



Universiteit
Leiden
The Netherlands

The social brain in middle childhood: a neurobiological perspective on individual differences in social competence

Meulen, M. van der

Citation

Meulen, M. van der. (2019, December 10). *The social brain in middle childhood: a neurobiological perspective on individual differences in social competence*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/81816>

Version: Publisher's Version

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

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/81816>

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

Cover Page



Universiteit Leiden



The handle <http://hdl.handle.net/1887/81816> holds various files of this Leiden University dissertation.

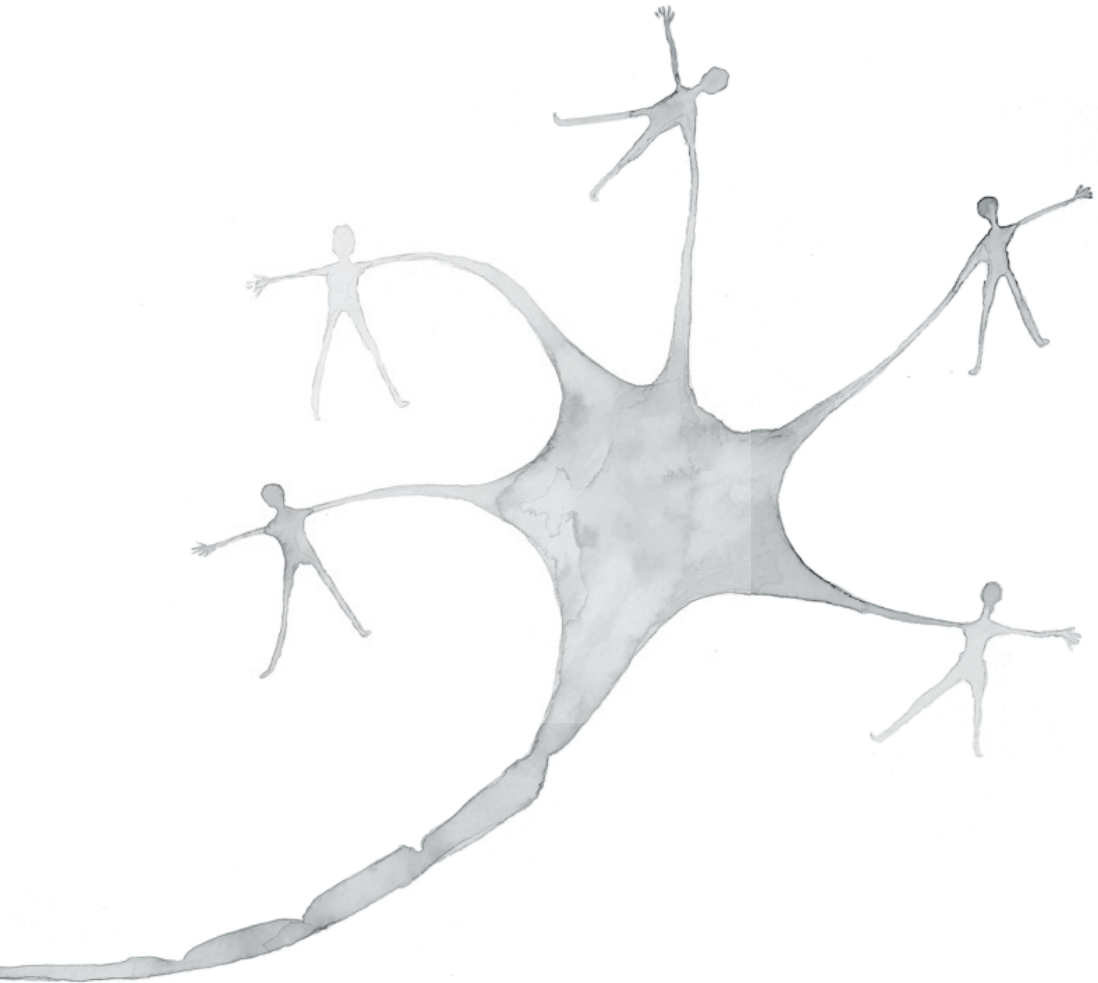
Author: Meulen, M. van der

Title: The social brain in middle childhood: a neurobiological perspective on individual differences in social competence

Issue Date: 2019-12-10

APPENDICES

Nederlandse Samenvatting



Introductie

De sociale relatie die we vormen met individuen om ons heen is een fundamenteel onderdeel van de menselijke ontwikkeling. Mensen met een sterk sociaal netwerk leven langer en zijn gelukkiger dan mensen die zich eenzaam voelen (Goswami, 2012; Holt-Lunstad et al., 2010). Om een sociaal netwerk op te kunnen bouwen is het van groot belang dat kinderen al vanaf jonge leeftijd sociale competentie ontwikkelen, oftewel de vaardigheid om zowel eigen als andermans behoeftes in een sociale context te vervullen (Rubin & Rose-Krasnor, 1992). Kinderen kunnen hun eigen en andermans behoeftes vervullen door prosociaal gedrag te laten zien, zoals het helpen van een ander in nood (Eisenberg et al., 2006). Als kinderen echter worden buitengesloten van sociale interactie worden niet alleen hun eigen behoeftes genegeerd, maar lukt het hen wellicht ook niet om de sociale competentie te ontwikkelen die zij later nodig zullen hebben (Rubin et al., 2006).

Het ontwikkelen van sociale competentie wordt onder andere mogelijk gemaakt door de architectuur van het menselijke brein, dat zich heeft aangepast om te voorzien in de behoefte aan sociale interactie (Dunbar & Shultz, 2007). Verschillen in sociale competentie, evenals in de neurale processen die daarmee samenhangen, wordt toegeschreven aan de interactie tussen genen en omgeving (Ebstein et al., 2010). Omdat de basisschoolleeftijd (6-12 jaar) wordt gezien als een cruciale periode in de vorming van sociale competentie is het belangrijk om beter te begrijpen waarom sommige kinderen van deze leeftijd betere sociale vermogens hebben en hoe verschillen tussen kinderen samenhangen met verschillen in onderliggende neurale processen. Het doel van dit proefschrift is dan ook om de processen in sociale competentie gedurende de kindertijd te onderzoeken.

Sociale competentie in de kindertijd

De kindertijd, en specifiek de basisschoolleeftijd (6-12 jaar), is een belangrijke periode in de ontwikkeling van sociale competentie (Del Giudice et al., 2009). Zo ontdekken kinderen in deze ontwikkelingsfase hun persoonlijke interesses en voorkeuren, en worden zij steeds

beter in het controleren van hun eigen gedrag en het begrijpen van hun eigen emoties (Del Giudice, 2014; Mah & Ford-Jones, 2012; Steinbeis et al., 2014). Deze persoonlijke ontwikkelingen vallen samen met sociale ontwikkelingen zoals een beter begrip en gebruik van sociale normen, zoals eerlijkheid (Jambon & Smetana, 2014; McAuliffe et al., 2017). Daarnaast ontwikkelen kinderen complexere sociaal-cognitieve en affectieve vaardigheden die nodig zijn om adequaat te kunnen reageren op de behoeftes van een ander. Affectieve vaardigheden omvatten het vermogen om empathisch te zijn en om andermans emoties te begrijpen (Eisenberg et al., 2015; Reschke et al., 2017). Sociaal-cognitieve vaardigheden omvatten het vermogen om het perspectief van een ander in te nemen en het eigen gedrag te kunnen reguleren (Penner & Finkelstein, 1998; Steinbeis, 2018). De combinatie van persoonlijke en sociale ontwikkeling zorgt ervoor dat kinderen sociale competentie kunnen ontwikkelen gedurende deze levensfase, waardoor zij op hun persoonlijke en andermans sociale behoeftes kunnen inspelen.

Een mogelijkheid om aan andermans sociale behoeftes te voldoen is door het tonen van *prosociaal gedrag*, wat wordt gezien als een basis voor positieve en wederkerige relaties (Over, 2016). In het kort kan het gedefinieerd worden als vrijwillig gedrag om een ander te helpen (Eisenberg et al., 2006; Padilla-Walker & Carlo, 2014), maar het omvat vele verschillende gedragingen zoals het delen van bezittingen, samenwerken of troosten. Prosociaal gedrag hangt samen met verbeterde academische prestaties en verminderd externaliserend gedrag (Caprara et al., 2000; Padilla-Walker et al., 2015), waardoor de voordelen van sociaal gedrag ook buiten de sociale context tot uiting komen. Hoewel sociaal gedrag al op jonge leeftijd getoond kan worden, kunnen uitingen van sociaal gedrag per context verschillen (Carlo & Randall, 2002; Warneken & Tomasello, 2006). Zo kan iemand geld doneren aan een goed doel, maar meer moeite hebben met het troosten van een onbekende andere. Daarnaast kunnen de motivaties om sociaal te zijn variëren van altruïstisch (zonder voordeel voor jezelf) tot egoïstisch (omdat je er zelf beter van wordt (Eisenberg & Spinrad, 2014)). Door deze grote diversiteit in gedragingen is er nog veel discussie onder onderzoekers over de beste manier om sociaal gedrag te meten (zie El Mallah (2019) voor een review). Daarom worden in dit proefschrift twee verschillende meet methodes gehanteerd: sociaal gedrag wordt gemeten met een experimentele taak en door ouder-rapportage.

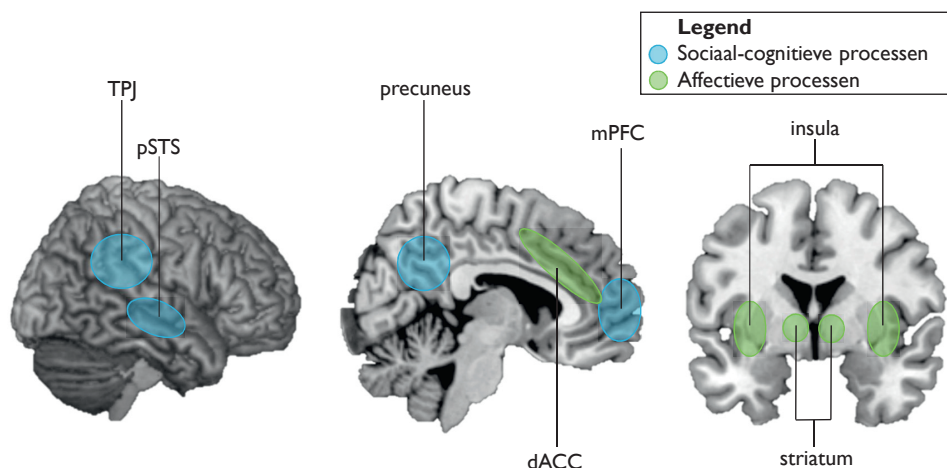
Kinderen kunnen hun sociale competentie verder ontwikkelen als zij een positieve band met hun leeftijdsgenoten hebben, maar kinderen die toch al minder sociale competentie hebben lopen het risico buitengesloten te worden en hierdoor niet in hun persoonlijke sociale behoeftes te kunnen voorzien (Rubin et al., 2006). *Sociale buitensluiting* leidt vaak tot internaliserende of externaliserende problemen en gevoelens van eenzaamheid en depressie (Boivin et al., 1995; Ladd, 2006; Ladd & Troop-Gordon, 2003). Kinderen die buitengesloten worden verbergen hun emoties vaak, of ze varen uit tegen de kinderen die hen buitensluiten, waardoor ze ingaan tegen de sociale normen en nog meer reden geven tot buitensluiting. Kinderen die te maken hebben gehad met sociale buitensluiting hebben ook meer kans om later in hun leven sociaal buitengesloten te worden (Hardy et al., 2002). Hierdoor wordt hen mogelijk de kans ontnomen om hun sociale competentie ten volle te ontwikkelen.

Sociale competentie en het brein

Om verschillen in sociale competentie beter te begrijpen zijn in de laatste decennia structurele en functionele *magnetic resonance imaging* (MRI) methodes gebruikt om onderliggende neurale processen in sociale competentie te onderzoeken. Structureel MRI onderzoek heeft aangetoond dat zowel neuronen (grijze stof) als de connecties tussen neuronen (witte stof) in het brein blijven toenemen gedurende de kindertijd. Gedurende de adolescentie (12-25 jaar) worden de belangrijke verbindingen in het brein behouden en verbeterd, terwijl overbodige verbindingen verdwijnen (Wierenga et al., 2014). Dit betekent dat het maximale volume van het brein reeds bereikt wordt in de kindertijd, maar dat de ontwikkeling van het brein nog verder daarna doorloopt.

In functioneel MRI onderzoek onder adolescenten en volwassenen is een netwerk van breingebieden ontdekt dat bekend staat als het sociale brein. Dit netwerk lijkt ontwikkeld te zijn om de complexe functies die nodig zijn voor menselijke interactie te ondersteunen (Blakemore, 2008; Frith & Frith, 2003). Binnen dit sociale brein zijn er gebieden te

onderscheiden die een rol spelen in de sociaal-cognitieve en affectieve processen van sociale competentie (zie ook Figuur 1).



Figuur 1. Visualizatie van het sociale brein. Gebieden gemarkeerd met blauw worden geassocieerd met sociaal-cognitieve processen; temporele-parietale junctie (TPJ), posterieure superieure temporele sulcus (pSTS), precuneus, en mediale prefrontale cortex (mPFC). Gebieden gemarkeerd met groen worden geassocieerd met affectieve processen; dorsale anterieure cingulate cortex (dACC), anterieure insula (AI), en het ventraal striatum (VS). Figuur gebaseerd op Will en Guroglu (2016).

Sociaal-cognitieve processen, zoals het vermogen om het perspectief van een ander aan te nemen, worden geassocieerd met gebieden zoals de mediale prefrontale cortex (mPFC), temporele-parietale junctie (TPJ), posterieure superieure temporele sulcus (pSTS) en precuneus (Blakemore, 2008). Deze gebieden vervullen verschillende functies binnen sociale competentie en in het bijzonder binnen prosociaal gedrag. Zo is de TPJ belangrijk voor het aannemen van het perspectief van een ander en speelt de precuneus een rol in het ophalen van sociale informatie (Carter & Huettel, 2013; Pfeifer et al., 2007). Affectieve processen, zoals het verwerken van emoties, worden geassocieerd met gebieden zoals de anterieure insula (AI), dorsale anterieure cingulate cortex (dACC) en het ventraal striatum (VS). AI en dACC spelen een belangrijke rol in het opmerken en verwerken van zowel

positieve als negatieve sociale gebeurtenissen (Davey et al., 2010; Eisenberger et al., 2003), terwijl het VS vooral geassocieerd wordt met het verwerken van beloningen (Delgado, 2007). Eerder onderzoek heeft aangetoond dat zowel het ervaren als het observeren van sociale buitensluiting geassocieerd is met een toename in neurale activiteit in AI en dACC (Cacioppo et al., 2013), wat aangeeft dat affectieve processen een rol spelen bij zowel persoonlijke als andermans sociale buitensluiting. Gezamenlijk bieden deze eerdere bevindingen een belangrijk uitgangspunt om onderliggende neurale processen voor sociale competentie in de kindertijd te onderzoeken.

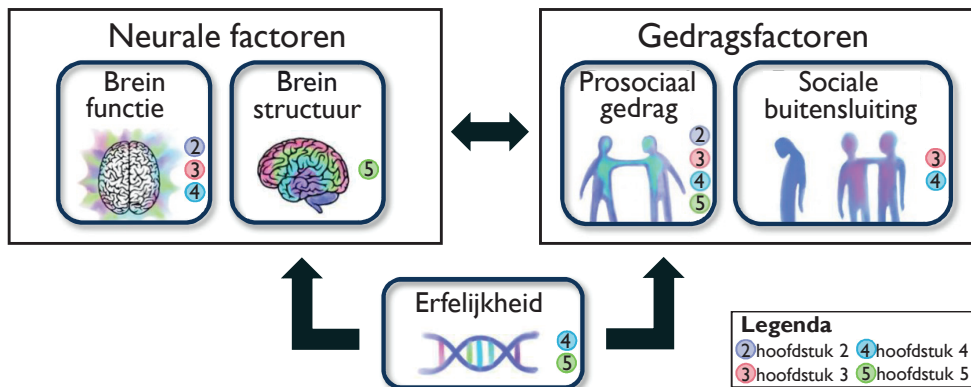
Erfelijkheid van sociale competentie

Naast onderzoek naar neurale processen kan sociale competentie ook onderzocht worden door erfelijkheid van dit gedrag in kaart te brengen. Door gebruik te maken van gedrags-genetische analyses kan worden uitgezocht of verschillen in sociale competentie toe te schrijven zijn aan genetische factoren, omgevingsfactoren, of een combinatie van beiden. Kort gezegd omvatten genetische factoren variaties in genen en kunnen omgevingsfactoren opgedeeld worden in gedeelde (b.v. ouderschap of de thuisomgeving) en unieke (d.w.z. specifiek voor een individueel kind) factoren (McLoughlin et al., 2007). Schattingen van erfelijkheid kunnen gemaakt worden in steekproeven met tweelingen, waarin kinderen met 100% gedeelde genen (ééneiige tweelingen) vergeleken kunnen worden met kinderen met 50% gedeelde genen (twee-eiige tweelingen). Als het gedrag van ééneiige tweelingen sterker samenhangt dan het gedrag van twee-eiige tweelingen is dit een indicatie van een sterke genetische invloed. Als er een vergelijkbare samenhang is in het gedrag van één- en twee-eiige tweelingen is dit juist een aanwijzing van sterke invloed van de gedeelde omgeving. Als de tweelingen helemaal niet op elkaar lijken in hun gedrag, dan kan de variantie in gedrag waarschijnlijk verklaard worden door unieke omgevingsfactoren of meetfouten (Knafo-Noam et al., 2018). Deze methode heeft eerder uitgewezen dat ongeveer de helft van de verschillen in pro sociaal gedrag verklaard kan worden door genetische factoren (Knafo-Noam et al., 2015). Ook verschillen in hersenstructuur bleken grotendeels toe te schrijven

aan genetische factoren (Peper et al., 2007), maar vooralsnog is er niet duidelijk in hoeverre neurale activiteit in het brein in een sociale context gedreven wordt door genetische factoren.

Dit proefschrift

Het doel van dit proefschrift was om sociale competentie in de kindertijd in een neurobiologisch perspectief te zetten. Dit proefschrift omvat de resultaten van vier empirische studies, uitgevoerd met een combinatie van gedragsonderzoek, hersenonderzoek en gedrags-genetische analyses, om invloeden van genen en omgeving op sociale competentie en onderliggende neurale processen te onderzoeken. In onderstaand figuur is gevisualiseerd welke methodes in welk hoofdstuk gehanteerd zijn.



Figuur 2. Visualisatie van de relatie tussen gedrags- neurale en erfelijkheidsfactoren in sociale competentie die in dit proefschrift onderzocht worden.

De vier empirische hoofdstukken zijn hieronder samengevat. De samenvatting wordt gevolgd door een algemene discussie.

Methode en Resultaten

Om te onderzoeken in welke mate deelnemers prosociaal gedrag vertonen of reageren op sociale buitensluiting, heb ik gebruik gemaakt van een experimentele taak. In de *Prosocial Cyberball Game* (gebaseerd op het werk van Riem, Bakermans-Kranenburg, Huffmeijer, and IJzendoorn (2013)) spelen deelnemers een virtueel balspel met drie geprogrammeerde tegenspelers. De eerste fase van het spel verloopt eerlijk, waarbij de bal naar alle spelers gegooid wordt. In de tweede fase van het spel wordt één van de geprogrammeerde spelers buitengesloten. Hierdoor krijgt de deelnemer de mogelijkheid om *prosociaal gedrag* te vertonen, door relatief vaker naar de buitengesloten speler te gooien en hiermee het buitensluiten te compenseren. Tegelijkertijd kan de deelnemer zich ook zorgen maken over zijn of haar eigen deelname aan het spel, bijvoorbeeld als de deelnemer de bal zelf niet meer krijgt. Door te vergelijken wat er in het brein gebeurt als deelnemers de bal wel of niet krijgen kon ook *sociale buitensluiting* worden onderzocht.

Sociale competentie van volwassenen

In **hoofdstuk 2** heb ik neurale reacties bij het tonen van prosociaal gedrag en bij het observeren van sociale buitensluiting onderzocht. Een groep jongvolwassen vrouwen ($N = 23$, 18-19 jaar oud) speelde de *Prosocial Cyberball Game* in de MRI scanner. Uit de resultaten bleek dat deelnemers vaker de bal naar de buitengesloten speler gooiden en dus prosociaal gedrag lieten zien. Het gooien naar de buitengesloten speler hing samen met een toename in neurale activiteit in de TPJ, nucleus accumbens (NAcc; onderdeel van het ventraal striatum) en AI. Ook was er een toename in neurale activiteit in de AI terwijl deelnemers sociale buitensluiting observeerden. Deze bevindingen laten zien dat hersengebieden die eerder geassocieerd werden met sociale cognitie en het verwerken van beloningen (respectievelijk de TPJ en NAcc) beiden actief werden tijdens prosociaal gedrag, wat er mogelijk op duidt dat zowel persoonlijke (gevoel van beloning) als ander-gerichte (inleven in een ander) motivaties belangrijk zijn voor prosociaal gedrag. Daarnaast blijkt dat de AI een rol speelt in zowel het tonen van prosociaal gedrag en het observeren van sociale buitensluiting, wat mogelijk erop wijst dat deze gebeurtenissen als betekenisvol werden

ervaren. Deze bevindingen vormden een belangrijk startpunt voor mijn onderzoek naar neurale processen in de kindertijd.

Testen en repliceren van bevindingen van sociale competentie in de kindertijd

In **hoofdstuk 3** heb ik sociale competentie in de kindertijd onderzocht. Om ook de repliceerbaarheid van mijn resultaten te controleren heb ik een combinatie van replicatie en meta-analytische methodes toegepast. Drie groepen kinderen ($n = 18$, $n = 27$ en $n = 26$, 7-10 jaar oud) speelden de PCG in de MRI scanner. Gedragsresultaten lieten zien dat kinderen prosociaal gedrag vertoonden na het observeren van sociale buitensluiting van een ander, vergelijkbaar met de bevindingen in **hoofdstuk 2**. Ik vond echter geen significante neurale activiteit in hersengebieden in het sociale brein. Ook uit een meta-analyse over de drie groepen heen bleek geen activiteit in het sociale brein. Bij het onderzoeken van sociale buitensluiting vond ik neurale activiteit in de linker orbitofrontale cortex (OFC) in de drie groepen. Dit gebied werd eerder geassocieerd met het beoordelen van situaties. Als deelnemers de bal ontvingen in het spel (en dus niet werden buitengesloten) vertoonden zij neurale activiteit in de dACC/mPFC, AI en VS, hersengebieden die ook geassocieerd worden met het verwerken van beloningen. Een meta-analyse over de drie groepen heen liet gemeenschappelijke activiteit in de OFC zien gedurende sociale buitensluiting, en gemeenschappelijke activiteit in dACC en VS gedurende mee mogen doen in het spel. Samen suggereren deze resultaten dat sociale buitensluiting in de kindertijd als negatief wordt ervaren, terwijl mee mogen doen in een spel als positief wordt ervaren. Ook laten deze resultaten zien dat de bevindingen in verschillende groepen gerepliceerd konden worden, wat de betrouwbaarheid van deze bevindingen vergroot. De onderliggende neurale mechanismen voor prosociaal gedrag zijn echter niet duidelijk geworden in deze studie, mogelijk door de grote variatie in prosociaal gedrag.

Erfelijkheid van functie van het brein voor sociale competentie

Grote variaties in gedrag kunnen beter onderzocht worden in grotere steekproeven. In **hoofdstuk 4** heb ik daarom de associatie tussen prosociaal gedrag en functioneren van het

brein in de kindertijd verder onderzocht in een grote groep tweelingen. Hierdoor stelde deze steekproef mij ook in staat om te onderzoeken in welke mate genen en omgeving invloed hebben op sociale competentie. In dit hoofdstuk onderzocht ik zowel prosociaal gedrag als sociale buitensluiting in de kindertijd ($N = 512$, 7-9 jaar oud). Evenals in **hoofdstuk 3** vertoonden kinderen prosociaal gedrag tijdens het spelen van de PCG. Het tonen van prosociaal gedrag hing samen met een toename in neurale activiteit in de precuneus, een hersengebied wat ook onderdeel uitmaakt van het sociale brein. Daarnaast liet een aanvullende analyse zien dat deelnemers die meer prosociaal gedrag vertoonden in het spel, minder neurale activiteit in de AI lieten zien als zij de bal gooiden naar de buitengesloten speler. Ik heb deze bevinding geïnterpreteerd in het licht van onderliggende processen voor prosociaal gedrag: mogelijk zijn zowel het perspectief van de ander nemen (wat samenhangt met activiteit in de precuneus) als het bewust zijn van sociale normen (wat samenhangt met activiteit in de AI) van belang bij het vertonen van prosociaal gedrag. Gedrags-genetische analyses toonden aan dat de bevindingen voor prosociaal gedrag evenals onderliggende neurale processen beïnvloed werden door unieke omgevingsfactoren en/of meetfouten, wat duidt op de sterke invloed van de specifieke context op het tonen van prosociaal gedrag.

Mijn tweede set resultaten liet zien dat het ervaren van sociale buitensluiting samenhangt met een toename in neurale activiteit in de superieure mediale prefrontale cortex (smPFC), inferieure frontale gyrus (IFG) en subgenuale ACC (sgACC). Mee mogen doen in het spel hing samen met een toename in neurale activiteit in de AI, bilaterale putamen en dACC. Neurale activiteit in de smPFC en IFG bleek beïnvloed te worden door een combinatie van genetica en unieke omgevingsfactoren. Activiteit in de andere gebieden werd beïnvloed door unieke omgevingsfactoren en/of meetfouten. Samengevat laten de resultaten uit dit hoofdstuk zien dat de neurale processen die samenhangen met prosociaal gedrag en sociale buitensluiting voornamelijk beïnvloed worden door individuele ervaringen, zoals te zien in de sterke invloed van unieke omgevingsfactoren. Genetische factoren spelen slechts een kleine rol in de neurale processen omtrent sociale buitensluiting.

Erfelijkheid van structuur van het brein voor sociale competentie

Als toevoeging op mijn onderzoek naar erfelijkheid van de functie van het brein heb ik onderzocht in hoeverre de structuur van het sociale brein beïnvloedt wordt door genetische en omgevingsfactoren. Hiervoor heb ik in **hoofdstuk 5** onderzocht hoe de oppervlakte en dikte van de hersenschors van vier vooraf geselecteerde gebieden (mPFC, TPJ, pSTS en precuneus) van 7-9 jarige kinderen ($n = 486$) werd beïnvloed door genetische en omgevingsinvloeden. Ook heb ik onderzocht in hoeverre pro sociaal en empathisch gedrag van de kinderen in verschillende contexten (gemeten via ouder-rapportage) werden gedreven door genetische en omgevingsfactoren. De gedrags-genetische analyses wijzen uit dat genetische factoren een belangrijke invloed zijn op oppervlakte van de mPFC, pSTS en precuneus. Oppervlakte van de TPJ leek echter door zowel genetische als gedeelde omgevingsfactoren beïnvloed. Ook voor dikte van de hersenschors van de precuneus bleken genetische factoren een belangrijke rol te spelen. Voor de anderen gebieden leken zowel genetische als gedeelde omgevingsfactoren invloed te hebben op de dikte van de hersenschors. Deze bevindingen laten zien dat de hersengebieden in het sociale brein niet alleen sterk beïnvloed worden door genetische factoren, maar ook relatief meer beïnvloed worden door gedeelde omgevingsfactoren, in vergelijking met andere hersengebieden. Deze bevinding suggereert dat de (sociale) omgeving een sterkere invloed heeft op hersengebieden in het sociale brein dan op hersengebieden buiten het sociale brein. Zowel pro sociaal gedrag en empathie van de kinderen bleken sterk beïnvloed door genetische factoren.

Een tweede onderzoeksvraag binnen dit hoofdstuk was in welke mate genetische en omgevingsfactoren zouden overlappen in hun invloed op zowel structuur van het brein als op pro sociaal gedrag. De resultaten lieten zien dat er een kleine overlap was in genetische en unieke omgevingsfactoren voor de dikte van de hersenschors van de precuneus en empathisch gedrag, wat betekent dat bepaalde genetische en unieke omgevingsfactoren ervoor zorgen dat sommige kinderen zowel een dunnere hersenschors hebben als een hogere mate van empathie. Ook lieten de resultaten zien dat een aantal genetische en unieke omgevingsfactoren invloed hebben op zowel pro sociaal gedrag als empathie, wat betekent dat deze twee gedragingen deels door dezelfde factoren beïnvloed worden maar dat er ook unieke factoren een rol spelen. Samengevat laten deze bevindingen zien dat zowel de

structuur van het sociale brein als van pro sociaal en empathisch gedrag sterk wordt beïnvloed door genetische invloeden, maar dat slechts een klein deel van deze invloeden overlapt voor brein en gedrag.

Algemene Discussie

Gezamenlijk kunnen de studies beschreven in dit proefschrift worden samengevat in een aantal belangrijke uitkomsten. Ik bespreek hier eerst de resultaten met betrekking tot functie en structuur van het brein en benoem daarna de belangrijkste resultaten met betrekking tot erfelijkheid. Vervolgens noem ik een aantal aanbevelingen voor vervolgonderzoek.

De rol van het brein in sociale competentie

Allereerst toonde ik aan dat het observeren van sociale buitensluiting *pro sociaal gedrag* uitlokt in zowel volwassenen (**hoofdstuk 2**) als kinderen (**hoofdstuk 3** en **4**). Dit pro sociale gedrag hing samen met een toename in neurale activiteit in de TPJ (in volwassenen) en de precuneus (in kinderen), hersengebieden die eerder geassocieerd werden met sociaal-cognitieve processen (Blakemore, 2008). Dit suggereert dat proberen voor te stellen hoe een ander zich voelt belangrijk is voor het vertonen van pro sociaal gedrag. Bijzonder interessant is de bevinding dat de precuneus zowel op functionele (**hoofdstuk 4**) als op structurele (**hoofdstuk 5**) maten van het brein samenhangt met pro sociaal gedrag in de kindertijd: dit toont aan dat de precuneus een rol speelt in pro sociaal gedrag in een specifieke context zoals bij het observeren van sociale buitensluiting, maar ook in verschillende contexten. Naast sociaal-cognitieve processen bleken ook sociaal-affectieve processen een belangrijke rol te spelen in het vertonen van pro sociaal gedrag. Ik toonde aan dat kinderen die minder pro sociaal gedrag vertoonden een verhoogde neurale activiteit in de AI lieten zien bij het gooien van de bal naar de buitengesloten speler. Aangezien de AI een belangrijke rol speelt in het overschrijden van sociale normen (Güroğlu et al., 2011) geeft deze neurale activiteit mogelijk aan dat kinderen zich bewust zijn van de

sociale norm om een ander in nood te helpen. Bij het gooien van de bal naar de buitengesloten speler vertoonden volwassenen juist verhoogde activiteit in de NAcc. Deze bevinding past bij de hypothese dat prosociaal gedrag een warm gevoel oplevert (Harbaugh et al., 2007). Gezien de verschillende neurale bevindingen bij volwassenen en kinderen is het mogelijk dat motivaties voor prosociaal gedrag veranderen gedurende de ontwikkeling, zelfs als het prosociale gedrag niet verschillend is voor kinderen en volwassenen (zie ook Do et al. (2019)). Mogelijk is voor kinderen het volgen van sociale normen heel belangrijk (McAuliffe et al., 2017), maar worden volwassenen ook intrinsiek gemotiveerd om iets aardigs te doen voor een ander (Mobbs et al., 2009).

Ten tweede toonde ik aan dat kinderen verhoogde neurale activiteit in een netwerk van IFG, sgACC, smPFC en amygdala lieten zien bij *sociale buitensluiting*. Opvallend is dat neurale reacties op korte periodes van buitensluiting in de kindertijd (zoals in dit proefschrift) hetzelfde zijn als neurale reacties op lange periodes van buitensluiting, zoals eerder onderzocht in adolescenten en volwassenen (Cacioppo et al., 2013; Rotge et al., 2015; Vijayakumar et al., 2017). Hieruit blijkt dat zowel korte als lange periodes van sociale buitensluiting worden ervaren als een saillante gebeurtenis vanaf de kindertijd tot in de volwassenheid. Aanvullend vond ik dat *mee mogen spelen in het balspel* samenhang met verhoogde neurale activiteit in dACC, bilaterale anterieure insula en het striatum. Eerder onderzoek naar neurale reacties op positieve feedback liet ook verhoogde neurale activiteit in deze gebieden zien (Achterberg 2016; Dalglish 2017; Davey 2010). Gezamenlijk suggereren deze resultaten dat neurale gebieden die betrokken zijn bij sociaal-affectieve processen reageren op zowel expliciete (b.v. positieve feedback) als impliciete (b.v. mee mogen doen in een spel) sociale evaluaties van leeftijdsgenoten. Het is interessant om op te merken dat verschillende sociale processen mogelijke gevoelens van beloning oproepen bij kinderen en volwassenen. Zo lieten kinderen verhoogde activiteit in het striatum zien bij het ervaren van sociale inclusie, terwijl volwassenen verhoogde activiteit in het striatum lieten zien bij het vertonen van prosociaal gedrag. Wellicht laten deze bevindingen een ontwikkeling zien in het nadenken over zelf en anderen (Crone, 2013; van den Bos et al., 2011): kinderen krijgen een gevoel van beloning als het een positieve situatie voor henzelf betreft, terwijl volwassenen ook een gevoel van beloning ervaren als een ander zich in een positieve situatie bevindt (Braams et al., 2013).

Erfelijkheid van sociale competentie

Als laatste vond ik verschillende invloeden van genetica en omgeving op prosociaal gedrag: prosociaal compensatie gedrag in de PCG werd beïnvloed door unieke omgevingsfactoren, maar prosociaal gedrag dat door de ouders van de kinderen werd gerapporteerd bleek beïnvloed door een combinatie van genetische en unieke omgevingsfactoren. Deze bevindingen benadrukken de complexiteit en multidimensionaliteit van prosociaal gedrag, en laten zien dat verschillende maten van prosociaal gedrag tot verschillende conclusies kunnen leiden. Aan de ene kant zijn sommige mensen over het algemeen prosociaal dan anderen: dit zijn mensen die in alle situaties een prosociale reactie zullen vertonen (Eisenberg et al., 2014). Dit stabiele prosociale gedrag kan beter worden gemeten door vragenlijsten in te laten vullen en wordt mogelijk sterker beïnvloed door genetica dan door omgevingsfactoren. Aan de andere kant laten sommige mensen hun gedrag sterk afhangen van de situatie waarin zij zich bevinden (b.v. of er anderen aanwezig zijn, hoe zij zich voelen op dat moment; (Dunfield & Kuhlmeier, 2013; Van Hoorn et al., 2016; van Ijzendoorn et al., 2010), waardoor dit type prosociaal gedrag mogelijk sterker beïnvloed wordt door unieke omgevingsfactoren.

Dit onderscheid tussen temporele en stabiele factoren kwam ook naar voren uit mijn resultaten met betrekking tot het brein. Zo vond ik dat neurale activiteit tijdens prosociaal gedrag werd gedreven door unieke omgevingsinvloeden. Aanvullend vond ik dat maten van brein structuur (d.w.z. oppervlakte en dikte van de hersenschors) naast gedeelde en unieke omgevingsinvloeden ook invloeden van genetica lieten zien. Hersenactiviteit kan hier wellicht gezien worden als een temporele staat, die eenvoudig beïnvloed kan worden door tijdelijke veranderingen zoals slapeloosheid (Krause et al., 2017), terwijl hersenstructuur stabiel is in verschillende contexten en daardoor vooral door genetische factoren beïnvloed wordt.

Wat betreft sociale buitensluiting lieten de gedragsgenetische analyses in **hoofdstuk 4** een iets ander plaatje zien: hoewel hersenactiviteit tijdens sociale buitensluiting voor het grootste deel beïnvloed werd door unieke omgevingsfactoren (vergelijkbaar met neurale activiteit tijdens prosociaal gedrag) was er ook een kleine invloed van genetische factoren. Deze bevindingen geven mogelijk aan dat de reactie op sociale buitensluiting deels een fundamentele, genetische basis heeft, omdat het behoren tot een groep voor ieder individu belangrijk is (Baumeister & Leary, 1995). Tegelijk worden reacties

op sociale buitensluiting ook deels bepaald door persoonlijke ervaringen (van Harmelen et al., 2014; van Schie et al., 2017) en andere unieke omgevingsinvloeden. In dit proefschrift kon er geen onderscheid gemaakt worden tussen unieke omgevingsinvloeden en meetfout, dus dit moet verder onderzocht worden in vervolgonderzoek om scherpere conclusies te kunnen trekken op het gebied van invloed van unieke omgevingsfactoren.

Aanbevelingen voor vervolgonderzoek

De onderzoeken die beschreven worden in dit proefschrift bieden een basis voor vervolgonderzoek om een aantal interessante vragen uit te werken. Hieronder doe ik een aantal aanbevelingen die naar mijn mening relevant kunnen zijn voor vervolgonderzoek.

Ten eerste toonde ik in dit proefschrift aan dat verschillende methodes om pro sociaal gedrag te meten ook verschillende inschattingen van genetische en omgevingsinvloeden opleveren. Om pro sociaal gedrag van een individu goed te kunnen meten zouden daarom verschillende metingen (b.v. zelf-rapportage, rapportage van anderen, gedragsobservatie, experimentele paradigma's) gecombineerd moeten worden. Daarnaast zou vervolgonderzoek onderliggende factoren in verschillende pro sociale gedragingen in kaart kunnen brengen, zoals empathie (Eisenberg et al., 2006) en zelf-regulatie (Steinbeis & Crone, 2016). Gezamenlijk kunnen deze metingen mogelijk ons begrip van de multidimensionaliteit van pro sociaal gedrag vergroten.

Ten tweede moet opgemerkt worden dat de onderzoeken in dit proefschrift cross-sectioneel waren. Hoewel ik wel bevindingen uit de kindertijd en de volwassenheid kon vergelijken, konden ontwikkelingstrajecten niet verder in kaart worden gebracht. Om ten volle te begrijpen welke rol de kindertijd speelt in de sociale ontwikkeling van de mens is het daarom cruciaal om longitudinale studies uit te voeren die bijvoorbeeld de overgang van kindertijd naar adolescentie verduidelijken. Longitudinaal onderzoek kan daarnaast ook inzicht geven in het belang van sociale competentie in de kindertijd, door duidelijk te maken hoe sociaal competente kinderen uitgroeien tot sociaal competente volwassenen, en welke externe factoren deze individuele trajecten kunnen beïnvloeden. Informatie verkregen uit dit type onderzoek, gecombineerd met longitudinale gedrags-genetische onderzoeken, kan ons meer vertellen over welke periode in de ontwikkeling het meest gevoelig is voor

omgevingsinvloeden, zodat interventie programma's en trainingen effectief toegepast kunnen worden.

Als laatste stel ik voor dat toekomstig onderzoek de focus zou moeten leggen op het integreren van verschillende meet methodes om ons begrip van complexe constructen zoals sociale competentie te bevorderen. Als we beter willen begrijpen hoe de relatie tussen ons gedrag en ons brein er daadwerkelijk uitzien is het noodzakelijk om multi-modale onderzoeken op te zetten die functioneel en structureel hersenonderzoek combineren met maten van sociaal gedrag in het dagelijks leven (zie bijvoorbeeld Morishima et al. (2012); Will, Crone, van Lier, and Güroğlu (2016)). Dit zal ons ook in staat stellen om de vertaalslag te maken van meer fundamenteel onderzoek (zoals beschreven in dit proefschrift) naar praktische implicaties voor de maatschappij.

Conclusie

In dit proefschrift heb ik onderzocht in hoeverre sociale competentie in de kindertijd beïnvloed worden door genetische en omgevingsfactoren. Ik heb beschreven hoe individuen *andermans* en *hun eigen* sociale behoeftes vervullen door zowel sociaal gedrag als de structuur en de functie van het sociale brein (Blakemore, 2008) te bestuderen. Met dit proefschrift bouw ik voort op bestaande literatuur door aan te tonen dat kinderen en volwassenen *andermans behoeftes* vervullen door prosociaal gedrag te vertonen na het observeren van sociale buitensluiting. Daarnaast liet ik zien dat het vervullen van *andermans* en *eigen behoeftes* samenhangt met neurale activiteit in een set brein gebieden die belangrijk zijn voor sociaal-cognitieve en affectieve processen. Hoewel eerder neuroimaging onderzoek liet zien dat de structuur van het sociale brein blijft ontwikkelen van de kindertijd tot in de volwassenheid (Blakemore, 2008, 2012; Mills et al., 2014) laat ik nu zien dat de functionele architectuur van het brein die belangrijk is voor sociale competentie ook al aanwezig is in de kindertijd. De resultaten met betrekking tot de erfelijkheid van sociale competentie helpen ons begrijpen dat individuele verschillen in prosociale gedragingen en brein structuur deels beïnvloed worden door genetische factoren, maar dat neurale en

gedragmatige reacties in een specifieke sociale context grotendeels gedreven worden door persoonlijke ervaringen van een individu in de (sociale) omgeving. Vanuit een neurobiologisch perspectief laat dit proefschrift zien dat de kindertijd een periode van mogelijkheden voor het ontwikkelen van sociale competentie is, die mogelijk kan dienen als het startpunt voor het tot stand brengen en behouden van positieve sociale relaties gedurende het menselijk leven.