

Samenvatting (Summary in Dutch)

Mensen zijn van nature sociale wezens en beschikken over een scala aan verbale en non-verbale vaardigheden die effectief functioneren in sociale situaties en interacties mogelijk maken. Emotionele uitdrukkingen spelen een grote rol in de sociale omgeving, aangezien zij een belangrijke bron van informatie vormen over de innerlijke toestand en intenties van anderen (bijv. Bowlby, 1969; Ekman, 1993). Het zal daarom niet verbazen dat het menselijk brein uitgebreide netwerken bevat voor het verwerken van en reageren op sociaal-emotionele informatie. Verschillende hersengebieden leveren een bijdrage aan de informatieverwerking binnen deze netwerken, waaronder de amygdala, anterieure insula, cingulate cortex en kernen binnen de frontale en temporale cortices (Esslen, Pascual-Marqui, Hell, Kochi, & Lehmann, 2004; Lindquist, Wager, Kober, Bliss-Moreau, & Feldman Barrett, in press). Vele factoren kunnen de ontwikkeling, het functioneren en de gevoeligheid van deze netwerken en, uiteindelijk, sociaal gedrag beïnvloeden. Het in dit proefschrift beschreven onderzoek richt zich op de vraag hoe een aantal van deze factoren – bepaalde kenmerken van de opvoeding, het ‘sociale hormoon’ oxytocine en bepaalde patronen van hersenactiviteit die de basale motivatie tot toenadering of terughoudendheid reflecteren – verband houden met de verwerking van sociaal-emotionele informatie in de hersenen en met prosociaal gedrag.

Om de informatieverwerking in het brein te bestuderen, is gebruik gemaakt van metingen van de elektrische activiteit van de hersenen, het elektroencefalogram (EEG). Het EEG werd gemeten terwijl proefpersonen achter de computer een eenvoudig taakje uitvoerden, een zgn. flankertaak (Eriksen & Eriksen, 1974), waarbij de proefpersoon telkens zo snel mogelijk moest aangeven of het middelste van vijf pijltjes naar rechts of links wees. Na elk antwoord kreeg de proefpersoon feedback: na ieder goed antwoord kwam een groene foto van een blij of een walgend gezicht in beeld en na iedere fout een rode foto. Door gezichtsuitdrukkingen te combineren met de feedback – er zijn dus vier categorieën: groen-blij, groen-walgend, rood-blij, rood-walgend – werd een communicatieve context voor de verwerking van deze emotionele gezichten gecreëerd. Uit het EEG kan vervolgens de specifieke reactie van de hersenen, het zgn. event-related potential (ERP), op elk van de vier categorieën foto's worden berekend. Een ERP bestaat uit verschillende componenten, meestal zichtbaar als golven of pieken in het ERP. Een component is het best te begrijpen als een signaal dat door een specifiek gebied in de hersenen wordt gegenereerd wanneer daar een bepaald verwerkingsproces plaatsvindt (Luck, 2005). Voor dit proefschrift zijn drie componenten bestudeerd: het *vertex positive potential* (VPP), de N400 en het *late positive potential* (LPP).

Het VPP wordt gegenereerd in occipito-temporale gebieden (iets naast het midden aan de achterkant van het brein) bij de verwerking van de structurele kenmerken van stimuli, met name bij het verwerken van gezichten. Het signaal is zichtbaar als een positieve piek in het ERP op elektrodes op het midden van het hoofd, die ongeveer 140-180 ms na het aanbieden van de stimulus optreedt. De amplitude van het VPP, d.w.z. de sterkte van het signaal, is afhankelijk van de intensiteit van de verwerking. Hoe intensiever of uitgebreider de verwerking, des te positiever, dus sterker, het signaal (Joyce & Rossion, 2005; Luo, Feng, He, Wang, & Luo, 2010).

De N400 is een signaal dat optreedt wanneer iemand geconfronteerd wordt met informatie die niet klopt met de context – bijvoorbeeld het woord ‘mes’ aan het eind van de zin “Soep eet je met een ...”, of, in het huidige onderzoek, een groene foto van een walgend gezicht of een rode foto van een blij gezicht. De N400 is een negatieve modulatie van de amplitude van het ERP – een negatief signaal bovenop al aanwezige hersenactiviteit – op pariëtale elektrodes (op het achterhoofd), die ongeveer 400 ms na het aanbieden van een stimulus piekt. Afhankelijk van de vereisten van de taak kunnen verschillende gebieden betrokken zijn bij het genereren van de N400 (Frühholz, Fehr, & Herrmann, 2009; Silva-Pereyra e.a., 2003). De N400 is negatiever, d.w.z. het signaal is sterker, naarmate de mismatch, ook wel incongruentie genoemd, groter of opvallender is (Caldera, Jermann, Lopez Arango, & Van der Linden, 2004).

De derde component, het LPP, is een positieve modulatie van de amplitude van het ERP – een positief signaal bovenop al aanwezige hersenactiviteit – op centro-pariëtale elektrodes (bovenop het hoofd en op het achterhoofd) die ongeveer 400 ms na het aanbieden van een stimulus begint. Bij het genereren van het LPP zijn verschillende hersengebieden betrokken (Keil e.a., 2002; Sabatinelli, Lang, Keil, & Bradley, 2007). Dit signaal is gevoelig voor het richten van de aandacht op motivationeel relevante (belangrijke) stimuli. Het LPP is positiever, d.w.z. het signaal is sterker, voor stimuli met een emotionele betekenis dan voor neutrale stimuli. Het signaal is afhankelijk van zowel automatische, reflexieve aandacht (veel onplezierige dingen trekken automatisch de aandacht), als meer gecontroleerde, bewuste aandachtsprocessen (bijv. als afleiding de aandacht op de minst beangstigende delen van een stimulus richten; Cacioppo, Crites, & Gardner, 1996; Hajcak, Dunning, & Foti, 2009; Hajcak, MacNamara, & Olvet, 2010; Pastor e.a., 2008).

Om prosociaal gedrag te meten, is gekeken naar donaties aan een goed doel. Na afloop van het EEG onderzoek, waarvoor de proefpersonen 50 Euro hadden gekregen, kregen de proefpersonen een promotiefilmpje van UNICEF te zien. Daarop was een meisje in een steengroeve te zien dat graag naar school wilde maar moest werken. Na afloop van het filmpje werd aan de proefpersonen gevraagd of zij iets wilden doneren aan UNICEF. Doneren aan het goede doel is een vorm van prosociaal gedrag die de donor geen direct voordeel oplevert. Er zijn daarom veel verklaringen geopperd die de nadruk leggen op (indirecte) psychologische voordelen van doneren, zoals het creëren van een gunstige reputatie (Nowark & Sigmund, 2005) of het ‘warme gevoel’ dat mensen ervaren door iets goeds te doen (Andreoni, 1990; Mayo & Tinsley, 2009). Empathie, het vermogen om

mee te voelen met anderen in nood, lijkt een belangrijke motivator voor doneren. Empathisch vermogen voorspelt donaties zelfs wanneer gecontroleerd wordt voor sociaaldemografische kenmerken (leeftijd, geslacht en inkomen) en eerdere donaties (Verhaert & Van den Poel, 2011).

Uitkomsten van het onderzoek

Opvoeding: het gebruik van love withdrawal

Ouders bieden de eerste sociale omgeving waar een kind mee in aanraking komt en aan deelneemt, en relaties met de ouders blijven gewoonlijk het hele leven van belang (Bowlby, 1969; Hrady, 1999). De manier waarop ouders hun kinderen opvoeden is duidelijk van invloed op het latere welbevinden en sociaal functioneren van de kinderen. Sommige strategieën die ouders gebruiken bij het socialiseren van kinderen kunnen, hoewel ze op korte termijn erg effectief zijn, een duidelijk nadelige invloed hebben op het latere functioneren en welbevinden van het kind. Het gebruik van *love withdrawal* is zo'n strategie. Love withdrawal is een manier van straffen, waarbij ouders een kind signalen van liefde onthouden wanneer het kind stout is of faalt – bijvoorbeeld het kind een tijdje negeren. Excessief gebruik van love withdrawal is een vorm van psychologische mishandeling (Euser, Van IJzendoorn, Prinzie, & Bakermans-Kranenburg, 2010). Door het gebruik van love withdrawal leren ouders het kind dat hun liefde en affectie voor het kind afhankelijk zijn van diens gehoorzaamheid en prestaties. Het creëren van dit verband tussen gehoorzaamheid en prestaties enerzijds en relationele consequenties anderzijds is de oorzaak van zowel de effectiviteit als de emotionele kosten van love withdrawal (Assor, Roth, & Deci, 2004, Elliot & Thrash, 2004). Ervaringen van love withdrawal door de ouders, vooral door de moeder, zijn in verband gebracht met faalangst, een lage zelfwaardering, een lage mate van welbevinden en gevoelens van wrok ten opzichte van de ouders in de adolescentie en vroege volwassenheid, wat negatieve gevolgen kan hebben voor sociaal gedrag (Assor e.a., 2004; Bowlby, 1973, p. 243; Elliot & Thrash, 2004; Goldstein & Heaven, 2000; Renk, McKinney, Klein, & Oliveros, 2006; Soenens, Vansteenkiste, Luyten, Duriez, & Goossens, 2005).

In de Hoofdstukken 2 en 3 van dit proefschrift zijn de relaties onderzocht tussen ervaringen van love withdrawal – waardoor een verband ontstaat tussen gehoorzaamheid en presteren enerzijds en relationele consequenties anderzijds – en ERPs in reactie op de feedbackstimuli die feedback combineren met emotionele gezichten – d.w.z. de verwerking in het brein van informatie die uitermate relevant is voor de link tussen presteren en relationele consequenties. Het ERP experiment bestond uit twee onderzoekssessies. Tijdens de ene sessie kregen de proefpersonen oxytocine toegediend (door middel van een neusspray) en tijdens de andere sessie een placebo. In Hoofdstuk 4 is aandacht besteed aan de gevolgen van love withdrawal voor prosociaal gedrag. Om ervaringen van love withdrawal te meten, is gebruik gemaakt van een vragenlijst. Proefpersonen vulden deze vragenlijst voorafgaand aan het onderzoek in, zowel over hun vader als over hun moeder.

In Hoofdstuk 2 is bij 27 jongvolwassen vrouwen gekeken naar het verband tussen het gebruik van love withdrawal door de moeder en de amplitude van het VPP (verwerking van emotionele gezichten) en de N400 (verwerking van incongruentie tussen feedback en gezichtsuitdrukking) in de placebo conditie van het EEG experiment. Naarmate proefpersonen meer love withdrawal hadden ervaren was het VPP positiever (sterker). Proefpersonen die relatief veel love withdrawal van hun moeder hadden ervaren, vertoonden dus een intensievere verwerking van de emotionele gezichten. Ervaringen van love withdrawal hingen ook samen met het verschil in amplitude van het VPP in reactie op blije en walgende gezichten. Bij proefpersonen die relatief veel love withdrawal van hun moeder hadden ervaren, was het VPP duidelijk positiever, dus sterker, in reactie op walgende dan in reactie op blije gezichten. Als verklaring voor de preferentiële verwerking van negatieve (in vergelijking met positieve) gezichtsuitdrukkingen wordt vaak gewezen op de grote biologische relevantie van negatieve uitdrukkingen, omdat zij functioneren als signalen van gevaar en dreiging (Williams, Palmer, Liddell, Song, & Gordon, 2006). Mogelijk zijn walgende gezichten in een prestatieve context extra relevant of bedreigend voor mensen die veel love withdrawal hebben ervaren, vanwege het verband met negatieve relationele consequenties gerelateerd aan falen. Ten slotte was er een verband tussen love withdrawal en de amplitude van de N400. Proefpersonen die meer love withdrawal hadden ervaren vertoonden een meer negatieve, sterkere N400, en lijken dus gevoeliger voor een mismatch tussen gezichtsuitdrukkingen en feedback.

In Hoofdstuk 3 werden effecten van zowel oxytocine, als het gebruik van love withdrawal door de moeder op ERPs in reactie op de feedbackstimuli onderzocht bij 48 jongvolwassen vrouwen. In dit hoofdstuk is gekeken naar het VPP (gezichtsverwerking) en LPP (aandacht). Er was sprake van een significant interactie-effect van oxytocine en love withdrawal op de amplitude van het VPP. Proefpersonen die relatief veel love withdrawal hadden ervaren, vertoonden een kleinere toename in amplitude van het VPP na toediening van oxytocine. De intensiteit van de verwerking van emotionele gezichten nam onder invloed van oxytocine dus minder toe naarmate proefpersonen meer love withdrawal hadden ervaren. Hiervoor zijn verschillende verklaringen mogelijk, maar duidelijk is (uit Hoofdstuk 2) dat personen die relatief veel love withdrawal hebben ervaren ook onder placebo condities gezichtsuitdrukkingen relatief intensief en uitgebreid verwerken, wat een toename na toediening van oxytocine kan belemmeren. Ook de amplitude van het LPP hing significant samen met love withdrawal. Naarmate proefpersonen meer love withdrawal hadden ervaren, lieten zij een meer positieve (sterkere) LPP zien in reactie op walgende dan in reactie op blije gezichten, in het bijzonder na het maken van fouten. Met name na het maken van een fout richten mensen die meer love withdrawal hebben ervaren hun aandacht dus meer op walgende (in vergelijking met blije) gezichten. In termen van de motivationele relevantie van stimuli is het zeer goed mogelijk dat de congruente combinatie van een walgend gezicht met negatieve feedback (rode foto van een walgend gezicht) de meest relevante combinatie is voor mensen die veel love withdrawal hebben ervaren. Deze houdt immers verband met de negatieve relationele uitkomsten van falen.

Hoewel Hoofdstuk 4 vooral gericht was op de relaties tussen asymmetrische frontale hersenactiviteit en prosociaal gedrag, is het belangrijk om op te merken dat love withdrawal niet alleen samenhangt met de verwerking van sociaal-emotionele informatie in de hersenen, maar onder sommige omstandigheden ook invloed kan hebben op prosociaal gedrag. Ervaringen van love withdrawal (van beide ouders) voorspelden donaties aan UNICEF in interactie met oxytocine en asymmetrische frontale hersenactiviteit. Mogelijk krijgen in beslissingsprocessen in sociale situaties op de ander gerichte (bijv. empathie voor iemand in nood) en meer egocentrische (bijv. doen wat er verwacht wordt uit angst voor negatieve reacties) overwegingen onder invloed van love withdrawal een andere rol, en beperken ervaringen van love withdrawal via de daaraan verbonden emotionele consequenties (faalangst, lage zelfwaardering, laag welbevinden, gevoelens van wrok ten opzichte van de ouders) het empathisch vermogen (Kanat-Maymon & Assor, 2010). Vervolgonderzoek is nodig om meer duidelijkheid te krijgen over de gevolgen van love withdrawal voor prosociaal gedrag.

Oxytocine

De invloed van oxytocine op onze sociale gedachten, gevoelens en gedragingen is het onderwerp van een snel groeiend aantal wetenschappelijke studies (bijv. Heinrichs, von Dawans, & Domes, 2009). Oxytocine is een neuropeptide die wordt aangemaakt in neuronen in de supraoptische (SON) en paraventriculaire (PVN) kernen van de hypothalamus die in verbinding staan met de posterieure hypofyse, van waaruit oxytocine in de bloedbaan wordt gebracht. In de hersenen is oxytocine als neurotransmitter (over zeer kleine afstanden) en als neuromodulator (over grotere afstanden) betrokken bij de communicatie tussen hersencellen en –centra (Landgraf & Neumann, 2004; Suske & Gallagher, 2009).

Bij mensen speelt oxytocine een belangrijke rol bij de geboorte en het geven van borstvoeding, bij het ontstaan van een band tussen moeder en kind en bij oudergedrag, net als bij andere zoogdieren (bijv. Bakermans-Kranenburg & Van IJzendoorn, 2008; Campbell, 2008, Feldman, Weller, Zagoory-Sharon, & Levine, 2007; Naber, Van IJzendoorn, Deschamps, Van Engeland, & Bakermans-Kranenburg, 2010). Bij volwassenen is veel onderzoek gedaan naar de invloed van oxytocine op sociale stress, waarneming, cognitie en besluitvorming. Uit deze studies blijkt dat oxytocine stressreacties in sociale situaties beperkt, invloed heeft op het verwerken en onthouden van saillante sociale stimuli, vertrouwen en vrijgevigheid bevordert (zie voor een overzicht van bevindingen Heinrichs e.a., 2009; MacDonald & MacDonald, 2010), en donaties aan het goede doel verhoogt (Barraza, McCullough, Ahmadi, & Zak, 2011; Van IJzendoorn, Huffmeijer, Alink, Bakermans-Kranenburg, & Tops, 2011). De overgrote meerderheid van studies naar de effecten van oxytocine op de verwerking van sociale en emotionele stimuli, waarbij soms gebruik is gemaakt van fMRI om hersenactiviteit te meten, is uitgevoerd bij mannelijke proefpersonen. Het gebrek aan studies naar vrouwen is begrijpelijk, aangezien de menstruatiecycclus niveaus van oxytocine beïnvloedt (Mitchell, Haynes, Anderson, & Turnbull, 1981; Salonia e.a., 2005), maar opvallend.

In Hoofdstuk 3 is bij 48 jongvolwassen vrouwen de invloed van oxytocine (en ervaringen van love withdrawal) op ERPs in reactie op emotionele gezichten gecombineerd met feedback onderzocht. Daarbij is gekeken naar componenten die de vroege, automatische gezichtsverwerking (VPP) en latere, meer gecontroleerde aandacht (LPP) reflecteren. Het VPP was positiever, dus sterker, na toediening van oxytocine dan na toediening van een placebo. Oxytocine versterkte dus de verwerking van emotionele gezichten, onafhankelijk van de gezichtsuitdrukking en de feedback waarmee het gezicht werd gecombineerd. De amplitude van het LPP was ook positiever (sterker) na toediening van oxytocine in vergelijking met een placebo. Oxytocine verhoogde dus de aandacht voor de feedbackstimuli. Het is verleidelijk te speculeren dat het verhoogde LPP een toename van de aandacht voor de gezichtsuitdrukkingen weerspiegelt, aangezien bekend is dat de amplitude van het LPP wordt beïnvloed door emotionele gezichtsuitdrukkingen (Domes, Heinrichs, Michel, Berger, & Herpertz, 2007; Haxby, Hoffman, & Gobbini, 2002) en oxytocine ook het VPP versterkte. Het blijft echter mogelijk dat oxytocine de aandacht voor gezichten in het algemeen of zelfs voor de feedback heeft versterkt.

Tijdens het ERP experiment zijn op drie momenten – aan het begin, halverwege en aan het eind – speekselmonsters afgenomen, waarin het oxytocineniveau is gemeten. Het tijdsbestek waarbinnen na toediening van oxytocine verhoogde oxytocineniveaus in het bloed optreden (de halfwaardetijd bedraagt slechts enkele minuten) komt slecht overeen met dat van de neurocognitieve effecten van oxytocine. Over oxytocineniveaus in andere lichaamsvloeistoffen is echter weinig bekend (McEwen, 2004). Het is daarom een belangrijk resultaat dat in het huidige onderzoek oxytocineniveaus in speeksel duidelijk verhoogd bleven gedurende het hele experiment (ongeveer 2¼ uur). Oxytocineniveaus waren dus verhoogd binnen het tijdsbestek waarbinnen ook effecten van oxytocine op ERPs werden gevonden. Dit ondersteunt de bruikbaarheid van in speeksel gemeten niveaus als marker voor oxytocine

Het is bekend dat oxytocine een gunstige invloed heeft op sociaal gedrag (bijv. MacDonald & MacDonald, 2010) en eerdere studies vonden effecten van oxytocine op donaties aan het goede doel (Barraza e.a., 2011; Van IJzendoorn e.a., 2011). Daarom is het interessant dat in het huidige onderzoek, beschreven in Hoofdstuk 4, oxytocine donaties slechts voor sommige mensen vergrootte – voor degenen die zowel een relatief sterke activiteit van de rechter hersenhelft vertoonden, als relatief weinig love withdrawal hadden ervaren. Tot nu toe is slechts in een klein aantal studies aandacht besteed aan de grenzen van de sociale effecten van oxytocine (bijv. De Dreu e.a., 2010; Shamay-Tsoory e.a., 2009). Dit onderwerp verdient aandacht in vervolgonderzoek.

Asymmetrische frontale hersenactiviteit

De activiteit van de frontale cortex, het voorste gedeelte van de hersenschors, is niet altijd symmetrisch. De linker frontale cortex kan actiever zijn dan de rechter of juist andersom: de activiteit kan dus asymmetrisch zijn. Individuele verschillen in asymmetrische frontale hersenactiviteit zijn veelvuldig en bij mensen van alle leeftijden in verband gebracht met (sociaal-) emotionele processen (bijv. Coan &

Allen, 2004; Davidson & Fox, 1989; Fox, Henderson, Rubin, Calkins, & Schmidt, 2001). Asymmetrische frontale hersenactiviteit hangt niet zozeer samen met de aard van emoties, maar met de richting (zie bijv. Harmon-Jones, Gable, & Peterson, 2010). Frontale asymmetrie lijkt vooral een weerspiegeling van de basale motivatie tot toenadering of terughoudendheid, waarbij een sterkere activiteit van de linker hersenhelft overeenkomt met een grotere motivatie tot toenadering, en een sterkere activiteit van de rechter hersenhelft met een grotere motivatie tot terughoudendheid (Demaree, Everhart, Youngstrom, & Harrison, 2005; Harmon-Jones & Allen, 1997; Harmon-Jones e.a., 2010). Metingen van asymmetrische frontale hersenactiviteit zijn gevoelig voor zowel stabiele verschillen tussen personen als toestandsgerelateerde variaties in de motivatie tot toenadering of terughoudendheid binnen een persoon (Coan & Allen, 2004; Hagemann, Hewig, Seifert, Naumann, & Bartussek, 2005).

In Hoofdstuk 4 is bij 47 jongvolwassen vrouwen onderzocht hoe asymmetrische frontale hersenactiviteit, als maat voor motivatie tot toenadering of terughoudendheid, samenhangt met donaties aan een goed doel (UNICEF). Sterkere relatieve activiteit van de linker frontale hersenhelft (geassocieerd met motivatie tot toenadering) voorspelde grotere donaties aan UNICEF na het zien van het promotiefilmpje van een kind in nood. Bovendien modereerde asymmetrische frontale hersenactiviteit effecten van oxytocine en love withdrawal op donaties: proefpersonen die relatief weinig love withdrawal hadden ervaren doneerden meer na toediening van oxytocine dan na toediening van een placebo, maar alleen wanneer zij een relatief sterke activiteit van de rechter hersenhelft (geassocieerd met motivatie tot terughoudendheid) vertoonden. Deze resultaten wijzen erop dat mensen met een relatief sterke activiteit van de linker frontale hersenhelft geneigd zijn om, na het zien van promotiemateriaal van een ander in nood, geld te doneren aan het goede doel, onafhankelijk van de invloed van oxytocine en ervaringen van love withdrawal op empathische gevoelens, omdat de motivatie tot toenadering hen ertoe beweegt actie te ondernemen. Bij mensen die minder geneigd zijn te doneren vanuit de motivatie tot toenadering – degenen met een relatief sterkere activiteit van de rechter frontale hersenhelft – spelen empathische en andere overwegingen die door oxytocine en ervaringen van love withdrawal worden beïnvloed wel een rol bij het beslissen over donaties.

Vervolgonderzoek

In ieder onderzoek blijven aspecten onderbelicht en elke studie levert nieuwe vragen op. Ook de uitkomsten van het in dit proefschrift beschreven onderzoek leveren aanknopingspunten voor vervolgonderzoek op. In aansluiting op de huidige resultaten kunnen nieuwe studies zich richten op de effecten van love withdrawal op prosociaal gedrag of op de grenzen aan de prosociale effecten van oxytocine. Ook kan in vervolgonderzoek rekening gehouden worden met de beperkingen van de huidige studie. In vervolgonderzoek naar de neurale verwerking van gezichtsuitdrukkingen kunnen binnen het huidige paradigma neutrale gezichtsuitdrukkingen worden toegevoegd om onderscheid te kunnen

maken tussen effecten van love withdrawal en oxytocine op de verwerking van gezichten in het algemeen en gezichtsuitdrukkingen in het bijzonder. Verder maakten de proefpersonen die meededen aan het ERP experiment vrij weinig fouten (ongeveer 16%), waardoor zij veel meer groene dan rode foto's te zien kregen. Nieuwe studies zouden moeilijkere taakjes kunnen gebruiken, waarbij het percentage fouten groter is en de aantallen groene en rode stimuli minder verschillen. Om de interpretatie van de effecten van asymmetrische frontale hersenactiviteit in termen van de motivatie tot toenadering of terughoudendheid te toetsen, kan in vervolgonderzoek gebruik gemaakt worden van vragenlijsten (zoals de BIS/BAS scales; Carver & White, 1994) om de motivatie tot toenadering of terughoudendheid te meten. Ten slotte zijn voor dit proefschrift slechts vrouwen onderzocht, omdat er grote geslachtsverschillen zijn in het oxytocine systeem (Suske & Gallagher, 2009), omdat er weinig onderzoek naar de neurale verwerking van sociaal-emotionele stimuli bij vrouwen is gedaan en omdat de meeste studies naar de uitkomsten van love withdrawal betrekking hebben op het gebruik van love withdrawal door moeders bij hun dochters (bijv. Elliot & Thrash, 2004, Renk e.a., 2006). Het kan interessant zijn dezelfde processen bij mannen te bestuderen.

Conclusie

Het in dit proefschrift beschreven onderzoek biedt inzicht in de relaties tussen ervaringen van love withdrawal, met name door de moeder, oxytocine en asymmetrische frontale hersenactiviteit enerzijds en de neurale verwerking van en reacties op sociaal-emotionele informatie anderzijds. De resultaten tonen aan dat ervaringen van love withdrawal in een prestatieve context niet alleen samenhangen met een intensievere, meer uitgebreide verwerking van emotionele gezichten (VPP) en verhoogde gevoeligheid voor mismatches tussen feedback en gezichtsuitdrukkingen (N400), maar ook met het richten van de aandacht op de wellicht meest relevante combinatie van negatieve feedback gepresenteerd met een walgend gezicht (LPP). Deze studie was ook de eerste waarin effecten van oxytocine op de verwerking van gezichtsstimuli bij vrouwen zijn bestudeerd met behulp van EEG. Het sterkere VPP en LPP na toediening van oxytocine wijzen erop dat oxytocine de aandacht voor de feedbackstimuli verhoogt (LPP) en de verwerking van emotionele gezichten intensificeert (VPP).

Een relatief sterke activiteit van de linker frontale hersenhelft voorspelde grotere donaties aan een goed doel, en asymmetrische frontale hersenactiviteit modereerde effecten van oxytocine en love withdrawal op donaties. Wanneer sprake is van een sterke motivatie tot toenadering – te zien aan een relatief sterke activiteit van de linker hersenhelft – zijn mensen geneigd actie te ondernemen en dus geld te doneren. Wanneer de motivatie tot toenadering daarentegen laag is – te zien aan een relatief sterke activiteit van de rechter hersenhelft – lijken empathische en andere overwegingen die door oxytocine en ervaringen van love withdrawal worden beïnvloed een belangrijke rol te spelen bij het beslissen over een donatie.

Metingen van de elektrische activiteit van het brein zijn subtiele, niet bewust te manipuleren indicatoren van de verwerking van emotionele stimuli. Daarom zijn ze uitermate geschikt om de activiteit bloot te leggen van interne werkmodellen, die gevormd worden door ervaringen uit de kindertijd en neurobiologische kenmerken, en vormgeven aan de perceptie van de sociale werkelijkheid.

Referenties

- Andreoni, J. (1990). Impure altruism and donations to public goods: A theory of warm-glow giving. *The Economic Journal*, 100, 464-477.
- Assor, A., Roth, G., & Deci, E.L. (2004). The emotional costs of parents' conditional regard: A self-determination theory analysis. *Journal of Personality*, 72 (1), 47-88.
- Bakermans-Kranenburg, M.J., & Van IJzendoorn, M.H. (2008). Oxytocin receptor (OXTR) and serotonin transporter (5-HTT) genes associated with observed parenting. *SCAN*, 3, 128-134.
- Barraza, J.A., McCullough, M.E., Ahmadi, S., & Zak, P.J. (2011). Oxytocin infusion increases charitable donations regardless of monetary resources. *Hormones and Behavior*, 60 (2), 148-151.
- Bowlby, J. (1969). *Attachment and loss, Vol. 1. Attachment*. Harmondsworth: Penguin Books.
- Bowlby, J. (1973/1975). *Attachment and loss, Vol. 2. Separation: Anxiety and anger* (p. 243). Harmondsworth: Penguin Books.
- Cacioppo, J.T., Crites, S.L., & Gardner, W.L. (1996). Attitudes to the right: Evaluative processing is associated with lateralized late positive event-related brain potentials. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 22 (12), 1205-1219.
- Caldera, R., Jermann, F., Lopez Arango, G., & Van der Linden, M. (2004). Is the N400 category specific? A face and language processing study. *NeuroReport*, 15 (17), 2589-2593.
- Campbell, A. (2008). Attachment, aggression and affiliation: the role of oxytocin in female social behavior. *Biological Psychology*, 77, 1-10.
- Carver, C.S., & White, T.L. (1994). Behavioral inhibition, behavioral activation, and affective responses to impending reward and punishment: The BIS/BAS Scales. *Journal of Personality and Social Psychology*, 67, 319-333.
- Coan, J.A., & Allen, J.J.B. (2004). Frontal EEG asymmetry as a moderator and mediator of emotion. *Biological Psychology*, 67, 7-49.
- Davidson, R.J., & Fox, N.A. (1989). Frontal brain asymmetry predicts infants' response to maternal separation. *Journal of Abnormal Psychology*, 98, 127-131.
- De Dreu, C.K.W., Greer, L.L., Handgraaf, M.J.J., Shalvi, S., Van Kleef, G.A., Baas, M., Ten Velden, F.S., Van Dijk, E.H., & Feith, S.W.W. (2010). The neuropeptide oxytocin regulates parochial altruism in intergroup conflict among humans. *Science*, 328, 1408- 1411.
- Demaree, H.A., Everhart, D.E., Youngstrom, E.A., & Harrison, D.W. (2005). Brain lateralization of emotional processing: Historical roots and future incorporating "dominance". *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 4 (1), 3-20.
- Domes, G., Heinrichs, M., Michel, A., Berger, C., & Herpertz, S.C. (2007). Oxytocin improves "mind-reading" in humans. *Biological Psychiatry*, 61, 731-733.
- Ekman, P. (1993). Facial expression and emotion. *American Psychologist*, 48 (4), 376-379.
- Elliot, A.J., & Thrash, T.M. (2004). The intergenerational transmission of fear of failure. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 30, 957-971.

- Eriksen, B.A., & Eriksen, C.W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of target letters in a nonsearch task. *Perception and Psychophysics*, 16 (1), 142-149.
- Esslen, M., Pascual-Marqui, R.D., Hell, D., Kochi, K., & Lehmann, D. (2004). Brain areas and time course of emotional processing. *NeuroImage*, 21, 1189-1203.
- Euser, E.M., Van IJzendoorn, M.H., Prinzie, P., & Bakermans-Kranenburg, M.J. (2010). Prevalence of child maltreatment in the Netherlands. *Child Maltreatment*, 15 (1), 5-17.
- Feldman, R., Weller, A., Zagoory-Sharon, O., & Levinde, A. (2007). Evidence for a neuroendocrinological foundation of human affiliation. *Psychological Science*, 18 (11), 965-970.
- Fox, N.A., Henderson, H.A., Rubin, K.H., Calkins, S.D., & Schmidt, L.A. (2001). Continuity and discontinuity of behavioral inhibition and exuberance: Psychophysiological and behavioral influences across the first four years of life. *Child Development*, 72 (1), 1-21.
- Frühholz, S., Fehr, T., & Herrmann, M. (2009). Early and late temporo-spatial effects of contextual interference during perception of facial affect. *International Journal of Psychophysiology*, 74, 1-13.
- Goldstein, M., & Heaven, P.C.L. (2000). Perceptions of the family, delinquency, and emotional adjustment among youth. *Personality and Individual Differences*, 29, 1169-1178.
- Hagemann, D., Hewig, J., Seifert, J., Naumann, E., & Bartussek, D. (2005). The latent state-trait structure of resting EEG asymmetry: Replication and extension. *Psychophysiology*, 42, 740-752.
- Hajcak, G., Dunning, J.P., & Foti, D. (2009). Motivated and controlled attention to emotion: Time-course of the late positive potential. *Clinical Neurophysiology*, 120, 505-510.
- Hajcak, G., MacNamara, A., & Olvet, D.M. (2010). Event-related potentials, emotion, and emotion-regulation: An integrative review. *Developmental Neuropsychology*, 35 (2), 129-155.
- Harmon-Jones, E., & Allen, J.J.B. (1997). Behavioral activation sensitivity and resting frontal EEG asymmetry: Covariation of putative indicators related to risk for mood disorders. *Journal of Abnormal Psychology*, 106 (1), 159-163.
- Harmon-Jones, E., Gable, P.A., & Peterson, C.K. (2010). The role of asymmetric frontal cortical activity in emotion-related phenomena: A review and update. *Biological Psychology*, 84, 451-462.
- Haxby, J.V., Hoffman, E.A., & Gobbini, M.I. (2002). Human neural systems for face recognition and social communication. *Biological Psychiatry*, 51, 59-67.
- Heinrichs, M., Dawans, B. von, & Domes, G. (2009). Oxytocin, vasopressin, and human social behavior. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 30, 548-557.
- Hrdy, S.B. (1999). *Mother nature*. New York: Ballantine Books.
- Joyce, C., & Rossion, B. (2005). The face-sensitive N170 and VPP components manifest the same brain processes: The effect of reference electrode site. *Clinical Neurophysiology*, 116, 2613-2631.
- Kanat-Maymon, M., & Assor, A. (2010). Perceived maternal control and responsiveness to distress as predictors of young adults' empathic responses. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 36, 33-46.

- Keil, A., Bradley, M.M., Hauk, O., Rockstroh, B., Elbert, T., & Lang, P.J. (2002). Large-scale neural correlates of affective picture processing. *Psychophysiology*, 39, 641-649.
- Landgraf, R., & Neumann, I.D. (2004). Vasopressin and oxytocin release within the brain: A dynamic concept of multiple and variable modes of neuropeptide communication. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 25, 150-176.
- Lindquist, K.A., Wager, T.D., Kober, H., Bliss-Moreau, E., & Feldman Barrett, L. (in press). The brain basis of emotion: A meta-analytic review. *Behavioral and Brain Sciences*.
- Luck, S.J. (2005). *An introduction to the event-related potential technique*. Cambridge: MIT Press.
- Luo, W., Feng, W., He, W., Wang, N., & Luo, Y. (2010). Three stages of facial expression processing: ERP study with rapid serial visual presentation. *NeuroImage*, 49, 1857-1867.
- MacDonald, K., & MacDonald, T.M. (2010). The peptide that binds: A systematic review of oxytocin and its prosocial effects in humans. *Harvard Review of Psychiatry*, 18, 1-21.
- Mayo, J.W., & Tinsley, C.H. (2009). Warm glow and charitable giving: Why the wealthy do not give more to charity? *Journal of Economic Psychology*, 30, 490-499.
- McEwen, B.B. (2004). Brain-fluid barriers: relevance for theoretical controversies regarding vasopressin and oxytocin memory research. *Advances in Pharmacology*, 50, 531-592.
- Mitchell, M.D., Haynes, P.J., Anderson, A.B.M., & Turnbull, A.C. (1981). Plasma oxytocin concentrations during the menstrual cycle. *European Journal of Obstetrics and Gynecology and Reproductive Biology*, 12, 195-200.
- Naber, F., Van IJzendoorn, M.H., Deschamps, P., Van Engeland, H., & Bakermans-Kranenburg, M.J. (2010). Intranasal oxytocin increases fathers' observed responsiveness during play with their children: A double-blind within-subject experiment. *Psychoneuroendocrinology*, 35 (10), 1583-1586.
- Nowark, M.A., & Sigmund, D. (2005). Evolution of indirect reciprocity. *Nature*, 437, 1291-1298.
- Pastor, M.C., Bradley, M.M., Löw, A., Versace, F., Moltó, J., & Lang, P.J. (2008). Affective picture perception: Emotion, context, and the late positive potential. *Brain Research*, 1189, 145-151.
- Renk, K., McKinney, C., Klein, J., & Oliveros, A. (2006). Childhood discipline, perceptions of parents, and current functioning in female college students. *Journal of Adolescence*, 29, 73-88.
- Sabatinelli, D., Lang, P.J., Keil, A., & Bradley, M.M. (2007). Emotional perception: Correlation of functional MRI and event-related potentials. *Cerebral Cortex*, 17, 1085-1091.
- Salonia, A., Nappi, R.E., Pontillo, M., Daverio, R., Smeraldi, A., Briganti, A., Fabbri, F., Zanni, G., Rigatti, P., & Montorsi, F. (2005). Menstrual cycle-related changes in plasma oxytocin are relevant to normal sexual function in healthy women. *Hormones and Behavior*, 47, 164-169.

- Shamay-Tsoory, S.G., Fischer, M., Dvash, J., Harari, H., Perach-Bloom, N., & Levkovitz, Y. (2009). Intranasal administration of oxytocin increases envy and Schadenfreude (gloating). *Biological Psychiatry*, 66 (9), 864-870.
- Silva-Pereyra, J., Rivera-Gaxiola, M., Aubert, E., Bosch, J., Galán, L., & Salazar, A. (2003). N400 during lexical decision tasks: A current source localization study. *Clinical Neurophysiology*, 114, 2469-2486.
- Soenens, B., Vansteenkiste, M., Luyten, P., Duriez, B., & Goossens, L. (2005). Maladaptive perfectionistic self-representations: The mediational link between psychological control and adjustment. *Personality and Individual Differences*, 38, 487-498.
- Suske, D.H., & Gallagher, L. (2009). Dopaminergic-neuropeptide interactions in the social brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 13 (1), 27-35.
- Van IJzendoorn, M.H., Huffmeijer, R., Alink, L.R.A., Bakermans-Kranenburg, M.J., & Tops, M. (2011). The impact of oxytocin administration on charitable donating is moderated by experiences of parental love withdrawal. *Frontiers in Developmental Psychology*, 2, 258.
- Verhaert, G.A., & Van den Poel, D. (2011). Empathy as added value in predicting donation behavior. *Journal of Business Research*, 64 (12), 1288-1295.
- Williams, L.M., Palmer, D., Liddell, B.J., Song, L., & Gordon, E. (2006). The 'when' and 'where' of perceiving signals of threat versus non-threat. *NeuroImage*, 31, 458-467.

