

Title	記憶を支える身体反応
Sub Title	Somatic responses underlying memory processing
Author	寺澤, 悠理(Terasawa, Yuri)
Publisher	三田哲學會
Publication year	2020
Jtitle	哲學 (Philosophy). No.144 (2020. 3) ,p.29- 49
JaLC DOI	
Abstract	Using interoception as a keyword, this manuscript has summarized how changes in the somatic responses, especially internal physical state, are encoded and how the processing of interoceptive information affects the memories of episodes and events. Impact of interoceptive information processing is discussed frequently in the context of affective neuroscience. On the other hand, its influence to episodic memory has not been studied well. Changes in the internal physical state are associated with various memory processing, such as emotional memory and recognition judgement. For understanding the relationship between somatic responses and memory more precisely, we focused on the following issues in this manuscript; i) emotional arousal and bodily responses, ii) effects of bodily responses on memory encoding, iii) judgments related to memories and bodily response and iv) insular cortex and memory consolidation. Through this manuscript, the author presented the possibility that change in the somatic responses itself has a role in latently supporting the encoding and recollection process. By reviewing the newly discovered findings and data accumulated on memories in this light, it can contribute to present the new picture of memory processing.
Notes	特集：伊東裕司教授 退職記念号 寄稿論文
Genre	Journal Article
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN00150430-00000144-0029

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

記憶を支える身体反応

— 寺 澤 悠 理* —

Somatic Responses Underlying Memory Processing

Yuri Terasawa

Using interoception as a keyword, this manuscript has summarized how changes in the somatic responses, especially internal physical state, are encoded and how the processing of interoceptive information affects the memories of episodes and events. Impact of interoceptive information processing is discussed frequently in the context of affective neuroscience. On the other hand, its influence to episodic memory has not been studied well. Changes in the internal physical state are associated with various memory processing, such as emotional memory and recognition judgement. For understanding the relationship between somatic responses and memory more precisely, we focused on the following issues in this manuscript; i) emotional arousal and bodily responses, ii) effects of bodily responses on memory encoding, iii) judgments related to memories and bodily response and iv) insular cortex and memory consolidation. Through this manuscript, the author presented the possibility that change in the somatic responses itself has a role in latently supporting the encoding and recollection process. By reviewing the newly discovered findings and data accumulated on memories in this light, it can contribute to present the new picture of memory processing.

* 慶應義塾大学文学部心理学研究室

1. はじめに

感情と記憶の関連性についての追及は、認知と感情の相互作用研究のメインテーマとして多くの有益な研究をうみだしてきた。ポジティブな、あるいはネガティブな感情価を持つ出来事と、ニュートラルな出来事の記憶のされ方を比較し、思い出せる事象の数、詳細の正確さ、鮮明さが異なることが示されている (Kensinger & Schacter, 2008)。あるいは、思い出す時の感情状態が、思い出されるイベントやその内容に及ぼす影響も数多く指摘されている。うつや不安といった情緒障害の人々において、記憶の処理のされ方に特徴があることも示されている。

このような現状を踏まえれば、感情が記憶に及ぼす影響について研究することの重要性を疑う人は少ないだろう。それでは、記憶と身体反応の変化の関連性についてはどうであろうか。多くの人はおそらく、この両者の間に関連性を想定したこともなく、この唐突な組み合わせに驚くであろう。しかし、本当に記憶と身体反応は関連性の薄い事柄なのだろうか。

例えば、古典的な恐怖条件づけ。動物を対象とした実験において、恐怖条件づけが成立しているかどうかは、条件刺激が呈示された際に、恐怖反応が観察されるかどうかで判断する。ラットであれば、フリージングなどが指標になることもあるが、人間では心拍数や呼吸数の変化、あるいは皮膚電気反応といった交感神経系の活性化の指標が採用されることが多い。また、感情の定義方法として、有力な感情の次元説 (dimensional theory) において、欠かすことのできない感情価 (valence) と覚醒度 (arousal) の概念のうち覚醒度については、身体反応と強い関わりが指摘されている。記憶と感情の関連性において、覚醒度というタームは非常に重要なキーワードであり、このことから記憶と身体反応の間の関係性は薄い、という直観的な判断は正しいものとは言えないことが理解できるだろう。

身体が人間の心に及ぼす影響に関する研究には広く関心がもたれている一方で、これまでに行われてきた先行研究を概観してみると、記憶（特に

宣言的記憶)に及ぼす身体状態の影響を直接検討した研究はあまり数多くないのが現状である。本稿では、身体反応と記憶に関する事象をいくつか紹介し、記録、あるいは想起の段階において、身体反応が担う役割について考察してみたい。

2. 感情に伴う覚醒度と身体反応

まず始めに、記憶を修飾する感情と身体反応の関係性について考えてみたい。感情価から、記憶と感情の関連性を議論した研究も数多くあるが、本稿では、特に注意を払うべきタームとして、「覚醒度」という切り口に着目した。覚醒度は感情価とともに、次元を構成することによって感情を定義する際に使用される概念である。感情価は快/不快、ポジティブ/ネガティブあるいは、接近/回避、のように比較的わかりやすい性質を持つが、覚醒度の定義はやや複雑である。Wundtが人間の感情状態を定義する3つの概念を論じた際、一つの概念として覚醒度という概念を用いているが、そこにおいては興奮と鎮静の対からなる概念であった。人間の感情は、快/不快のみでは定義できず、覚醒という要素を切り離せない、という指摘は、現在においても広く受け入れられている感情の円環理論(Russell & Lemay, 2000)の礎となったといえるであろう。この理論から派生したCore Affect理論(Barrett, 2006)もこの主張を継承するとともに、情動(Affect)というものは人間の心の基本的な要素であり、様々な心理過程に影響を及ぼす中心的存在であると主張している。二つの軸の交わり方が直交であるのか、斜交であるのか、個人間に共通する構造であるのか、といった議論は続けられているが、この立場を基盤とした数多くの感情に関する研究が行われている(Kuppens, Tuerlinckx, Russell, & Barrett, 2013)。

ところで、覚醒度とはどのように生み出され、調整されるものであろうか。上述の通り、この指標は興奮や鎮静を表現している。興奮状態、あるいは眠りに落ちそうなくらい静かな状態を想像してみてほしい。これらの

状態において違うことは何であろうか。おそらく、身体の状態が非常に異なっていることに気づくのではないだろうか。興奮状態の時には、心臓が脈を打つのを感じたり、頭に血が上ったりした状態が思い浮かべられる。その一方で、鎮静状態では、身体が重く脱力した状態であったり、あたかも自分の心が身体から切り離されたかのように、静かな状態が思い浮かべられるのではないだろうか。このことから分かるように、自分の体がどのような状態にあるのか、ということは、覚醒度に強く影響し、ひいては感情状態に影響を及ぼしている可能性が高い。実際のところ、覚醒度の評価には、主に交感神経系の活動である皮膚電気活動などの末梢の自律神経反応の測定が有効であると考えられており (Boucsein, 1992)、身体の状態の変化と不可分である。身体状態が感情状態に影響を及ぼす、と唱えた感情の末梢起源説とも親和性の高い事実であるといえよう。

高い覚醒度を伴った出来事は、後で再認識しやすい。日誌を用いた研究では、その日に起こった出来事と、その内容や覚醒度評価を記録し、後に手がかりを用いて、その出来事を思い出してもらい、ということを行っている。このような研究では、高覚醒度評価を得たイベントは、後に思い出されやすい、ということが確認されている。(もっとも、その内容が、実際の出来事に照らして正しいか、という問題は残り、実際には他の認知機能と同じく、覚醒度と記憶の正確さの関係は逆U字によってあらわされるかもしれない。)

この覚醒度に対応する活動を示す脳の部位が扁桃体である。いくつもの研究で、覚醒度の高低によって活動が異なる脳領域として特定されている (LaBar & Cabeza, 2006)。扁桃体は内側側頭葉記憶システム (MTL memory system: 海馬, 嗅内皮質, 嗅周皮質を含む) と双方向性の接続をしており、この接続が記憶に関する感情の修飾を説明するためには欠かせない。実際に、感情的な出来事を記録する際に扁桃体の活動がより高まる傾向は、記憶システムの一部である嗅内皮質でも相同的に確認される。また左

の海馬の体積が大きい人ほど、左扁桃体の活動が高いことも指摘されている。記録の際のこの領域の活動量は、後に想起できるかどうかをよく予測する。これは、個人差という側面においても確保されるが、その対象においても保証される効果である (Kensinger & Schacter, 2008)。

一方、両側の扁桃体損傷例においては、感情による記憶の促進効果は生じづらい。しかし、一般的な宣言的記憶に顕著な低下が見られるわけではないことから、記憶システムそのものというよりも、扁桃体による記憶システムへの修飾機能が失われていることが意味され、覚醒度の高まりが記憶においていかに重要な要素であるのかを如実に表すといえるだろう。覚醒度の変化が、記憶のパフォーマンスと関連する、という事実は、ある出来事の実験によって身体の緊張を高める機構が発動し、これによってその事柄が後に想起されるよう、記憶を定着させるというメカニズムの存在を示唆するだろう。覚醒度に対応する扁桃体と海馬の活動の緊密性がその神経基盤であることが伺える。

覚醒度の神経基盤に注目をしてみると、覚醒度が身体の状態に依存した性質を持つものであることをサポートする事実が浮かびあがってくる。覚醒度の認識に関わる脳部位を検討した fMRI 研究に目を向けてみよう。すると、その重要な神経基盤の一つとして扁桃体に加えて島皮質が浮かび上がってくる。島皮質は前頭弁蓋部の内側に存在する領域で、身体内部とくに内臓から生じる感覚の知覚や調整に関わっている (Damasio, 1994)。感情に関わる単語を用いた fMRI 研究では、覚醒度と感情価の間には交絡がみられる一方で、覚醒度のみに対応する活動を示す領域として特定されたのは島皮質前部、腹側線条体、淡蒼球、扁桃体などであった (Lewis, Critchley, Rotshtein, & Dolan, 2007)。また、神経心理学的研究としては、Berntson, Norman, Bechara, Bruss, Tranel, and Cacioppo (2011) が、島皮質損傷群、扁桃体損傷群、損傷統制群に対して感情を喚起する画像を提示し、画像に対する感情価と覚醒度を評定させたところ、島皮質損傷群で感情価を問わ

ず、覚醒度を低く見積もるパターンが観察された。一方、扁桃体損傷例では、ネガティブ感情においてのみ覚醒度の認識に問題を呈した。

筆者らが行った検討でも、右島皮質損傷例では同様に覚醒度の認識能力の低下を示唆する実験結果が得られた一方で、その生理指標と考えられる皮膚電気反応（SCR）には、健常者との間に有意な差は見られなかった（寺澤・梅田・斎藤・加藤，2010）。覚醒度への関与が指摘された島皮質は、たとえ顕著な生理反応の変化がなくとも、身体内部状態を参照し感情状態や身体状態として意識する、すなわち内受容意識への関与が指摘されている部位である（Critchley, Wiens, Rotshtein, Ohman, & Dolan, 2004; Terasawa, Fukushima, & Umeda, 2013）。この領域の活動や神経心理学的知見からも、感情を感じる状況において、いかに身体内部状態を正確に知覚できるかが覚醒度の認識に影響を及ぼしていること、ひいては記憶への影響が皆無ではないことが示唆されるだろう。

3. 身体反応はどのように記憶されるのか？

前項で身体反応が覚醒度を介して、記憶に影響を及ぼしている可能性を指摘した。しかし、「覚醒度」は心理学者などが、感情や意識の状態を構成する次元として提唱した概念である。人々が日常的に生活する上で、覚醒度が高い、低いといったような認識をもち、覚醒の度合いを直接経験することはほとんどない。感じられるのは、出来事に応じて刻々と変化する感情である。動悸や呼吸、発汗状態の変化などの身体の興奮状態の変化は、そのものとして感じられる場合もあれば、感情として感じられる場合もある。重要なことは、我々はこのような感情や身体の状態の変化を外的な出来事の遷移と統合的に経験していることであろう。この統合的な経験こそが、出来事や目の前にある事物の価値づけには欠かせない。エピソード記憶を想起してもらったとき、そのエピソードの内容や、全般的な感情価が報告されることはよくある事態である。しかし、覚醒度に影響を及ぼ

す身体の感覚そのものは記憶されているのだろうか？それとも、感情として解釈され、大まかな評価が記録、あるいは想起されるに過ぎないのだろうか。

McCall, Hildebrandt, Bornemann, and Singer (2015) はヴァーチャルリアリティ (VR) 状況によってこの問題を追及している。彼らは、VR を使って被験者に 3D で脅威を感じるような状況を経験させ、その間に心拍と SCR の連続的な記録を行った。その後、PC 上で再度同一の動画を見せながら、それぞれのシーンでどれくらい覚醒度が高かったかを連続的に報告させた。このような回顧的な方法であっても被験者の報告と 3D 画像視聴時の SCR や心拍数の変動は実によく一致していた。また、この一致の程度は、内受容感覚が鋭敏な参加者、つまり身体内部で生じている変化（心拍数や呼吸、血圧など）の感知に優れた人々において高い、ということも示された。この事実は、イベントの内容とともに、その時に経験していた覚醒度も記憶される、ということを如実に示している。著者らは、覚醒度符号化仮説 (arousal encoding hypothesis) を提唱し、“記憶とはある経験をしている間の個人の生理的信号を自発的に符号化している”と述べている。この研究から、記憶内容とそれに付随する身体をベースとした情動反応は予想よりもはるかに強く連結していることが読み取れる。この密接な関連性は、その記憶のリアリティや顕著性といったものを規定する役割を持つものかもしれない。

前述のように、内受容感覚は、純粹にその感覚のみで認識されるよりも、目の前の対象物や、状況、出来事に対する評価の一部として、潜在的に処理される場合も多い。顕在的に意識される内容は、その対象の価値であり、それに伴う身体状態の変動ではない。しかし、その価値はどのように形成されるのかを考えると、内受容感覚の役割が大きい可能性がある。出来事の内容の記憶に関して、それに付随する感情が及ぼす影響については多くの研究がなされてきたが、その根底に身体反応の連続的な変化

とその受容というプロセスが存在することはとても興味深い事実であろう。特に、PTSD にみられるようなありありとした感覚を伴う出来事の想起について考えてみたときに、内受容感覚が記憶の定着におよぼす潜在的な、しかし大きなインパクトを持つ影響について検討を深める意義に気づかされる。

内受容情報が、エピソード記憶と強く連合していることを示唆する研究データはほかにもある。Hirsh (1974) は、“内受容感覚は記憶の検索に重要な手がかりとなる”と述べており、Araujo, Kaplan, Damasio, and Damasio (2015) によって最近行われた研究では、内受容感覚に注意を向けさせると外受容感覚（視覚や聴覚など身体の外部の刺激の変化に由来する感覚）に注意を向けているときよりも、海馬の活動が高まることが示されている。これは、内受容感覚がより多くの記憶を引き起こすきっかけになっていることを意味する。

また、海馬では海馬内部、そして外部との連絡によってエピソード記憶に関わる外受容情報の符号化が行われていると指摘されてきたが、最近の研究では内受容情報についての符号化にも関与していることが指摘されている (Kassab & Alexandre, 2015)。内受容に関する情報処理は、エピソードに伴って生じた感情の感情価の認識を支える機能を持っている。エピソード記憶に関して、海馬において、このような内受容情報と外受容情報が符号化され想起を支持するシステムが存在している、と考えると、McCall ら (2015) が指摘したようにエピソード記憶には内受容情報も含まれており、外受容情報に関連した内受容感覚の想起に役立つことも適切な推論であるといえるだろう。

4. 記憶に関する判断と身体反応

前項では、エピソード記憶の内容はこれまでに指摘されてきたようなイベントの外受容的な側面だけでなく、内受容情報も含まれている可能性を

指摘してきた。とくに、符号化される情報の一部として身体情報を取り上げ、覚醒度との関連性についても述べた。しかし、記憶と身体反応に関しては、比較的古典的な心理学の領域においても繰り返し指摘されてきた事実がある。

古典的な生理心理学の手法を用いた研究では、以前に接したことがある情報とない情報では生じさせる身体反応が異なる、という考え方がある。その源泉は Sokolov (1963) の提唱した刺激の新規性に対する定位反応に関する理論に求められるかもしれない。この理論では、現在接している刺激と大脳皮質内に存在する過去に接したことのある刺激の表象 (neuronal model) を比較して、一致するものがないときに定位反応が生じる、と仮定している。この仮説の詳細なプロセスの正しさについては、現在の研究結果からは同意できない点多々あるが、顕在的な記憶判断とは異なる身体反応を生じさせる潜在的な記憶処理システムの存在はとても興味深い。

実際、健忘症患者 (Rapcsak, Kaszniak, Reminger, Glisky, Glisky, & Comer, 1998; Verfaellie, Bauer, & Bowers, 1991) や相貌失認患者 (Tranel & Damasio, 1985), 幼児期健忘 (Newcombe & Fox, 1994; Stormark, 2004) を例として、顕在記憶による再認課題のパフォーマンスと課題遂行中の自律神経反応の間には乖離が見られることが報告されている。いずれの研究でも、学習したはずの刺激に対して顕在的に「知っている」と報告することができないアイテムに対しても、SCR の増大や心拍の加速といった特異的な自律神経反応の変化が観察されている。たとえば相貌失認患者を対象とした研究では、顕在的には顔の区別を行うことができないにも関わらず、顔に対して正しい名前が読み上げられるのを聞いた場合や、親近性の高い人物の顔が提示された場合に、大きな SCR が観察された (Tranel & Damasio, 1985)。また、幼児や児童に現在のクラスメイト、以前のクラスメイト、知らない子供の写真を提示し、既知判断を求めると以前のクラスメイトを認知できない確率が高く、知らない子供に対する反応と同程度であった。しかし、

顔刺激提示時の SCR は現在のクラスメイトを提示したときと、以前のクラスメイトを提示したときに大きく、知らない子供の写真に対しては前述の2条件よりも小さかった (Newcombe & Fox, 1994; Stormark, 2004)。

上述のような研究は、親近性を構成するための潜在的な処理過程の存在を意味すると同時に、その処理には身体反応の変化が関与することを示している。観察された自律神経反応の変化が、単に潜在処理過程に付随して出現するものなのか、あるいは、我々の認知過程に何らかの影響を与えるものであるのかは定かでない。しかし、生じた自律神経反応を知覚することによって、有限である認知資源の効率的な利用を可能にし、より深い処理を進めるべきものに焦点化する、いわば注意喚起としての機能も指摘されている (Oehman, 1979)。この過程の一つとして、覚醒度の高まりの知覚も包含されているであろう。後者の解釈は、定位反応に対する解釈から援用されたものであるが、脳機能画像研究や神経心理研究によって、さらなる検討が可能であろう。

例えば Feeling of Knowing (FoK) 判断は、内受容感覚処理と意思決定の関連を見出せる現象の一つである。この判断は、呈示されたアイテムについて、知っていると感じるか否かを即座に判断することを求めるものであり、得られた反応と実際の既知・未知を照らし合わせて、メタ認知の正確さを評価できると考えられている。FoK 判断は、腹内側前頭前野の損傷例において、その正確性が著しく低下すると報告されている (Schnyer, Verfaellie, Alexander, LaFleche, Nicholls, & Kaszniak, 2004)。つまり、知っている、と感じたものが実際には未知であったり、知らない、と感じたものが、既知のものであったりする割合が上昇する。この領域は、その損傷によって健忘症が起きる部位とは異なっており、記憶の想起そのものよりも、自分の判断の確からしさを感じとることに深い関わりを持つと考えられる。腹内側前頭前野は、我々の研究において、内受容感覚処理における重要な領域として特定されている (Terasawa et al., 2013)。これまでに、

Craig (2009) は島皮質が FoK 判断に対して支持的な働きをしていると推測しているが、FoK 判断における内受容処理の存在について明示的には述べていない。しかし、先行研究と本研究の結果を概括すると興味深い仮説が導き出される。すなわち、何らかの心的過程に伴って生じる身体反応を正確に受容することが、自己に関するモニタリングの正確さの向上をもたらし、という仮説である。

再認や FoK 判断といった記憶に関わる判断において、内受容感覚処理が判断の正確性の向上、あるいはバイアスの生成に何らかの影響を持っているのかは、現在のところ明らかではない。しかし、本研究の結果は、このような領域への応用可能性を持っており、リハビリテーション場面での利用を含めた今後の展開が期待できる。

再認時に生じる身体反応が、記憶に関する判断の精度を向上させる機能を持つのか、あるいは認知的操作に付随する反応に過ぎないのかを解明することは容易ではない。我々は、展望記憶という枠組みを用いて、この疑問に関する検討を行ったので、その試みを紹介したい (Umeda, Tochizawa, Shibata, & Terasawa, 2016)。展望記憶とは、過去に記憶した意図を将来良いタイミングで思い出し、意図通りの行動を行うための能力のことである。日常生活では、将来のある時点で想起することを期待してものごとを覚えることは多く、展望記憶はスムーズな日常生活を支えるために欠かすことのできない記憶機能である。ツァイガルニック効果から類推できるように、意図を保持しておくためには心理的ストレスが存在するものである。この心理的ストレスは、SCR や心拍数といった自律神経活動の変化を観察することで評価ができる。これまでの研究でも、意図に関連づけられたキューの提示に伴って、SCR の増大が観察され、意図の想起に関わる処理が促されている可能性が指摘されていた (Kliegel, Guynn & Zimmer, 2007; Rothen & Meier, 2014)。我々が行った実験では、基本的にはアルファベットを用いた 2-back 課題を行い、特定のアルファベット (a, i, u, e, o)

が提示された場合のみにおいて、2-back 課題ではなく特定のボタンによる反応を行うように求めた。この特定のアルファベットが展望記憶ターゲット (PM target) であり、PM target の提示に応じて、特定のボタンを押せたかどうかは展望記憶パフォーマンス (PM performance) となる。

この展望記憶パフォーマンスと展望記憶ターゲット提示時の心拍数の変動を観察してみると、興味深いことにこの2者は相関関係にあった。すなわち、展望記憶課題を忘れずに遂行できる人では、ターゲットの観察時に心拍が加速していたのである。さらにこのパフォーマンスは、心拍知覚課題で計測した個人の内受容感覚の鋭敏さ (interoceptive accuracy) と正の相関関係にあった (図1)。つまり、内受容感覚が鋭敏な個人の方が、展望記憶パフォーマンスが高いということである。我々の研究で観察された、展望記憶パフォーマンス、心拍数の変動、そして内受容感覚の鋭敏さの3者関係をどのように理解するべきであろうか。我々は、PM ターゲットの提示に伴う心的処理に関連して生じた身体における変化を感じ取るこ

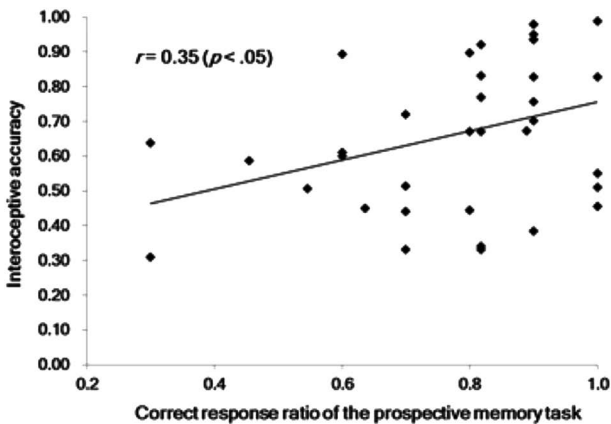


図1 展望記憶パフォーマンスと内受容感覚の正確さの相関関係。展望記憶課題で良い成績を示す実験参加者は、自分自身の心拍の知覚も正確であることが示された。Umeda et al. (2016) をもとに改編。

とで、適切なタイミングで以前に記録した意図の想起が促進されるのではないかと考えている。

自律神経反応が、展望記憶の成否に影響を及ぼす、という考え方は一見納得しづらいように思えるかもしれない。しかし、これまでの研究でも展望記憶ターゲットへの気づきが展望記憶の想起の成功に影響を及ぼす因子であることは指摘されている (West & Craik, 1999)。そして、この気づきというものはいわば定位反応とも共通するところが大きい現象であり、定位反応に対する自律神経反応の寄与の大きさから、展望記憶ターゲットへの気づきについても自律神経反応の変化、そしてその受容が通底していると考えすることは可能であろう。この結果は、展望記憶にとどまらず、上述した先行研究の知見と併せて、記憶と身体反応、そしてその密接な関係性を示唆する重要なデータの一つである。内受容感覚の神経基盤である島皮質の重要な役割として、注意の方向性を自分の内側にむけるのか、外側に向けるのかの切り替えを担っている (Menon & Uddin, 2010) とする仮説がある。展望的記憶やエピソード記憶の再認をとという事態を考えてみると、いずれもまずは膨大な環境情報からトリガーを検出し、そのトリガーに対してさらなる認知的処理を重ねることで、以前に経験した状況が想起されたり、その内容が精緻化されたりする。あるいはトリガーと関連づけられた特定の行動が引き起こされることもある。このようなシステムは、外的環境に対する注意と処理のみで説明するよりも、内部環境の変化が重要なキューの検出や処理の深化を促すシグナルとして機能することを仮定して説明を試みた方がうまくいくかもしれない。このつなぎ役としての身体反応や島皮質の活動を検討する試みは、現在のところ多くないが、今後の発展が期待される領域である。

5. 島皮質と記憶の固着

本稿ではこれまでに、エピソード記憶のパフォーマンスと身体反応、内

受容感覚などについて述べてきた。一見、関連のないように見える記憶と身体活動がその基礎的な処理において関連する可能性があること、そしてその神経基盤として島皮質の関連が想定できることが、これまでのデータから推測できる。

島皮質と記憶の関連性の緻密な検討はヒトを対象としては、まだ多く行われていない。しかし、fMRI 研究のメタ分析では島皮質の前部背側領域が記憶に関連する活動を示すことが明らかにされている。Kurth, Zilles, Fox, Laird, and Eickhoff (2010) では、811 本の論文を対象に、ALE 解析 (Activation Likelihood Estimation) による検討を行った結果、ワーキングメモリや記憶に関する課題を行った研究で共通して島皮質前部が活動することを明らかにした。しかし、多くの記憶研究者たちは島皮質が記憶に密接に関連している、という認識はこれまで持っていなかった。というのも、この領域はいわゆる記憶に関する神経基盤と考えられてきた部位ではなかったからだ。この結果、実は多くの記憶に関連する fMRI 研究において島皮質の活動が特定されていたが、記憶におけるその機能が不明瞭なため、あまり踏み込んだ考察を加えられずにきたという事情があるようだ。メタ解析によって明らかにされた、この領域の記憶に関する役割を考える時に、内受容処理に関連づけた解釈を行うことは可能である。実際に、我々が行った研究でも、タイミングよく過去に記銘した意図を想起するときに、心拍数の変動があることを前項に示した。さらに正確に意図を想起できる能力は、自分の身体に生じる変化を感じ取る能力に比例することが分かった (Umeda et al., 2016)。この事実は、記憶過程に身体状態の変化が大きなかかりを持っていることを示すものであるといえるだろう。この研究では、直接島皮質の働きと展望記憶のパフォーマンスを照らし合わせた検討を行ったわけではない。しかし、近年行われている動物研究から、島皮質における記憶機能の興味深い側面が示されているので紹介したい。

動物研究において、島皮質は長い間、味覚に関連する領域であると考え

られてきた。確かにこの領域は、味覚に関連した活動を示すが、最近の研究から、味覚に特殊な働きをしているわけではない可能性が示唆されている。興味深いことに、実は記憶の固着（consolidation）への島皮質の関与を示す研究が発表されているのだ。記憶の固着は、長期的な宣言的記憶の形成において欠かすことができない要素である。これまでの研究から記憶の固着には、事象を経験してから少し時間がかかることが分かっている。このタイミングに固着を阻害するような操作を加えると、記憶の固着が行われず、そのエピソードが後に想起される確率が低くなる。Bermudez-Rattoni, Okuda, Roozendaal, and McGaugh（2005）はラットに白い電球か透明なガラスの小瓶を自由に探索させ、学習させた直後、あるいは160分後に島皮質ヘスコポラミン（ムスカリン受容体拮抗薬の一種）を注入した。この結果、24時間後のテストにおいて、学習直後に島皮質ヘスコポラミンを注入したラットは、前日に学習したオブジェクトと新規なオブジェクトへの探索行動に差が見られなかった。すなわち、学習の効果が見られず、記憶の固着が阻害されたと考えられる。160分後に同様の薬剤を投与したラットではこのような効果が観察されなかったことから、島皮質は学習直後の記憶の固着に重要な役割を果たしていることが伺える。Bermudez-Rattoni は2014年に再認記憶の形成における島皮質の役割に関するレビュー論文を執筆し、その中で新規刺激に対して島皮質からアセチルコリンとドーパミンが放出され、皮質の可塑性が促されることを指摘した（Bermudez-Rattoni, 2014）。これらが島皮質における記憶の固着のための皮質の再構成を進めるのであろう、と述べている。また、対象となる刺激が快に関するものか、嫌悪的なもので皮質の変化が生ずる領域が異なるであろう、との見解も述べている。

薬物と場所の連合学習では、再固着のタイミングで吻側無顆粒島皮質（RAIC）にアニソマイシンという薬剤を注入すると、連合学習の効果が失われる（Contreras et al., 2012）。またこの効果は、一次内受容後部島皮質

(pIC) への薬剤注入でも確認される。この薬剤は、記憶の固着に重要な役割を担うプロテインである zif268 の発現を減少させることで、このような効果をもたらしていると考えられている。pIC は薬物に対する切望感 (craving) の知覚への深い関与が知られている箇所でもあり、この領域が内受容感覚と文脈を結びつけるような記憶の形成と想起に関与していることが示唆される。Casanova, Madrid, Contreras, Rodriguez, Vasquez, and Torrealba (2016) は、ラットに聴覚性恐怖条件づけを行い、この効果と島皮質の活動の関連性を検討している。聴覚性恐怖条件づけの直後、あるいは 6 時間後に pIC にアニソマイシンを注入した。条件づけの翌日、翌々日であっても条件づけが保たれているならば、条件刺激の呈示に対して、フリージング反応が見られるが、直後注入群ではこのような反応が見られなくなった。一方、6 時間後注入群においては条件づけの消失は確認されなかった。脳内のどこであってもアニソマイシンを注入すれば同様の効果が得られるわけでない。一次体性感覚皮質への注入ではこのような効果が得られなかったことは特筆すべきことであろう。

薬物投与に対する快感、不足による切望感、そして身のすくむような恐怖はいずれも身体を通して鮮明にその感覚を経験するものである。この経験があるが故に、少ない経験回数であっても、頑健な学習を成立させる効果を持っており、それが中毒や恐怖症といった理性でのコントロールが難しい状態を引き起こすのである。このような文脈において内受容感覚の神経基盤と考えられる島皮質が関連を示すことは、想定ができたことかもしれないが、これほどまでに記憶の形成に及ぼす影響が強いということは予想を上回る結果であろう。人間を対象とした記憶研究の方法に慣れ親しんでいると、記憶が主に五感と呼ばれる外受容感覚を介して入力された情報に対して形成されるものだと考えてしまいやすい。文章や単語、画像の呈示によって記憶機能を研究するからだ。前述のようにここ 20 年ほどの記憶研究の動向をみると、記憶と感情の関連性に着目した研究が多く、特殊

な文脈に関する記憶であるかのように語られてきた。しかし、よく考えてみれば、五感を通じて入力された情報は、人間においてなんらかの価値の付与（顕在的な場合も潜在的な場合もある）が行われることが珍しくない。価値の次元は様々であろうが、その根底は対象が重要であるのか、ポジティブなのか、ネガティブなのかといった感情と共通するところが大きいと推測できる。そして、これらの情報の相当な部分は、身体を通じて符号化されるのである、ということを動物実験の結果は示唆しているだろう。自分の身体内部で生じた感覚の記憶は、その後、同様の場面や事象に遭遇したときに、生体が取るべき反応を方向付けるために、すばやくそして明確なシグナルとして機能する。このためにも、内受容感覚の神経基盤がその記憶を支えているという事実は非常に合理的である、といえるだろう。

人間ではどうであろうか？ 前述の通り、記憶に関するニューロイメージング研究において、島皮質はその活動がある程度共通して報告されてきたにもかかわらず、その意味はあまり検討されてこなかった。一方、直面している状況に対する自分自身の感情的な状態を評価するときには、前部帯状回（ACC）や島皮質が活動することは多くの研究が示している。ラットに対する実験から類推すれば、この活動は、その感情状態をもたらした環境や事象の価値付けや記憶の形成に寄与しているはずであるが、どのように記憶をブーストしているのかについては不明な点が多い。Pais-Vieira, Wang and Cabeza (2016) は、IAPS 提示中に内受容感覚に意識を向けさせるために、その刺激によって自分がどのような影響を受けたのかを評価させ、その時の脳活動を fMRI で撮像した。そして、この時の前部島皮質および ACC の活動が、後の記憶成績を予測することを示した。また、後に高い確信度を伴って再認される記憶は符号化時に、扁桃体と背側 ACC のコネクティビティが増大していることも明らかにした。本稿のはじめに書いたように、これらの領域は、覚醒度の調整に不可欠な部位であり、やはり感情関連記憶には、身体を介した調整が行われていることを示してい

と考えられるであろう。Pais-Vieira らもラットで行われているいくつかの研究を参照し、島皮質の活動が記憶の固着を促している可能性を指摘しているが、この仮説の検討は続報を待たなければならない。

6. おわりに

本稿では、内受容感覚をキーワードとして、身体内部状態の変化がどのように記銘されるのか、そして、内受容情報の処理がエピソードや事物の記憶にどのように影響するのかをまとめてきた。内受容情報処理は心理学において感情の文脈で語られることが多く、エピソード記憶との関連を検討した研究や文献は少ない。しかし、身体内部状態の変化は、覚醒度や感情、エピソードの価値や重みづけといった、記憶と関連するいくつかの概念の根底に存在しており、少し視点を変化させることで、これらの概念を包括する重要な切り口になり得る。すなわち、記銘されるコンテンツとしてのみならず、身体状態の変化そのものが記銘や想起の過程を潜在的に支える役割である可能性が見出された。このような視点から記憶に関する認知神経科学で蓄積されたデータを見直せば、記憶の認知神経過程の全体像を構築することに寄与できるであろう。現在のところ、直接この問題に取り組んだ研究は少ないが、今後の発展が期待される。

引用文献

- Araujo, H. F., Kaplan, J., Damasio, H., & Damasio, A. (2015). Neural correlates of different self domains. *Brain Behav*, 5(12), e00409.
- Barrett, L. F. (2006). Emotions as natural kinds? *Perspectives on Psychological Science*, 1, 28-58.
- Bermudez-Rattoni, F. (2014). The forgotten insular cortex: its role on recognition memory formation. *Neurobiol Learn Mem*, 109, 207-216.
- Bermudez-Rattoni, F., Okuda, S., Roozendaal, B., & McGaugh, J. L. (2005). Insular cortex is involved in consolidation of object recognition memory. *Learn Mem*, 12(5), 447-449.

- Berntson, G. G., Norman, G. J., Bechara, A., Bruss, J., Tranel, D., & Cacioppo, J. T. (2011). The insula and evaluative processes. *Psychol Sci*, 22(1), 80-86.
- Boucein, W. (1992). *Electodermal Activity*. New York: Plenum Press.
- Casanova, J. P., Madrid, C., Contreras, M., Rodriguez, M., Vasquez, M., & Torrealba, F. (2016). A role for the interoceptive insular cortex in the consolidation of learned fear. *Behav Brain Res*, 296, 70-77.
- Chua, E. F., & Bliss-Moreau, E. (2016). Knowing your heart and your mind: The relationships between metamemory and interoception. *Conscious Cogn*, 45, 146-158.
- Contreras, M., Billeke, P., Vicencio, S., Madrid, C., Perdomo, G., Gonzalez, M., & Torrealba, F. (2012). A role for the insular cortex in long-term memory for context-evoked drug craving in rats. *Neuropsychopharmacology*, 37(9), 2101-2108.
- Craig, A. D. (2009). How do you feel-now? The anterior insula and human awareness. *Nat Rev Neurosci*, 10(1), 59-70.
- Critchley, H. D., Wiens, S., Rotshtein, P., Ohman, A., & Dolan, R. J. (2004). Neural systems supporting interoceptive awareness. *Nat Neurosci*, 7(2), 189-195.
- Damasio, A. R. (1994). *Descartes's Error*. New York: Penguin Putnam.
- Hirsh, R. (1974). The hippocampus and contextual retrieval of information from memory: a theory. *Behav Biol*, 12(4), 421-444.
- Kassab, R., & Alexandre, F. (2015). Integration of exteroceptive and interoceptive information within the hippocampus: a computational study. *Front Syst Neurosci*, 9, 87.
- Kensinger, E. A., & Schacter, D. L. (2008). Memory and Emotion. In M. Lewis, J. M. Haviland-Jones, & L. F. Barrett (Eds.), *Handbook of Emotions* (pp. 601-617). New York: The Guilford Press.
- Kliegel, M., Guynn, M. J., & Zimmer, H. (2007). The role of noticing in prospective memory forgetting. *Int J Psychophysiol*, 64(3), 226-232.
- Kuppens, P., Tuerlinckx, F., Russell, J. A., & Barrett, L. F. (2013). The relation between valence and arousal in subjective experience. *Psychol Bull*, 139(4), 917-940.
- Kurth, F., Zilles, K., Fox, P. T., Laird, A. R., & Eickhoff, S. B. (2010). A link between the systems: functional differentiation and integration within the human insula revealed by meta-analysis. *Brain Struct Funct*, 214(5-6), 519-534.
- LaBar, K. S., & Cabeza, R. (2006). Cognitive neuroscience of emotional memory.

- Nat Rev Neurosci*, 7(1), 54–64.
- Lewis, P. A., Critchley, H. D., Rotshtein, P., & Dolan, R. J. (2007). Neural correlates of processing valence and arousal in affective words. *Cereb Cortex*, 17(3), 742–748.
- McCall, C., Hildebrandt, L. K., Bornemann, B., & Singer, T. (2015). Physiophenomenology in retrospect: Memory reliably reflects physiological arousal during a prior threatening experience. *Conscious Cogn*, 38, 60–70.
- Menon, V., & Uddin, L. Q. (2010). Saliency, switching, attention and control: a network model of insula function. *Brain Struct Funct*, 214(5–6), 655–667.
- Newcombe, N., & Fox, N. A. (1994). Infantile Amnesia: Through a Glass Darkly. *Child Development*, 65(1), 31–40.
- Oehman, A. (1979). The orienting response, attention and learning: An information-processing perspective. In H. D. Kimmel, E. H. van Olst, & J. F. Orlebeke (Eds.), *The orienting reflex in humans*. Hillsdale: Erlbaum.
- Pais-Vieira, C., Wing, E. A., & Cabeza, R. (2016). The influence of self-awareness on emotional memory formation: an fMRI study. *Soc Cogn Affect Neurosci*, 11(4), 580–592.
- Rapcsak, S. Z., Kaszniak, A. W., Reminger, S. L., Glisky, M. L., Glisky, E. L., & Comer, J. F. (1998). Dissociation between verbal and autonomic measures of memory following frontal lobe damage. *Neurology*, 50(5), 1259–1265.
- Rothen, N., & Meier, B. (2014). Psychophysiology of prospective memory. *Memory*, 22(7), 867–880.
- Russell, J. A., & Lemay, G. (2000). A dimensional-contextual perspective on facial expressions. *Japanese Psychological Review*, 43, 161–176.
- Schnyer, D. M., Verfaellie, M., Alexander, M. P., LaFleche, G., Nicholls, L., & Kaszniak, A. W. (2004). A role for right medial prefrontal cortex in accurate feeling-of-knowing judgements: evidence from patients with lesions to frontal cortex. *Neuropsychologia*, 42(7), 957–966.
- Sokolov, E. N. (1963). *Perception and the conditioned reflex*. New York: Pergamon.
- Stormark, J. K. (2004). Skin Conductance and Heart-Rate Responses as Indices of Covert Face Recognition in Preschool Children. *Infant and Child Development*, 13, 423–433.
- Terasawa, Y., Fukushima, H., & Umeda, S. (2013). How does interoceptive awareness interact with the subjective experience of emotion? An fMRI study. *Hum Brain Mapp*, 34(3), 598–612.

- 寺澤悠理・梅田聡・斎藤文恵・加藤元一郎 (2010) 右島皮質損傷によってネガティブ表情の識別に混乱を示した一例. 高次脳機能研究, 30(2), 349-358.
- Terasawa, Y., Umeda, S., Saito, F., & Kato, M. (2010). Loss of discrimination among negative facial expressions following right insula lesion. *Higher Brain Function Research*, 30(2).
- Tranel, D., & Damasio, A. R. (1985). Knowledge without awareness: an autonomic index of facial recognition by prosopagnosics. *Science*, 288, 145-1454.
- Umeda, S., Tochizawa, S., Shibata, M., & Terasawa, Y. (2016). Prospective memory mediated by interoceptive accuracy: A psychophysiological approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371, 20160005.
- Verfaellie, M., Bauer, R. M., & Bowers, D. (1991). Autonomic and behavioral evidence of "implicit" memory in amnesia. *Brain Cogn*, 15(1), 10-25.
- West, R., & Craik, F. I. (1999). Age-related decline in prospective memory: the roles of cue accessibility and cue sensitivity. *Psychol Aging*, 14(2), 264-272.