelnemers welke medespeler wel en welke niet te vertrouwen was. Toch waren er ook wel leeftijdsverschillen in aanpassingsgedrag; kinderen verschilden van de andere groepen doordat zij veel vaker negatieve wederkerigheid lieten zien. Dat wil zeggen dat zij gevoeliger waren voor het schaden van hun vertrouwen en daarna eerder geneigd waren de ander geen geld meer toe te vertrouwen totdat deze goede wil had getoond (zelfs als uit de vele rondes daarvoor bleek dat de persoon zeer betrouwbaar was).

Vervolgens hebben wij ook gekeken naar de emotionele reacties op het verbreken van vertrouwen en hoe deze emoties (in het bijzonder boosheid) motiveren om de ander te straffen voor zijn asociale gedrag. Zoals verwacht bleek uit onze analyse dat deelnemers van alle leeftijden het boost waren op de persoon die het vertrouwen het vaakst had beschadigd en dat die persoon ook het hardst werd gestraft. Ook lieten de resultaten zien dat de mate van boosheid afnam als de leeftijd toenam en dat de leeftijdsverschillen in mate van straffen gemedieerd werden door de mate van boosheid. Deze resultaten geven aan dat de leeftijdsgerelateerde toename in stabiliteit van vertrouwensrelaties mogelijk te danken is aan een afname in gevoeligheid voor negatieve wederkerigheid, mogelijk door een toenemend vermogen om negatieve emoties te reguleren.

In **hoofdstuk 7** zijn de ontwikkelingsverschillen onderzocht in de neurale

correlaten van positieve en negatieve feedbackverwerking. Deze studie was gebaseerd op een aantal eerdere studies die ontwikkelingsveranderingen aantoonde in de neurale mechanismen die ten grondslag liggen aan adaptief leren (Crone et al., 2008; Van Duivenvoorde et al., 2008.). Deze studie was erop gericht om te testen of deze ontwikkelingsveranderingen in feedbackverwerking gerelateerd zijn aan de valentie (positief of negatief) of de informatieve waarde (gedrag veranderen of niet) van feedback. Gezonde vrijwilligers tussen de leeftijd van 8 en 22 jaar oud namen deel aan deze studie.

Voor dit onderzoek werd er een kindvriendelijke probabilistische leertaak ontwikkeld. Tijdens deze taak werden iedere keer twee paren van twee plaatjes getoond (het AB en het CD paar). De deelnemers moesten telkens een van de twee plaatjes uitkiezen. Vervolgens kregen de deelnemers positieve of negatieve feedback op hun keuze. In het begin wisten de deelnemers nog niets over de plaatjes maar gedurende het experiment leerden de deelnemers welke plaatjes de grootste kans hadden op positieve feedback (A en C, 80 en 70%) of negatieve feedback (B en D, 20 en 30%).

Uit de gedragsanalyses bleek dat alle deelnemers leerden om de juiste regel (plaatjes A en C) vaker te kiezen dan de alternatieve regel (plaatjes B en D). Na ongeveer 40 rondes werd het gedragspatroon van de deelnemers consistent. Hoewel de kinderen even snel leerden welke plaatjes de goede waren, bleken er wel leeftijdsverschillen te zitten in de keuzestrategieën. Uit de sequentiële analyses bleek dat de kinderen een minder optimale strategie toepasten na het krijgen van negatieve feedback. Uit de fMRI-analyses bleek dat deze leeftijdsgerelateerde verschillen in strategie gepaard gingen met veranderingen in hersenactiviteit.

Alle deelnemers, ongeacht leeftijd, vertoonden verhoogde activiteit in de DLPFC wanneer zij de alternatieve regel kozen. Echter, kinderen vertoonden meer activiteit in de DLPFC na positieve feedback bij het kiezen van de alternatieve regel en volwassenen vertoonden juist meer activiteit in de DLPFC na negatieve feedback. In overeenstemming met eerdere studies wijzen deze ontwikkelingsverschillen op een verschuiving van een focus op positieve naar een focus op negatieve feedback (Crone et al., 2008; Van Duivenvoorde et al., 2008; Somsen, 2007). Tevens laten deze bevindingen zien dat de ontwikkelingsverschillen in de neurale reacties op feedback geen verband houden met valentie per se, maar ook afhankelijk zijn van de informatieve waarde van de feedbacksignalen.

De studie in **hoofdstuk 8** beschrijft additionele analyses op de data van het experiment beschreven in hoofdstuk 7. Deze analyses maakten gebruik van een computationeel model en had als doel ontwikkelingsverschillen in de neurale

mechanismen die betrokken zijn bij leren nader te onderzoeken. De gedragsdata werden geanalyseerd door middel van een reinforcement learning model (Sutton & Barto, 1999) met verschillende leerparameters voor positieve en negatieve feedback (Kahnt et al., 2009). Een reinforcement learning model is een computationeel model dat ervan uitgaat dat tijdens het leren de verwachte uitkomst van een keuze telkens wordt aangepast op basis van de feedback. Deze aanpassing van de verwachting gaat middels een leersignaal; de prediction error of voorspellingsfout. Dit signaal kan klein of groot, positief of negatief zijn, naarmate de inschatting van de proefpersoon te laag of te hoog was vergeleken met de werkelijke uitkomst. De leerparameters in het model bepalen vervolgens in welke mate de voorspellingsfout wordt gebruikt om de verwachte waarde van een keuze aan te passen. Als de leerparameter groot is betekent dat, dat een persoon zijn verwachtingen telkens in grote mate aanpast wanneer deze uitkomst anders was dan verwacht. Is deze zeer klein dan zal deze persoon zijn verwachtingen en dus ook zijn gedrag niet snel veranderen op basis van de signalen uit de omgeving.

Uit de gedragsanalyses bleek dat met toenemende leeftijd een daling plaatsvindt in de leerparameter voor negatieve feedback. Deze bevinding geeft aan dat, met toenemende leeftijd, de impact van de negatieve feedback op de toekomstige verwachte waarde daalt. De individueel geschatte voorspellingsfouten en leerparameters, gegenereerd door het computationele model, zijn vervolgens gebruikt om ontwikkelingsverschillen in neurale processen nader te onderzoeken.

Uit de fMRI-analyses bleek dat, in overeenstemming met eerdere studies, de voorspellingsfouten correleerden met de activiteit in het ventrale striatum (Pagnoni et al., 2002; McClure et al., 2003; O'Doherty et al., 2003; Cohen & Ranganath, 2005). De analyses toonden ook aan dat er geen leeftijdsgerelateerde verschillen zijn in neurale representatie van de voorspellingsfouten. Daarentegen waren er wel leeftijdsgerelateerde verschillen in de functionele connectiviteit, oftewel in de synchronisatie van activiteit, tussen het striatum en de VMPFC. Het patroon liet een verschuiving zien van sterkere connectiviteit na negatieve feedback voor de jongste deelnemers tot sterkere connectiviteit na positieve feedback voor de oudste deelnemers. Deze bevindingen suggereren dat veranderingen in de ontwikkeling van adaptief gedrag niet te wijten zijn aan verschillen in de berekening van het leersignaal, maar veroorzaakt worden door verschillen in de manier waarop het leersignaal vervolgens wordt gebruikt om toekomstig gedrag aan te passen.

## **Conclusie**

Dit proefschrift beschrijft een reeks van studies die gebaseerd zijn op onderzoek

in de ontwikkelings-, sociale en cognitieve psychologie in combinatie met onderzoek uit de experimentele economie en de neurowetenschappen. Deze collectie van de studies biedt een uitgebreid en multidisciplinair perspectief op de ontwikkeling van prosociaal gedrag. De toepassing van economische spellen leverde nieuwe gedragsresultaten, en ondersteuning voor de hypothese dat ontwikkelingsveranderingen in sociaal gedrag zijn gerelateerd aan veranderingen van de verschillende neurale netwerken. De belangrijkste bevindingen worden hieronder nog een keer kort op een rijtje gezet.

*Kinderspel – Spelen als methode voor onderzoek naar sociale ontwikkeling*

De eerste belangrijke bevinding is dat de twee economische spellen, het vertrouwens- en het ultimatumspel, de gedragsveranderingen in sociaal gedrag tijdens de adolescentie, zoals beschreven in de literatuur goed konden repliceren (Güroğlu et al., 2009; van den Bos et al., 2010). Daarbij hebben de resultaten van de studies met de economische spellen ook nieuwe inzichten opgeleverd. Bijvoorbeeld, dat na midden-adolescentie gedrag niet per se meer sociaal wordt maar eerder meer context afhankelijk. Dit kan leiden tot meer prosociaal gedrag in de ene situatie, maar minder in de andere. Uit de analyses van het spel met meerdere interacties is gebleken dat kinderen vooral gevoeliger zijn voor schendingen van vertrouwen, maar op eenzelfde manier reageren op wederkerigheid. Dit zijn beiden voorbeelden van hoe de economische spellen kunnen onthullen hoe de ontwikkelingsverschillen in sociaal gedrag in ontwikkeling afhankelijk zijn van de context waarin zij plaatsvinden. In toekomstige studies kunnen deze spellen verder bijdragen aan gestructureerd onderzoek naar prosociaal gedrag van kinderen, adolescenten en volwassenen. Deze studies hebben laten zien dat de economische spellen nuttige uitbreidingen zijn van onderzoekers' instrumenten voor experimenteel onderzoek.

*Veranderende hersenen, veranderende perspectieven*

De analyses van het sociale-brein netwerk hebben twee verschillende ontwikkelingspatronen voor de aMPFC en TPJ geïdentificeerd. De aMPFC toont een patroon van lokale specialisatie, dat wil zeggen in de vroege adolescentie is dit gebied actief voor zowel wederkerige en zelfzuchtige keuzes, terwijl het vanaf midden-adolescentie allen activiteit vertoont bij zelfzuchtige keuzes. De TPJ wordt juist geleidelijk aan steeds meer betrokken bij het keuze proces, en deze ontwikkeling gaat door tot jong-volwassenheid. Deze resultaten suggereren dat de veranderingen in prosociaal gedrag het resultaat zijn van ontwikkelingen in twee afzonderlijke processen; (1) een vroege daling in zelf-focus (aMPFC) en (2) een geleidelijke toename in aandacht voor de ander (TPJ).

### *De regulering van sociaal gedrag*

De studies in dit proefschrift hebben ook aangegeven dat er belangrijke ontwikkelingsveranderingen plaatsvinden in het regulatie netwerk, de DLPFC in het bijzonder. De studie met het vertrouwensspel toonde aan dat met toenemende leeftijd de DLPFC geleidelijk meer betrokken wordt in het besluitvormingsproces, en dat vanaf midden adolescentie er een sterke relatie is tussen DLPFC activiteit en de mate van pro sociaal gedrag. Bovendien, de gegevens van beide sociale interactie studies geven aan dat de DLPFC zich bezighoudt met situaties waarin de deelnemers extra controle moeten uitoefenen. Deze resultaten ondersteunen de theoretische modellen die vooronderstellen dat de toenemende capaciteit voor zelfregulering een zeer belangrijke rol speelt in de ontwikkeling van sociaal gedrag (Steinberg, 2009).

### *Normovertredingen*

Ten slotte, uit de sociale interactie studies bleek dat alle deelnemers, onafhankelijk van de leeftijd, gevoelig zijn voor schendingen van sociale normen ten aanzien van eerlijkheid en wederkerigheid. Dit kwam tot uiting in de vroege rijping van het patroon van activiteit in de bilaterale anterior insula, en door het gedrag in de spellen (bijv. afwijzing van onrechtvaardigheid en de hoge mate van wederkerigheid). Deze resultaten suggereren dat kennis van deze sociale normen al aanwezig is bij het begin van de adolescentie. Deze resultaten sluiten aan bij recente studies die laten zien dat het gevoel van eerlijkheid al op zeer jonge leeftijd aanwezig is (bijvoorbeeld Fehr et al., 2008). Het is interessant om te zien dat er tijdens de ontwikkeling, naast de verschillen in het sociale en regulerende netwerk, ook breinnetwerken zijn die geen veranderingen laten zien.

### *Tot Slot*

De imaging studies hebben asynchrone ontwikkelingspatronen aangetoond in het netwerk van de 'sociale brein'. De resultaten toonden een snellere rijping van de aMPFC, maar late rijping van de TPJ. Daarnaast toonde de resultaten een grotere betrokkenheid van het regulerende netwerk (DLPFC), en een vroege rijping van het affectieve netwerk dat betrokken is bij normovertredingen. Deze studies hebben bijgedragen aan een dieper inzicht in de processen die ten grondslag liggen aan de sociale ontwikkeling tijdens de adolescentie. De uitdaging voor toekomstige studies is om een model te ontwikkelen om de resultaten van studies naar structurele en functionele hersenontwikkeling te integreren op een manier dat deze in staat is de psychosociale ontwikkeling te verklaren.