

論 文

ストレス反応と学習・記憶： 末梢のアドレナリンが中枢に及ぼす影響を中心に

佐藤 俊彦

要旨：ストレス社会とも呼ばれる現代社会において、ストレスにいかに対処していくかということが重要な課題である。ストレス場面においては、われわれの学習や記憶の機能にも影響が及ぶ。このようなときに記憶の働きが高まることは、つねに良い結果をもたらすとは限らず、PTSDのような臨床的な障害につながる場合もありうる。本論では最初に、歴史的に異なる学問領域で研究されてきたストレスと情動という2つの用語の関係を整理した上で、ストレスや情動にともない、記憶のはたらきが高まる場合があることを指摘した。そして、こうした場面で記憶が増強されるメカニズムには、末梢身体に生じた強い興奮性の反応が関わっているらしい。末梢の興奮が中枢機能に影響を及ぼす上で、媒介的役割を果たすと考えられてきたのが、末梢を循環するアドレナリンであり、迷走神経などの求心性纖維である。アドレナリンが迷走神経纖維の受容体に直接作用するという従来の説に加えて、本論では、アドレナリンによる心臓血管系機能の活性化が、圧受容器から発した求心性の神経線維を経由して、脳へとフィードバックされる可能性を指摘した。これら2つの機能系が同時並行的に機能することで、中枢へのフィードバック効果をより強く持続的なものにしているかもしれない。そのフィードバックの結果として、情動興奮が高まるだけでなく、学習や記憶といった側面にまで影響が及ぶことがあるらしい。つまり、ストレスや情動にともなって生じた末梢身体反応が、中枢の情動機能に加えて、学習や記憶の機能を高める作用を及ぼす可能性があると推定できた。

キーワード：ストレス、情動、記憶、アドレナリン、心臓血管系

I. はじめに

現代社会は、ストレス社会であるとも言われる。「ストレス」という言葉は、われわれにとって、きわめて身近な言葉である。さまざまなストレスを抱えながら日々を送

る人々にとって、ストレスから解放されたいと願うのは当然のことであるだろう。そのようなとき、心理学者などの唱える「ストレスへの対処」、「ストレスの緩和」といった言葉に魅力を感じるかもしれない。だが、「ストレス」という語に対して、「克

服」や「解放」ではなく、「対処」や「緩和」といった言葉が用いられることからも示唆されるように、ストレスを根絶して、ストレスと無縁の生き方をすることは、現代社会において不可能であろう。現実的には、何らかのかたちで、ストレスとうまく付き合っていく術を探っていかねばならない。

ストレスがわれわれの身体に及ぼす直接的な効果として、われわれの身体に多様な生理的変化が生ずる。こうした生理的変化については、すでに多くの先行研究がある。この研究領域で歴史的に有名な研究者として、Walter B. Cannon¹⁾がいる。彼は、強い情動や痛みを生じるような緊急の場面における交感神経系の機能に関して、多くの基礎資料を提示している。また、Hans Selye²⁾は、汎適応症候群 (general adaptation syndrome) という概念を提唱して、副腎から分泌されたストレス・ホルモンがさまざまな身体器官に及ぼす影響を詳細に調べた。

こうした資料は、ストレスがわれわれの身体に及ぼす影響を理解する上で、非常に重要な資料となる。だが、その一方で、ストレスがわれわれの心理的側面にいかなる影響を与えるかを解明するためには、ストレスの直接の結果として生じた心理的活動の変化を明らかにするだけでは不十分である。なぜなら、ストレスが直接に惹起する心理的変化に加えて、ストレス場面に対して生じた身体的変化が、その結果として、さまざまな心理的変化を二次的に引き起こすと考えられるからである。例えば、後述するように、William James^{3, 4)} や Carl

Lange⁵⁾は、情動体験が成立する上で、身体的な反応が非常に重要な役割を果たしていることを主張した。彼らの学説には、情動の中核機構の存在をはじめとして、その後明らかになった科学的事実と異なる点もある。その一方で、現在までの研究成果によって、身体活動が脳機能ないしは精神機能に影響を及ぼすことが明らかになった。したがって、ストレスの心理的影響を明らかにするためには、ストレスが原因となって二次的に引き起こされるさまざまな精神行動面の変化についても明らかにしなくてはならない。こうした作業から得られた知見は、われわれがストレスといかに付き合っていくべきかという健康心理学的課題について考察する上で、基礎的な資料として活用できるだろう。

本論では、上述の問題を論じるにあたって、最初にストレスという用語の定義について整理しておきたい。ここでは、刺激または反応としてストレスを扱う観点を紹介するとともに、複数の要素から構成された包括的なプロセスとしてストレスを考える立場があることにも言及する。これらの点を整理した上で、ストレスという生理的現象と重複する部分の大きい関連現象である情動と、ストレスとがどのような関係にあるかについても議論する。後述するように、ストレスまたは情動といったテーマの下で研究されてきた内容は、相互に深いかかりを持ち、ときにはかなりの程度の重複がみられる。しかしながら、ストレスの研究と情動の研究とでは、研究領域が明瞭に区分されてきたという歴史的経緯もあり、似たような研究内容であっても、相互に関連

づけられずにいることが少なくないようだ。そのため本論では、ストレス研究の文脈から報告された知見と、情動に関連した文脈からの知見とを統合して議論するのに先立ち、これらの用語の関係性を明らかにしておきたい。

こうした用語の整理に続いて、ストレスや情動に関連して起こる記憶の増強現象について取り上げた。そのひとつは強い驚きや恐れの情動を伴う場面において、記憶の機能が顕著に高まる現象、すなわちフラッシュバルブ記憶である。これと合わせて、本論では、臨床的な障害との関連についても議論したい。記憶の機能が高まるといった場合、こうした機能の向上は、望ましいことのように思われるかもしれない。だが、「忘れたくても忘れられない」という表現があるように、本人にとって耐え難いほどつらく、忘れたくとも意識から遠ざけられずに、しばしば否応なしに想起してしまう記憶もありうる。強い驚きと恐れの感情を伴った記憶は、後述のPTSDをはじめとした臨床的障害の生起に深く関わっている。

以上のように、本論の前半では、ストレスや情動と、人間の記憶のはたらきとの関連性について議論し、これを踏まえて後半では、その記憶増強に関わる生理的背景について考察を進める。その背景的なメカニズム、すなわちストレスによって生じた身体的変化が、いかにして脳機能、ないしはそれに由来する精神機能に影響を及ぼすかという点については、まだ十分に解明されたわけではない。このメカニズムは、すでに述べたJamesやLange以来、心理学の領域で議論されてきており、情動に関わる心

身問題の重要な論点でもある。ここでの議論の中では、先行研究を参照しながら、ストレス情動に関連して生じる生理・心理的な連関現象を、包括的に理解するための仮説的な枠組みを新たに提示したい。その中では、情動を生み出す脳機構と、情動に際して生じる身体反応を簡単に述べた上で、末梢身体で生じた興奮性の反応が、いかにして脳機構へとフィードバックされるかを議論する。本論で特に注目するのは、情動に伴って生じる末梢からのアドレナリンの分泌についてである。情動興奮にともなって末梢から分泌されたアドレナリンが、学習や記憶に関連した脳機構に重大な影響を及ぼすことを指摘するとともに、その影響が及ぶ経路について議論する。ここでは従来から指摘されていた経路に加えて、もうひとつの経路が存在する可能性を指摘する。この経路は、末梢から中枢への情報伝達における「バイパス」であるだけでなく、その情報伝達に強度と持続性を与えるという点でも貢献していると考えられる。

さらに、本論の最後では、今後の研究課題を示すことについて。本論の主旨は、ストレスに伴う身体反応が、人間の記憶のメカニズムにどのように関わっているかを探ることである。そして、その議論の多くは、基礎研究の枠組みを超えるものではないものの、臨床的な問題とも深く関わっている。そこで、この種の問題を考究することの応用的意義を示すために、臨床的な精神症状との関連についても簡単に触れておきたい。

なお、本論の主たる関心は、人間の記憶に関わる問題にあるものの、考察に役立つ材料として、動物の学習行動に関する生理

心理学的ならびに行動生理学的知見も積極的に取り上げて議論する。ここでの議論の中で紹介する心身の機能的連関モデルを実証的に検討するためには、実際のところ、脳と神経系の機能に関する詳細な検討が必要であり、現状では人間を対象とした実験を行うことは難しい場合が多く、動物の学習行動に関する知見を活用することも重要である。

II. ストレスに関連した概念

本論の主題であるストレスや情動と、学習や記憶の働きとの関係を議論するのに先立ち、ストレスおよび情動という用語の意味するところについて整理しておきたい。これらの用語は、いずれも複数の側面があつて多義的であるだけでなく、相互に意味の重なりが大きい。実際、本論で扱う内容にも、心的外傷後ストレス障害（PTSD）のように、ストレスという用語によって説明されることが多い問題がある一方で、フラッシュバルブ記憶のように、感情や情動といった用語で説明されるようなことが多い問題にも言及する。これらの問題は、心身に強い反応が引き起こされるような場面で、記憶機能が増強するという点で共通しており、その背景には、相互に深く関連している部分が少なくないとも考えられる。しかしながら、ストレスと情動とは、Lazarus⁶⁾ も指摘しているように、それぞれを扱う研究領域が別個であり、ストレスの研究者は、情動に関する研究や成果に关心を払ってこなかったという歴史的経緯があるらしい。そこで最初に、これらの用語

の意味と、相互の関係を明確にしておく必要があるだろう。

1. 心理学におけるストレスの定義

ストレスという用語は、先にも述べたように、多様な意味で用いられる。大雑把な言い方をすれば、心理的な緊張を生み出すような刺激から生じた、さまざまな生理的または心理的現象、あるいは心身相関の現象を広く含んでいる。ここでは最初に、ストレスの定義について確認しておきたい。

ストレスを定義する観点を大きく2つに分けるならば、第一に、ストレスという語が、ストレス事象全体の中で、比較的限局された要素だけを意味する場合がある。このような観点からの定義には、われわれの心身に緊張を強いる場面に含まれる2種類の要素、すなわち緊張を強いる原因となる「刺激」を意味する場合と、緊張を強いられた結果としての「反応」を意味する場合の両方がある。ストレスの原因となる刺激は、ストレス刺激、またはストレッサーとも呼ばれる。こうした刺激としてのストレスに着目した研究としては、結婚や離婚など、人生の中での比較的重大な事件、すなわちライフイベントの影響について扱った研究がある⁷⁾。

他方、「ストレスがたまる」といったときには、ストレスという語は、緊張を強いられる中で生じた心身のさまざまな反応を意味している。こうした反応は、ストレス反応、またはストレインとも呼ばれる。こうした観点からストレスを定義した研究者にSelyeがいた。彼はストレスを「あらゆる必要に応じて身体が示した反応」と定義し

た²⁾。身体で実際に生じるストレス反応としては、Cannonが提唱した危急機能(emergency function)と、Selyeが汎適応症候群(general adaptation syndrome)として体系化したものがよく知られている。この種の定義では、その意味するところが非常に具体的かつ明瞭であり、その刺激や反応を実際に観察したり測定できるという長所がある一方で、その事象に含まれる、ごく一部の要素に力点を置いて考察することになり、事象全体を総合的に考察することがおろそかになりやすい欠点がある。

こうした要素重視の見方に加えて、第二に、ストレスの刺激受容から反応出力までのプロセス全体を広く含めた包括的な観点がある。言い換えれば、ストレスをある種のプロセスとして理解する観点である。ストレス刺激によって人間にどのような反応が生じるかは、刺激の性質によって一義的に決まるものではない。例えば、ストレスを反応として定義したSelye²⁾も指摘しているように、「ストレスをいかに受け入れるか」によって、ストレス刺激によって身体に及ぶ影響が異なることが知られていた。また、HolmesとRahe⁷⁾の指摘したライフイベントの影響についても、結婚というポジティブなイベントと、離婚というネガティブなイベントとが同一の次元上に位置づけられて、量的な違いだけで比較されていたものの、実際には、ポジティブなイベントに比べて、ネガティブなイベントの方が病気の発症に大きく関わっている⁷⁾。こうした現実的な問題にも対応できる、より総合的な枠組みが必要であった。

この種の枠組みを与える考え方として、

LazarusとFolkman⁸⁾は、心理的ストレスについて、「人間と環境との間で生じる関係性の一種であり、その環境を人間が、大きな犠牲を強いるもの、能力的な限界を超えるもの、生活を脅かすものであると評価する場合」と定義した。この定義からも明らかのように、Lazarusたちは、ストレスの生じる中間的過程として、人間がストレスをいかに評価するかという認知的評価の側面を重視していた。この認知的評価と合わせてLazarusたちが重視したのは、対処ないしはコーピング(coping)と呼ばれるものであって、簡単に言うならば、「心理的ストレスをうまく処理しようとする努力」⁶⁾ということである。こうしたストレスの過程全体を単に「ストレス」とだけ表現すれば、議論が不明瞭になるのを避けられない。そこで、議論の明確さを保つために、こうした過程を「ストレス過程」ないしは「ストレス関係」と呼ぶべきであろう。

2. ストレスと情動との関係

ストレスの定義に続いて、ストレスと情動との関係についても整理しておきたい。Lazarus⁶⁾が指摘しているように、ストレスと情動とは、きわめて密接な関係にある。ストレスという語が多義的であったのと同様に、情動という語にもさまざまな意味づけが可能である。これは、情動の現象に複数の側面が含まれているからにほかならない。例えば、情動にも、ストレスと同様に、情動を喚起する刺激の受容から、生理的ならびに心理行動的反応が生じるまでの全体的な過程を含めて情動を考えることがある。その一方で、反応の側面だけを特に強調す

る場合もある。情動を規定する要因として、現在の情動理論の中では、次のようなことが考えられている。それは、①情動を喚起する刺激、②反応として生起する生理学的・神経学的活動、すなわち中枢ならびに自律神経系の反応や、前頭前野のはたらきなど、③認知的評価、すなわち状況の評価によって情動喚起の有無、ないしその程度が決定するということ、ならびに、④動機づけの側面、つまり情動覚醒は、多くの場合、何らかの行動を引き起こす役割を果たすという4点である⁹⁾。

さて、前項で議論したストレスの定義と比較すれば明らかなように、上記の4点はストレスを定義する視点と、ほぼ完全に一致している。つまり、①は刺激としてのストレス、②は反応、③は評価、④は対処にそれぞれ対応する。ここでは、それぞれの観点ごとに、ストレスと情動との関係性について考えてみたい。最初に、ストレスを刺激として定義する立場から考えてみよう。例えば、HolmesとRahe⁷⁾のライフイベントの研究について考えてみれば、それぞれのイベントは、結果として生じる情動の性質がポジティブかネガティブかという違いはあるにしても、何らかの情動を引き起こすことは間違いないだろう。つまり、刺激としてのストレスが与えられる場面では、何らかの情動が喚起されるのであって、Lazarus⁶⁾の表現を借りて、この種の情動を「ストレス情動」と呼ぶことができよう。その意味で、心理的な意味でのストレス刺激は、われわれに情動を喚起させる刺激、すなわち「情動喚起刺激」であると言え換えることが可能である。

また、ストレスの反応的な側面についても、情動と切り離して考えることはできない。例えば、種々のストレス反応のうち、危急機能や汎適応症候群に関連したストレス反応は、視床下部を起点として生み出される²⁾。言い換えれば、視床下部は、脳に存在する複数の情動機構の活動を調節し、情動表出を制御する中枢として位置づけられている。例えば、外側視床下部は、血圧の反応調節に関わっている一方で、視床下部の室傍核は、ストレス・ホルモンの分泌に関わっている¹⁰⁾。その意味で、視床下部からの指令によって始まる一連の生体反応は、ストレス反応とも情動反応とも呼ぶことが可能である。つまり、結論としては、われわれがストレス反応と呼んでいるものと、情動反応と呼んでいるものとは、名称こそ異なるものの、実際に意味するところはかなりの程度重複している。

そして、ストレス反応の代表例とされる交感神経系の危急機能¹⁾は、怒りや恐れといった情動についての研究資料をもとに提起されたものであり、この種の身体反応は、さまざまなストレス反応の中でも、特に主要な要素として位置づけることが可能であるだろう。

さらに、ストレス過程における認知的評価や対処においても、情動が深く関わっていることを指摘したい。最初に、認知的評価について考えてみると、例えば、来週に迫った定期試験について、「今度の試験では不合格になるかもしれない」など、脅威を与えるものとして認知的に評価すれば、不安や恐れといった情動を強く生起させるはずである。また、「努力すれば良い成績

を取れるかもしれない」というように、挑戦できる可能性がある状況として評価すれば、そのときには期待のような情動を体験するかもしれない。認知的評価は、情動の契機となるだけでなく、そこで生起する情動の性質を左右することは疑いない。両者をさらに深く関連づける立場として、Lazarus⁶⁾ のように、認知的評価を情動過程のひとつの要素とみなす考え方もある^{注1)}。

次に、ストレス過程において、対処と情動がどのような関係にあるかについて考えてみよう。この点についてもLazarus⁶⁾ の議論を参照しておくと、情動、ないしは情動過程という概念を、対処や評価、動機などの上位概念と位置づけ、対処などの下位概念を情動過程が包摂すると彼は考えた。彼はまた、「どんな場合においても、対処はストレスと情動の反応の必要不可欠な特徴」と述べており、この記述からも、Lazarusが、このストレス対処の過程について、情動過程の中できわめて重要な役割を果たすものと認識していたことは明らかである。

以上の議論の中で、ストレスに関連した概念、すなわちストレス刺激、ストレス反応、評価、対処といった概念が、いずれも情動と深く関わっていることを指摘した。ストレス過程と情動過程とは、完全に重複するとまでは言えないまでも、刺激や反応という観点から見れば、その神経学的基盤を共有しており、評価や対処という観点から見ても、これらの過程は相互に不可分であり、密接な関係にあることは明らかであろう。このことを端的に言い表しているの

が、「ストレスのあるところには情動がある」(p. 35, l. 7-8) というLazarus⁶⁾ の言葉である。

ここまで議論では、ストレスという概念について整理するとともに、ストレスと情動とが密接に関連しており、それぞれの語が意味するところには重複する部分が多いことを指摘した。このことは、情動を研究することが、そのままストレスを研究することにつながることを意味している。

これ以後は、上述の議論を踏まえた上で、本論の主題であるストレスや情動といった心理生理的過程が、学習および記憶に及ぼす影響と、その影響を媒介する生理的背景について考えてみたい。以下では最初に、ストレスないし情動反応が記憶機能を向上させる現象について述べる。

III. 記憶とストレス情動の関係

ストレスと情動との関係についての議論に續いて、ストレスや情動と深く関わり、その影響を強く受けやすい学習と記憶に関連した心理的現象を取り上げたい。人間の記憶に関連した現象にはさまざまな種類がある。そのうち、本論では特に、フラッシュバルブ記憶および心的外傷後ストレス障害に着目する。前者は、強い驚きなどの情動を伴うストレス場面において、記憶の機能が顕著に高まる現象であり、長期記憶の特殊な形態として位置づけることが可能である。以下では最初に、フラッシュバルブ記憶の特徴について述べるとともに、心的外傷後ストレス障害について簡単に説明を加えた後、これらの現象が、ストレスや

ストレス反応と学習・記憶

情動とどのように関わっているかについて議論する。

1. 人間の記憶機能

われわれは日常、さまざまな経験をしながら生活している。それらの経験の中には、長く記憶にとどめられるものもあれば、その場限りですぐに忘れてしまうものもある。心理学では、人間の記憶は、新しい情報を覚えようとする「記録」、覚えた情報を維持する「保持」、保持されている情報を必要に応じて思い出す「検索」という3つの過程から構成されていると考える。

そして、人間の記憶は、保持の長さによって次の3つのタイプに分類される¹⁵⁾。第一に、個々の感覚モダリティに限局した情報を数十ミリ秒という短時間のみ保持する感覚記憶である。第二に、短期記憶と呼ばれる記憶がある。これは例えば、初めてかける電話番号を、頭の中だけで覚えるときの記憶である。普通、覚えていられるのはせいぜい数秒から十数秒間であって、感覚記憶に比べれば保持は長いものの、われわれが通常「記憶」と考えているものとしては、保持時間の比較的短い記憶である。第三には、長期にわたって保持される長期記憶がある。われわれが普段、「はっきりと記憶している」や「まったく記憶がない」といった表現を用いるときには、この長期記憶のことを意図している場合が多いだろう。

この長期記憶の中には、保持される期間が比較的長い、忘却しにくいといった性質や、記憶内容の鮮明さなどの点で、際立った特徴を持つものがある。これはフラッ

シュバルブ記憶と呼ばれる現象であり、その内容は通常、強い驚きなどの情動を伴った場面に関連していることが多いとされる。

2. フラッシュバルブ記憶

感情的に大きく揺さぶられたとき、人間の記憶のはたらきは、高度に活性化されるらしい。その典型が、すでに述べたフラッシュバルブ記憶と呼ばれるものである。この種の記憶の代表例として、衝撃的な社会的事件や大規模な自然災害を、テレビ映像などを通じて間接的に経験したような場合が多く取り上げられる。

例えば、アメリカ人を対象とした先行研究で取り上げられた事件としては、ケネディ大統領の暗殺¹⁶⁾ やスペースシャトルのチャレンジャー号の爆発事故^{17, 18)}、イギリス人を対象とした研究では、ダイアナ妃の死去¹⁹⁾ や、サッチャー元首相の辞任^{20, 21)} などである。最近の研究^{19, 22)} では、2001年9月11日の同時多発テロのときの記憶についても対象になっている。

単に、当時のことを鮮明に記憶しているというだけならば、それを思い出したとしても、さほどの苦痛を経験せずにすむだろう。しかしながら、きわめて鮮明な記憶とともに、当時体験した強い恐れなどの情動をたびたび再体験してしまうような臨床的障害もある。これは、精神医学において、心的外傷後ストレス障害（Posttraumatic stress disorder, PTSD）²³⁾ と呼ばれるものであり、再体験は、その主要な特徴のひとつである^{23, 24)}。このPTSDについて述べる前に、その契機となるトラウマについて述べておこう。

3. ストレスの一形態としてのトラウマ：トラウマティック・ストレス

われわれの日常生活の中にはさまざまなストレス刺激が存在している。そうした個々の刺激ないし出来事は、日々の忙しさにも助けられてか、長く記憶に留まることは少なく、その多くは短い間に忘れてしまう。その一方で、忘れたくても忘れられないという出来事もあるかもしれない。そのひとつの例が、上述のフラッシュバルブ記憶であった。

単に、忘れられないというだけなら、たいした苦痛ではないかもしれない。その契機となった出来事が、自分にとって非常に印象深かったにしても、自分自身や親しい人が直接に被害を受けることもなく、遠く離れた場所で起こった社会的事件ないし自然災害であれば、思い出すだけで強い苦痛を経験するということは少ないのである。しかしながら、事件や災害で直接の被害に遭い、きわめて深刻な体験をした人にとってみれば、その出来事は、記憶に長く残るだけではなく、思い出すだけで強い苦痛を伴うことになる場合もある。

実際に、極度の激しいストレス場面に置かれたことによって、その出来事を忘ることができずに、事件当時の感情を繰り返し再体験したり、記憶を想起させる手がかりになるものを極力回避しようとしたりするといった心理行動的問題が生じる場合があることが良く知られている。こうした症状は、先に述べた心的外傷後ストレス障害と呼ばれる精神疾患に典型的にみられる^{23, 24)} という。

この種の症状を引き起こすきっかけとな

るのは、その人の生存に関わるような、きわめて深刻なストレス事態である。こうした深刻な事態による心理学的な影響を、トラウマ (trauma) と呼び、トラウマを生じる契機となった事態は、トラウマティック (traumatic) という形容詞で表現される²⁴⁾。

ここでトラウマとストレスの関係について整理しておきたい。トラウマを生み出すような事態は、われわれの心身に大きなストレス反応を生み出すと予想され、ストレス刺激の一種として位置づけることができる。つまり、量的な観点から言えば、程度が極度に強いストレス刺激と言ってもよいだろう。他方、その内容について論じるのであれば、本人の生存に関わるような、きわめて重大な意味を持つストレッサーとみなすことも可能だろう。そして、これらの量と内容に関する二つの観点を合わせて考えれば、トラウマティック・ストレス (traumatic stress) とは、生死に関わるような、きわめて程度の大きいストレスであると定義できるだろう。ある事件で受けたトラウマティック・ストレスの影響が長期間持続して、日常の生活に支障を来たすようになる場合がある。その典型例が、次に述べるPTSDである。

4. 心的外傷後ストレス障害（PTSD）

重度のストレス刺激に曝されたり、その結果として極度に強い情動を体験したりすることで、精神面に不調を来たす可能性がある。実際、ストレスは多くの精神障害と関連づけられてきた²⁵⁾。その中には、うつ病、薬物乱用、不安障害と合わせて、心的外傷後ストレス障害 (posttraumatic stress

disorder, PTSD) が含まれる。この障害の症状は、悪夢、フラッシュバック、事件の想起に伴う嫌悪感、事件の強迫的な記憶、想起することの回避、集中力の欠如などによって特徴づけられる^{23, 24)}。

本論における議論との関連で言えば、このPTSDには、記憶に関連した問題が特徴的に見られる点に注目すべきであろう。すなわち、悪夢やフラッシュバック、侵入的な記憶といった症状である。こうした症状は、記憶機能が極度に高まった結果として考えることができるだろう。

その契機となるようなストレスとは、深刻な自然災害や犯罪被害のように、生存もしくは人間としての尊厳を脅かされる体験である。例えば、2001年9月にアメリカで起きた同時多発テロがある。ニューヨークでは、テロリストの操縦する航空機が高層ビルに突入りし、そのしばらく後にはビル全體が崩落するという凄惨な事件が起こった。日本の多くの人々にとっても、これは大きな衝撃であり、当時、その映像をテレビで初めて見たときのことを、周囲の状況も含めて思い出せる場合も少なくないだろう。それはまさにフラッシュバルブ記憶にほかならない。これに対して、ニューヨークの事件現場周辺において、危機的な状況に直面した人々の中には、上記のPTSDの症状に苦しむ人も少なくなかっただろう。実際、Bremner²⁵⁾によれば、彼が著書を執筆している時点で、その事件のために数千人がトラウマに関連した問題を抱えていたと述べている。

5. 記憶の亢進と情動興奮との関係

フラッシュバルブ記憶とPTSDとでは、心理的な困難や精神症状の大きさという点で大きな隔たりがあるものの、この両者には、これらの契機になる体験をしたときの記憶が、強く鮮明に保持されるという共通点がある。それと合わせて、これらの成立過程においても、程度の差はあるにせよ、比較的強いストレス刺激に曝されており、その場で何らかの強い情動を経験していたという点で共通している。

そして、フラッシュバルブ記憶に関する研究報告からは、この種の記憶が成立する上で、情動的な要素がきわめて重要な役割を果たしていることが指摘してきた。この種の記憶が成立する要件について考えてみると、Conwayら²⁰⁾も指摘しているように、当人にとってどれだけ重要であったか、そして、当人がどれだけ強い感情や情動を経験したかによって大きく影響を受けるらしい。当人にとっての重要性について検討するために、例えば、事件の当事国の国民と、他国の国民の記憶を比較するという方法や、同一国内で、災害を直接経験した地域と、遠く離れた地域とで記憶を比較するといった方法が使われてきた。

具体例を挙げると、イギリスの事件ではサッチャー元首相の辞任²⁰⁾やダイアナ妃の死去²⁰⁾について、フランスではミッテラン元大統領の死去²⁶⁾について、当事国と他の国の国民の間で現在の記憶の内容や、事件のニュースを聞いたときに体験した感情に関する調査が行われてきた。これらの研究ではいずれも、当事国の国民の方が、事件のニュースを聞いた当時についての記憶成績

が比較的良好であった。また、1989年のカリフォルニアでの大地震のときの記憶について、現地カリフォルニアと、遠く離れたアトランタで調査を行った研究²⁷⁾がある。その結果によれば、先の他国間で比較した研究と同様に、カリフォルニアの大学生の方が、より正確に記憶を保持していたという。

こうした研究のうち、Conwayら²⁸⁾は、統計解析によって、当人にとっての事件の重要性と、ニュースを聞いたときの感情的な反応とが、それぞれフラッシュバルブ記憶の成立に貢献していることを示した。これは、記憶の働きと情動との深い関わりを示唆する結果である。そのことと関連して、フラッシュバルブ記憶の研究を目的としていない他領域の研究報告²⁹⁾からも、情動的な覚醒によって記憶の成績が高まったと報告されている。したがって、以上の知見を参考すれば、この種の記憶の成立ないし増強の過程には、情動的な反応が深く関わっていることに疑問の余地はないだろう。つまり、SchmidtとBohannon³⁰⁾も主張しているとおり、ニュースを聞いたときにどれだけ情緒的に強い反応が生じたかということが、この種の記憶を成立させる重要な要素になるようだ。そのため、フラッシュバルブ記憶の成立過程を解明するためには、情動的な反応と記憶機構とがどのように関わっているのかを明らかにしていくことが必要だろう^{注2)}。

さらに、その応用的な可能性として、こうした取り組みからは、記憶の増強に関する臨床的障害としてのPTSDの治療に役立つ情報を得ることができるかもしれない。

すなわち、PTSDにおける主要症状の形成過程を解明する手がかりを得ることもできるのではなかろうか。

そこで次に、情動的な反応と記憶の働きとの関係について、さらに議論を進めたい。これまでの実験的な研究からは、情動に伴って生じる、ある種の身体反応が、人間や動物の学習や記憶の働きに影響を及ぼすことが指摘されてきた。この点に関して詳細な議論を行うためには、情動の脳機構や身体反応の概略についても述べておく必要がある。本論の主題からはやや外れるものの、情動に関わる脳機構と、その働きによって生み出される末梢身体の生理的反応について述べておきたい。

IV. 情動の脳機構と身体反応

情動は、学習や記憶と同様、脳によって営まれる重要な機能のひとつである。また、情動に関わる脳部位の活動によって、身体に多様な変化が生じる。以下では、こうした情動の中枢機構と身体反応の特徴について概略を述べる。

1. 情動の脳機構（1）：末梢説から辺縁系仮説まで

情動の脳機構に関する学説としては、かつては中枢機構を仮定しない末梢説があり、その後、海馬を重視する学説が有力になった時期を経て、現在では扁桃体が重要な役割を演じていると考えられるようになった。生理心理学の草創期においては、情動に特異的に関与する脳内の機構が存在しないと仮定する理論が登場した。例えば、

ストレス反応と学習・記憶

William James^{3, 4)}は、内臓や骨格筋に生じた反応を脳が知覚することによって情動体験が成立すると考えた。また、Lange⁵⁾は、循環器系活動、特に血流の変化を情動の基本要素ないしは決定因であると考えて、脳における血流の変化によって、個々の情動に特異的な運動反応や主観的体験が生じると主張した。JamesとLangeの学説はいずれも、情動の成立過程において、末梢的な身体反応がきわめて重要な役割を果たすことを主張しており、これらを合わせて「情動の末梢説」、もしくは「ジェームズ＝ランゲ説 (James-Lange theory)」と呼ばれる。この末梢説は、本論で特に重要な意味を持つので、後ほどあらためて説明を加える。

こうした末梢反応を重視する説に対して、Cannon^{31, 32)} やDana³³⁾といった生理学者たちが実証的な資料に基づいて反論した。末梢説への批判と合わせて、Cannon^{31, 34)} やBard³⁵⁾は、脳の中に情動に特異的に関与する神経機構が存在するという学説を提唱した。彼らの説によれば、現在では視床下部と呼ばれている脳の部位が、情動表出の中核であるとともに、この部位と大脳皮質との相互作用によって、情動に関連した主観的体験が生じるという。この学説は、情動の視床説、もしくは「キャノン＝バード説 (Cannon-Bard theory)」と呼ばれている。

その後、Papez³⁶⁾は、脳内の海馬と呼ばれる部位と、その周辺で回路状の連絡を構成する複数の部位の機能を重視した学説を唱え、より広範な脳部位が情動に関連しているとの考え方を示した。この「Papez回路」と呼ばれる学説に引き続いで、Macleanの「内臓脳」仮説³⁷⁾が発表され、これは後年

に「大脳辺縁系」仮説³⁸⁾へと発展していく。大脳辺縁系仮説に対しては、辺縁系の定義が明確でないことや、情動を生み出すメカニズムについて具体的に説明していないといった問題点が指摘されてきた^{39, 40)}。

2. 情動の脳機構（2）：扁桃体の役割

上述のように、Papez回路やMacLeanの大脳辺縁系仮説の中では、海馬という脳部位が重視されていた一方で、近年の情動研究では、扁桃体 (amygdala) と呼ばれる脳部位の役割が注目されている。扁桃体は、現在では、恐怖などの情動に伴うさまざまな身体反応を調節していることが明らかになっている⁴¹⁾。例えば、視床下部を介して自律神経活動を制御しているほか、他の脳部位を経由して、恐怖や不安に関連した行動反応である、すくみ反応 (フリージング) を制御したり、副腎皮質からのコルチコステロイド、すなわち、いわゆるストレス・ホルモンの分泌を調節したりしている。

また、情動の体験的な側面にも、扁桃体の活動が深く関わっているとの仮説⁴⁰⁾がある。この仮説では、扁桃体などの情動機構と、記憶などの他の脳機能とが相互作用することを重視する。すなわち、脳の情動機構が活性化しているとの情報が、作動記憶 (working memory) の中に入力されることによって、情動的な体験が生じると推定されている。このように現在では、扁桃体が、情動のさまざまな過程において、欠かすことのできない重要な役割を演じていると考えられるようになってきた。

こうした情動機能における役割に加えて、後述するように、扁桃体は、強い情動が喚

起される場面で、記憶機能が増強される現象にも深く関わっているらしい。特に、扁桃体内部でのノルアドレナリン活動が重要なようだ⁴²⁻⁴⁴⁾。さらに注目すべきことは、この記憶増強現象には、情動喚起によって生じた末梢身体の反応を起点として扁桃体に向かうフィードバック作用が重要であるらしい。つまり、情動という現象を理解する上では、中枢神経系の活動のみを理解するのでは不十分であり、中枢と末梢との相互作用を考慮に入れておかなくてはならない。そこで次に、情動が喚起されたときに末梢身体で生じる各種の反応について述べ、これを踏まえて次章では、末梢から中枢へのフィードバック作用について議論したい。

3. 情動における身体反応の特徴（1）：

Cannonの「危急機能」

扁桃体など、情動に関わる脳内神経機構が活動することによって、さまざまな自律神経系機能の変化が身体に現れる。自律神経系の役割は、体内環境と体外環境との接点となり、体内環境の恒常性、すなわちホメオスタシスを維持したり、ストレスに対して適応的に反応したりするために身体の機能を調節することである⁴⁵⁾。自律神経系によって調節される機能としては、心臓血管系、呼吸器系、消化器系、瞳孔や汗腺などさまざまである。

情動が生起した際の自律神経系の反応について詳細な検討を行ったのがCannon³²⁾である。彼は、実証的な資料に基づいて、強い情動や痛みを生じさせる場面、もしくは闘争や逃走といった生存に関わる緊急事

態にあっては、交感神経系の活動と副腎からのアドレナリン分泌によって、危急機能(emergency function)と呼ばれる一律の身体反応が生じると考えた。つまり、Cannonは、怒りや恐怖といった情動の間で、身体反応にほとんど違いはないと考えていた。異なった情動の間でも、ほぼ共通した身体反応が生じるという論点は、後述するJamesやLangeの学説を彼が批判するための主要な論拠となった。なぜなら、JamesやLangeは、恐怖や怒りといった情動の種類によって、身体的な変化が異なると考えており、その反応パターンの違いが情動の成立過程に深く関わっていると考えていたからである。

4. 情動における身体反応の特徴（2）：

情動の種類による反応の特異性

怒ったときには頭に血が上るような感覚を覚える一方で、強い恐怖の念に襲われたときには頭部から血の気が引くように感じることがある。われわれの感覚の上では、情動の種類によって、身体的な反応が異なるように経験することがしばしばある。情動の種類に関わらず、ほぼ一様の身体反応が生じるというCannonの上述の主張は、われわれの日常の経験と一致しないだけではない。実際に、このCannonの主張に対して反証となる知見が、その後の実証研究によって報告してきた。すなわち、情動の種類によって、生起する身体反応の内容が明らかに異なっていることが指摘されてきた。

例えば、Ax⁴⁶⁾によると、怒りを体験する条件と恐怖を体験する条件とでは、それぞ

れの体験に伴って生じた身体反応が異なっていた。怒りの感情に伴って比較的顕著にみられた反応としては、拡張期血圧の増加、心拍数の減少、皮膚コンダクタンスの上昇回数、ならびに筋電位の増加であった。Axによれば、これらの一連の身体反応の特徴は、アドレナリンとノルアドレナリンを同時に投与した場合の反応の特徴と類似していたという。これに対して、恐怖を体験したときの反応の特徴としては、皮膚コンダクタンスの増加、筋電位の増加した回数、呼吸数增加が比較的顕著にみられ、アドレナリンを投与したときの反応に類似していたという。

その他にも、Funkenstein⁴⁷⁾が、怒りと恐怖の身体反応の差異を報告した。FunkensteinもAxと同様に、怒りと恐怖の生理的反応の違いを、アドレナリンとノルアドレナリンの作用の違いと関連づけている。これらの物質は、いずれもカテコールアミンの一種であり、これらの2種類の物質の作用によって怒りと恐怖の身体反応の違いを説明する彼らの考え方、「アックス＝ファンケンシュタインのカテコールアミン仮説」と呼ばれる。

さらに、怒りや恐怖といった負の情動(negative emotion)と、喜びのような正の情動(positive emotion)との間で、生理的な反応に異なる側面があることも指摘されてきた⁴⁸⁾。こうした情動の種類の違いによる自律神経系活動の表出形態の違いは、高齢者⁴⁹⁾や、欧米以外の文化圏に居住する人々⁵⁰⁾についても検討されてきた。その結果、この種の表出形態の特異性が、年齢や文化の違いを越えて、人類に普遍的にみら

れることが明らかになった。

また、正の情動には、負の情動はない特別な機能があるらしい。正の情動が生じた後では、負の情動の後に比べて、身体活動が従来の状態に回復するのが早い。この事実を踏まえて、Levenson⁵¹⁾は、正の情動には「自律系の鎮静作用 (autonomic soothing)」があると述べている。

このように現在では、情動の種類によって、末梢で生じる生理的反応のパターンが異なることが知られている。末梢における情動反応のこうした差異が、情動の体験の内容に違いをもたらすと主張した研究者たちがいた。それが、すでに述べたJamesとLangeであった。彼らの学説がCannonらによって論駁された際、この情動反応のパターンに差異があるか否かが、この種の批判の主要な論点のひとつになっていた。すなわち、Cannonは、各種の情動の間で、身体反応のパターンに大きな差異がないと主張したのである。そのため、Cannonらの末梢説批判の内容については、近年までの科学的な研究成果を踏まえて考えるならば、正しいとは言えない部分もある。そのことはまた、Jamesらの末梢説、すなわち詹姆斯・ランゲ説の内容を再度吟味して、歴史的な評価を見直す必要性があることを強く示唆している。

V. 末梢活動は中枢機能に影響するか？

本章では、前章で紹介したような末梢身体活動が、中枢の情動や認知・学習といった機能に対して、はたして顕著な影響を及ぼしうるのかどうかという点を議論する。

最初に、こうした見地からの科学的研究のさきがけとなったジェームズ・ランゲ説をあらためて取り上げることから議論を始めたい。

1. ジェームズ・ランゲ説の再検討

この学説については、前章すでに簡単に紹介していた。本章で末梢活動と中枢機能との関係を論じるにあたり、重要な意味を持つものであるので、ここで若干の補足説明をしておきたい。われわれは普通、親しい人との死別などの場面において、悲しみの感情がこみあげてくるために、涙を流して泣くのだと考える。山を歩いていたら突然大きな熊が現れた。そのときには、恐ろしいと感じるから、顔が真っ青になり、走って逃げ出そうとする。誰かに無礼なことを言われた。その相手に怒りを覚えたために、顔を紅潮させながら、強く言い返してやろうとする。主観的に体験する感情が、身体的な反応を引き起こすという因果関係の図式は、ごく自然で、当然のことのように思われるかもしれない。実際、こうした因果関係に疑問を抱く人はほとんどいないのではないか。

ところが、19世紀のほぼ同時期に、2人の研究者が、こうした因果関係が間違っている、関係がまったく逆であると主張した。それが、すでに紹介したJames^{3) 4)}とLange⁵⁾である。Jamesの主張によれば、泣くという行為のために悲しみを体験する。相手を殴るという行為のために怒りを体験する。体が震えるから恐怖を体験する。

こうした説明だけで納得する人はほとんどないかもしれない。だが、James³⁾ の

次の記述を読んでいただければ、この正反対の因果関係にも現実味が増すのではなかろうか。「強い情動を経験しているときのことを思い浮かべたとする。そのときのわれわれの意識から、情動に特徴的にみられる身体的な変化をまったく感じ取れないと考えてみよう。すると、われわれの意識にはもはや情動を体験するための「精神的な要素」をなにひとつ見出せないことに気づくはずだ。そして、客観的で冷静な知覚だけが後に残っているにすぎない(p. 193)。」目の前に大きな熊が現れたのに、体がすぐむどろく筋肉はリラックスし、心臓は普段どおり脈を刻んでいる。そんなときでも、われわれは自分が強い感情に襲われたと思うだろうか。そのように考えてみれば、情動体験における末梢の身体的变化が、決定的に重要な役割を演じているとしても不思議ではなかろう。

2. 末梢のアドレナリンが脳に与える影響

(1) : 情動

彼らの学説は、すでに述べたように、後年になって厳しく批判される。実際に、現在の脳科学の知見を参照すれば、JamesとLangeの仮説には、情動に特異的に関与する神経機構を仮定しないという点で、情動の脳内機構に関する考察に致命的な誤りがあったことも明らかである。

だが、Angell⁵²⁾も述べているように、脳の情動表出に特異的に関与した神経機構が存在するからといって、情動の表出や体験における末梢身体活動の役割が否定されるわけではない。情動とは一般に、短時間のうちに現れては消えてしまう性質のもので

ストレス反応と学習・記憶

はない。多くの場合、情動には、ある程度の持続性があって、われわれを特定の行動へと強く駆り立て続けることもある。情動の出発点が脳に存在するとはいえ、いったん始まった情動の過程が長く持続する上では、末梢の身体反応が強く貢献している可能性を否定できない。

このような考え方を支持する資料として、アドレナリンの投与などによって末梢の身体活動を高めることにより、外的的に表出される情動行動がより一層強いものになるという知見が、人間や動物を対象とした複数の研究から報告してきた^{53, 54)}。

その中でもっとも有名なのは、人間を対象としたSchachterとSingerの報告⁵⁴⁾である。彼らは被験者にアドレナリンを投与して、身体的な興奮状態を人為的に生じさせる実験を行った。そして、被験者を愉快な情動状態にする多幸条件と不愉快な状態にする怒り条件とを設けた。その結果として、多幸と怒りのそれぞれの実験操作によって、いずれの情動体験が成立するかという点で違いがみられた一方、アドレナリンの投与を受けて身体的に覚醒していることも、情動の行動的な表出に影響を与えた。彼らはこの研究成果を踏まえて、情動の成立にとっては、身体的な興奮と認知的要因の双方が重要であるとする「情動の二要因説」を唱えた。

このように、アドレナリンという体内物質は、人間や動物の情動的な場面における身体反応を調節しているらしい。その一方で、アドレナリンはまた、人間や動物の学習や記憶の機能にも深く関わっていることも知られている。以下では、アドレナリン

が学習や記憶に影響を及ぼすとの知見を示すとともに、アドレナリンがいかなる経路で脳機能に作用するのかについて議論する。

3. 末梢のアドレナリンが脳に与える影響

(2) : 学習・記憶

ここでは、本論の主題である学習や記憶の機能に、末梢を循環するアドレナリンが影響を与えることを指摘する。アドレナリンを末梢投与したラット⁵⁵⁾や、交感副腎系の機能を人為的に損なわせたラット^{55, 56)}の回避学習を調べた実験があり、いずれの研究からも、この機能系が情動行動の強度を高めることに貢献していることを示唆する結果が得られた。このことは、末梢の交感副腎系から分泌されるアドレナリンが、動物の回避学習行動の発現に大きく寄与していることを示唆している。

さらに、行動的な表出だけでなく、情動に関連した記憶が、長期記憶として固定される過程にアドレナリンが強く影響することが指摘されている⁵⁷⁾。こうした知見は、本論すでに述べたように、怒りや喜びなどの強い情動を経験したときほど、記憶に残りやすいという日常の経験にも合致する。

以上のことから、末梢でのアドレナリン分泌が、動物の学習や記憶の機能に深く関わり、行動変化なし記憶固定を増強する働きを有していると結論できるだろう。そのことはさらに、先に取り上げた人間の記憶の増強に関連した現象や症状、すなわちフラッシュバルブ記憶やPTSDといった問題についても、その背景的な機序には末梢のアドレナリン分泌が関わっている可能性を示唆しているのかもしれない。

4. 末梢と中枢を結ぶ経路（1）：求心性線維のβ受容体

次に、これまでに述べてきたアドレナリンの末梢器官への作用、もしくは交感・副腎系の活動に関連した生理的変化が、どのようにして中枢に影響しているのかを考えみたい。この点について、もっとも単純な説明としては、アドレナリンが脳の神経細胞に直接作用するという考え方があるだろうか。確かに、ストレス・ホルモンとして副腎から分泌されるグルココルチコイドは、血液循環によって脳内に運ばれて、海馬や扁桃体といった記憶や情動に深く関わっている脳部位に直接作用することが知られている。

だが、末梢を循環するアドレナリンの作用については、血液循環によって脳の内部まで運ばれた結果であるとは考えにくい。なぜならば、アドレナリンは頭部まで運ばれても、血液 = 脳閂門（blood-brain barrier）という障壁に阻まれて、脳の中に入ることのできない⁵⁹⁾からである。そのため、アドレナリンの作用が脳に及ぶ経路としては、これ以外の候補を探さなくてはならない。

その別な候補としては、自律神経系の求心性線維を介して間接的に作用する可能性に着目すべきだろう。自律神経系は、視床下部などの脳の中枢から、心臓などの身体器官へと神経信号を伝える遠心性の経路がある一方で、末梢の身体器官から中枢へと向かう求心性の経路も存在する。この求心路を介して、心臓などの末梢器官から脳へと伝えられるフィードバックの作用こそが、

末梢のアドレナリンが脳の情動機能に修飾を加えるための主要経路であるかもしれない。

例えば、こうした推測の裏づけとなる知見が、自律神経系の求心性フィードバックを部分的に失った人々を対象とした研究から報告されている^{59), 60)}。例えば、Hohmann⁶⁰⁾は、彼自身の調査結果をもとに、自律神経系とその求心性フィードバック経路（afferent return）の障害によって、情動の体験的な側面に変化が現れると述べている。すなわち、損傷部位が上位になり、脳との連絡の障害が広範に及ぶほど、情動体験の低減が顕著になったという。したがって、自律神経系の求心性フィードバックは、脳の情動機能を調節する役割を担っていると推定できる。

さらに、副交感神経の一部である求心性の迷走神経が脳に及ぼす作用は、情動的な機能に限定されるわけではない。ラットの回避学習を調べた研究^{61), 62)}によれば、一定の強度で迷走神経を刺激することによって、学習成績が向上したという。さらに、人間を対象にした研究⁶³⁾では、学習後の迷走神経刺激によって、言語に関連した再認課題の成績が向上した。このため、迷走神経による求心性フィードバックが、学習や記憶の機能とも深く関係があると考えられる。

そして最近、この仮説を支持する実証的な知見が報告された。Hassett⁶⁴⁾たちは、学習成績を向上させるのに必要な電気刺激の強度をあらかじめ調べておき、その強度で迷走神経を電気刺激することによって、扁桃体におけるノルアドレナリンの分泌量が増加することを明らかにした。扁桃体にお

けるノルアドレナリンの作用は、記憶の増強効果にとって不可欠であることが知られており^{42, 43)}、このHassertらの報告は、迷走神経を介した求心性フィードバックが、情動や記憶が成立する上で重要な役割を果たす扁桃体の機能に対して、顕著な影響を及ぼすことを示している。

そこで次に問題となるのが、末梢を循環するアドレナリンが、いかにして求心性の迷走神経を刺激するかということである。その刺激経路の第一の候補としては、他の研究者⁶⁴⁾も指摘しているように、神經線維への直接作用、すなわち迷走神經線維に付随する β アドレナリン受容体を刺激することによると推定できる。そのように考えるひとつの根拠としては、アドレナリンの β 受容体への作用を遮断する薬剤、すなわち β 遮断薬のプロプラノロールを投与することで、情動に関連した記憶の再認成績が低下するという知見⁶⁵⁾がある。

他方、著者は、これとは別な経路も存在しうると考えている。そこで次に、このもうひとつ的作用経路に関する仮説を取り上げて議論したい。その議論の中では、末梢から脳へのフィードバック作用が発現する過程において、心臓血管系が重要な役割を果たすことを想定している。

5. 末梢と中枢を結ぶ経路（2）：脳・心臓血管系回路

自律神經系には、脳からの信号を末梢器官に伝える役割だけでなく、末梢器官の状態を脳に知らせるという役割も担っている。すでに述べたように、前者の役割を果たすのが遠心性神経で、後者が求心性神経であ

る。この求心性神経が、末梢で分泌されたアドレナリンが脳に影響するための重要な経路である可能性もすでに指摘した。そして、アドレナリンは、さまざまな末梢器官を刺激し、その活動に影響を及ぼす。求心性神経が、末梢からの情報を脳に伝えることを本来の役割としているため、アドレナリンによって末梢器官が興奮することによって、求心性神経も活動を変えることになる。つまり、アドレナリンが迷走求心系を興奮させる経路としては、先に述べたような受容体への直接作用とともに、末梢器官を興奮させることによる間接作用があると考えられる。

ここでは、末梢器官の中でも、心臓血管系活動の求心性作用に特に注目したい。以前から、心臓血管系の活動と、心理行動的機能の間には深い結びつきがあると考えられてきた。それは、感情的な性質や、痛みの感受性などである。高血圧の人間の感情的性質^{66, 67)}、ならびに高血圧の動物の行動^{68 - 70)}に、際立った特徴がみられたとの指摘が少なくない。また、血圧が高まることで痛みの感受性が低下して鎮痛作用が得られるとの指摘^{71, 72)}もある。これと関連して、高血圧の人間や動物では痛みの感受性が低いという報告^{73, 74)}がある。この血圧関連の鎮痛作用を引き起こすメカニズムとしては、頸動脈などの血管壁に分布する圧受容器の役割が注目されている。これは血液の圧力、すなわち血圧を感受するセンサーである。この圧受容器を刺激することによって、精神安定薬に類似した作用が得られ、そうした効果を繰り返し得るためのオペラント条件づけが進行することで本態性高血圧が発

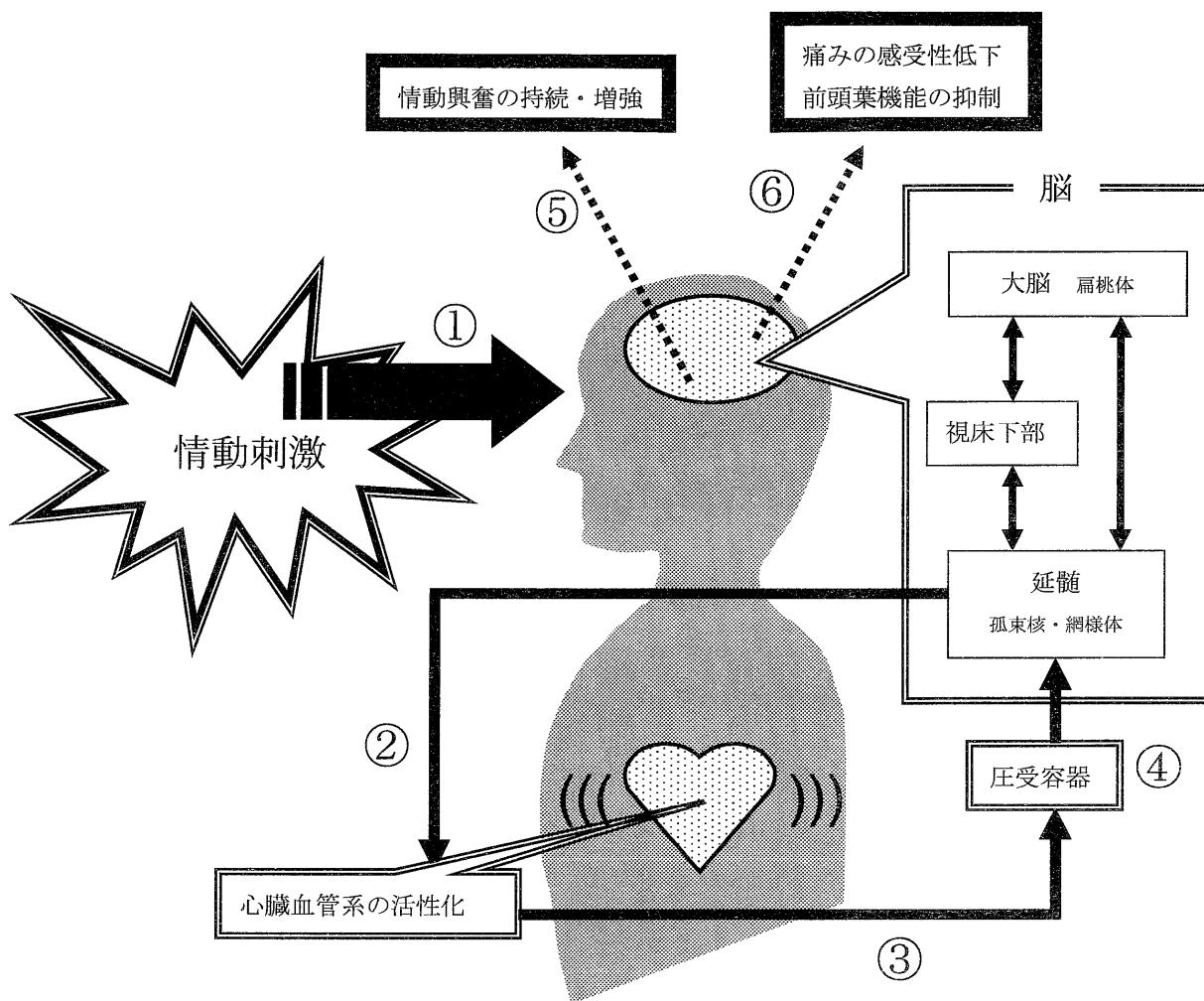


図 脳・心臓血管系回路の構成と影響 [拙著「血圧と行動」(『感情心理学パースペクティブズ』p. 38-46) より引用⁷⁸⁾]

脳と心臓血管系とが下行性 (2) および上行性 (4) の自律神経線維で双方向に結ばれている。いずれか一方の興奮が、他方をくり返し刺激することで、情動興奮が持続したり増幅したりする。情動刺激 (1) によって情動が喚起されると、脳が、自律神経系 (2) を介して、心臓血管系の活動を高める。心臓血管系活動が高まった結果、血圧上昇などによって、圧受容器が刺激される (3)。圧受容器からの信号が、上行性の自律神経線維によって、脳にフィードバックされる (4)。末梢からのフィードバックは、脳の情動関連の機能を促進し (5)、その結果、再び自律神経系が刺激されて、心臓血管系の機能水準を高める (2)。その一方で、脳と心臓血管系の興奮性の回路が活性化されている間は、痛みの感受性が低下し、前頭葉の機能が抑制を受ける (6)。

ストレス反応と学習・記憶

症するという仮説、すなわち圧受容器強化学習仮説 (baroreceptor reinforcement instrumental learning hypothesis)⁷⁵⁾ も提起されている。

このように、脳機能と心臓血管系活動との間には双方向の強い機能的連関を推測することが可能である。そこで著者は、こうした脳と心臓血管系との相互作用から、情動興奮が持続したり、痛知覚が抑制されたりするなど、情動機能、ないしは情動に深く関わる機能が調節を受けると推定し、その機能系の仮説的モデルを提唱した^{76) - 78)}。この相互に作用しあう機能系全体を、著者は「脳・心臓血管系回路」と呼んでいる(図参照)。この仮説では、心臓血管系の機能の中でも、特に血圧が重要であると考える。なぜなら、上述のように、血圧を感受するために血管に付属している機構、すなわち圧受容器が大動脈弓や頸動脈洞などに存在しており、この圧感受機構から発した信号が、迷走神経や舌咽神経の求心性線維を介して、神経性のフィードバックを脳に送っているからである。こうしたフィードバック信号は、脳の孤束核などを通って脳に入力され、その影響が視床下部や扁桃体など、情動に関連した脳領域に伝わると考えられる^{注3)}。

先に、 β 遮断薬の投与により、情動に関連した記憶の再認成績が低下したという知見⁶⁵⁾を紹介した。この知見は、迷走神経の β 受容体が、末梢と脳とを媒介しているという学説の重要な根拠ともなっていた。だが、この知見は、圧受容器を始めとした血圧の調節機構が、末梢から脳へのフィードバック作用を媒介していると考える根拠と

しても考えることができる。なぜなら、プロプラノロールには血圧を低下させる作用があり、高血圧の治療に用いられているからである。プロプラノロールの投与によって血圧が低下することで、圧受容器への刺激が減弱し、その結果として迷走神経や舌咽神経から脳へのフィードバックが低下する。こうした血圧関連のフィードバックの減少によって、扁桃体におけるノルアドレナリン活動が減少し、記憶成績が低下したという説明も可能である。

ここであらためて、末梢のアドレナリンが、迷走求心線維を刺激する経路を整理してみよう。これまでに議論したものうち、第一は、アドレナリンが神経線維に付随する受容体を直接に刺激する作用であり、第二には、アドレナリンが心臓血管系に作用して血圧を上昇させ、その結果として圧受容器の活動が高まって求心性のフィードバックが強められるという血圧調節系を介した間接作用であった。この2つの経路についての仮説は、互いに排他的なものではなく、これらの経路が同時並行的に機能している可能性も高いと考えられる。また、第一の経路に加えて、あえて第二の経路を推定する積極的な理由としては、すでに述べたように、心臓血管系と、脳活動や心理的活動との間に強い機能的連関が存在すると推定でき、その相互関係においては圧受容器が重要な役割を果たしていると考えられるためである。

また、これら2つの経路に機能的な違いがあることを想定することもできよう。すなわち、迷走神経の β アドレナリン受容体への作用では、末梢の血液中を循環するア

ドレナリンが求心性線維の受容体に直接作用するために比較的早く効果が現れると推定できる。これに対して、調圧系を介した間接作用では、アドレナリンによって心臓血管系機能が亢進するというプロセスを経ることで、効果の発現は遅い。こうした発現に要する時間の異なる2つの経路の作用が重畳することによって、より持続的な効果を生み出すことを可能にしているのかもしれない。これらの機能系が同時並行的に活動することによって、ストレスや情動といった内的過程の中で、末梢身体の興奮が、中枢の学習・記憶機能を高める働きをしているのではないかと推定でき、今後は、この仮説の検証に向けた取り組みが必要になる。

6. 仮説の検証に向けて

ここでは、上記の「脳・心臓血管系回路」仮説に直接関連した今後の研究課題について議論するにとどめ、本論の主題に関連した学習・記憶研究に広く関わる将来展望については、章を改めて簡潔に述べることとしたい。

ここで取り上げた回路仮説においては、その基盤となる神経生理学的機構の存在を想定しており、この仮説的な回路構造の機能を抑制したり促進したりする実験的操作が不可欠であるだろう。例えば、想定される神経経路を薬理的に遮断したり、外科的に切除したりすることの効果を検証するといった方法が挙げられよう。他方、この回路への刺激入力となるのは、圧受容器の活動を規定する血圧水準であり、この水準を実験的に操作することも重要である。こう

した観点から著者は現在、血圧水準を薬理的に変化させた際の動物の行動変化を調べている。

また、回路を想定する上では、すでに述べたように、高血圧者や高血圧の動物に、顕著な心理行動的特徴がみられるといった心理・生理的な連関現象がひとつの根拠となっていた。こうした心理・生理的連関現象が、情動や痛みといった心理的機能において、実際にどの程度まで認めることができるかを広範に検証していくことも必要であろう。こうした成果が、上述したような神経生理学的研究の将来的な方向性を見定める上で重要な資料となるだろう。

この種の資料を得るためにには、さまざまな心理的活動と、循環器機能との関係性を探っていくという地道な研究活動が求められる。例えば、バイオフィードバックや自律訓練法といったリラクセーション技法で心臓血管系機能をある程度随意的に調節した際に、情緒や認知的な側面にどのような変化が現れるのかを明らかにすることも重要な資料を提供するであろう。また、睡眠中の心臓血管系機能と脳波活動の同時記録によって、睡眠段階などの各種睡眠指標との相互関係について検討することからも、有用な知見が得られるかもしれない。

VI. おわりに：今後の展望と課題

本論におけるこれまでの議論の中で、アドレナリンや迷走神経が関与した末梢から中枢への求心性フィードバックが、学習や記憶の機能に影響を及ぼす可能性を指摘してきた。このフィードバック系、すなわち

ストレス反応と学習・記憶

「脳・心臓血管系回路」に直接関連した研究課題についてはすでに述べた。ここでは本論を締めくくるにあたり、より広範な視点から、今後の研究課題について簡単に述べておきたい。

1. 基礎的課題: 末梢と中枢の相互作用を探る

上述の議論の中で、末梢の身体活動、特にアドレナリンの作用が、中枢の情動機能に加えて、学習や記憶といった機能にまで影響を及ぼすことを述べた。このことは、末梢の身体活動が、われわれの学習や記憶のはたらきを調節する因子になりうることを意味している。このことはさらに、ある種の身体活動を人為的に制御することによって、学習や記憶のはたらきを調節できる可能性を示唆しているだろう。実際的な場面における応用のあり方については後述するとして、ここでは、末梢と中枢の相互作用のメカニズムを解明していく上での課題を指摘する。

第一に、その作用の経路を明確にしていく作業が必要になるだろう。本論の中では、迷走神経による直接的な経路と、心臓血管系活動を介した間接的な経路について取り上げた。これらの作用を個別に検討していくことも必要であろうし、これらの作用の間で、脳へのフィードバック作用に貢献する相対的大ささについても議論が必要かもしれない。すなわち、学習や記憶の機能を調節する上で、いずれの経路が比較的大きな影響を与えるのかという点についての検討である。

それと合わせて、末梢と中枢の相互作用は、ここで述べたものに限定されるもので

はないと考えられる。つまり、末梢で分泌されたアドレナリンなどの物質が脳に作用する経路は他にもあることを想定しておくべきだろう。例えば、心臓血管系以外の内臓器官が、自律神経系の求心線維を介して、中枢へさまざまなフィードバックを送っている可能性が考えられる。また、アドレナリン以外の物質の中には、例えば、グルココルチコイドのように、末梢で分泌された物質が血液=脳閻門を通過して脳に直接作用する場合があることも知られている。こうした末梢と中枢の相互作用のあり方を解明していくことは、心身の相互関係を明らかにする上で避けて通すことのできない課題である。

2. 応用的課題（1）：記憶の固定を促す

ここまで、情動やストレスが記憶の機能を増強することについて議論してきた。記憶を向上させるということは、教育の場面において特に重要であり、将来的には、神経生理学や生理心理学における研究成果から、有益な提言ができるようになるかもしれない。

例えば、今後の研究成果からは、教育の場面において、教室の中で教科書などの教材を用いて行う座学だけではなく、強い感動や喜びを与えるような実体験に基づく学習の場面が重要であることの生理学的裏づけが得られるかもしれない。つまり、強い正の情動を伴う学習場面では、学習者の動機づけを高める効果と同時に、そのときの経験が記憶として長期に保持されやすくなると期待できよう。こうした教育場面における情動の効果について、定量的に吟味す

ることには、その条件統制も含めて、さまざまな困難が伴うことが予想される。しかしながら、少數を対象とした事例研究を端緒としても、この種の問題に関する検討を進めていくことによって、教育の方法論を議論するために重要な知見を提供できるかもしれない。

ただし、ここで注意しなくてはならない点として、教育場面の中で恐れや不安といった強い負の情動を体験させることにより、学習や記憶の向上につながるかという問題がある。確かに、情動やストレスが記憶を向上するという観点からは、この種の議論は一見正しいようにも思われる。しかしながら、そのような事態において、学習者の関心がどこへ向かうか、その結果としてどのような記憶内容が主に固定されるかという点も見落としてはならない。教育場面においては一定の緊張が必要であることは言うまでもないだろう。だが、過度の恐れや不安を学習者に与えることは、本来学習すべき内容よりも、こうしたストレス情動を生む原因となったストレッサー、すなわち教育者との関係の方に関心が向いてしまい、その不快な人間関係をこそ強く記憶する結果になってしまうかもしれない。そのことにも深く留意すべきである。

3. 応用的課題（2）：記憶の固定を抑える

すでに述べたように、記憶の中には、忘れた方が良いものがあるかもしれない。すでに述べたPTSDに関するものは言うまでもないだろう。われわれがそれを思い出すことで、精神状態が不安定になったり、日常生活に支障が出たりするような記憶であ

れば、こうした記憶はむしろ想起できない方が適応的であると考えるべきだろう。

地震のような自然災害など、トラウマティックな出来事に、突然見舞われてしまった場合、こうした体験の記憶を完全に消し去ることは難しいだろう。だが、こうした体験の記憶が、長期にわたって強く鮮明に残り、PTSDのような障害を後に残すことがある程度防止ないし緩和することは可能かもしれない。

われわれの記憶は、パソコンの記憶装置と異なり、固定されるのに比較的長い時間を要するらしい。すなわち、記憶は、時間の経過とともに固定され、忘れないものになるという。だとすれば、トラウマティックな経験の直後に、記憶が固定されるプロセスの進行を緩和したり遅延させたりするような対策を施すことで、PTSDの症状に長期間悩まされるような状況を回避できるかもしれない。Bremner²⁵⁾も、同様の観点から、トラウマティックな体験に対する早期介入の重要性を主張している。

すでに述べたように、 β 遮断薬の投与によって情動に関連した記憶の再認成績が低下するとの報告があった。このことは、身体的な興奮を抑えたり、こうした興奮が脳に伝わるのを抑制したりすることによって、脳における不快な記憶が固定されてしまうのをある程度まで抑制できる可能性を示唆しているかもしれない。だとすれば、PTSDにつながりかねない深刻な経験をしたケースへの具体的な介入方法として、早期に末梢身体活動を抑えるような薬物投与もしくはリラクセーション技法を行うことが有効かもしれない。この試みが奏功す

ば、向精神薬を用いる従来の治療よりも、副作用の比較的少ない治療方法を開発できるのではなかろうか。

中枢と末梢との相互作用については、ジエームズ＝ランゲ説以来約120年が経過した現在でも、十分に解明されたとは言えない。これは単に人間存在の基本的性質を解き明かそうとする心理学の基礎領域の課題であるだけではなく、心身の健康を維持したり、生活の質を高めたりすることを目指す健康心理学においても重要な問題となる。中枢と末梢、もしくは心と体は、密接に結びついた不可分のシステムであり、いかにすれば両者がより良いかたちで相互作用していくかということを、今後も引き続き探っていかねばならない。

引用文献

- 1) Cannon, W. B. (1929). *Bodily changes in pain, hunger, fear and rage.* New York: D. Appleton and company.
- 2) Selye, H. (1976). *The stress of life* (Rev. ed.). New York: McGraw-Hill.
- 3) James, W. (1884). What is an emotion ? *Mind*, 9, 188–205.
- 4) James, W. (1890). *The principles of psychology* (Vols. 1-2). New York: Henry Holt and Company.
- 5) Lange, C. G. (1967). The emotions (I. A. Haupt, Trans.). In K. Dunlap (Ed.), *The emotions* (pp. 33-90). New York: Hafner Publishing Company. (Original work published 1885)
- 6) Lazarus, R. S. (1999). *Stress and emotion: New synthesis.* New York: Springer Publishing Company.
- 7) Holmes, T. H., & Rahe, R. H. (1967). The social readjustment rating scale. *Journal of Psychosomatic Research*, 11, 213-218.
- 8) Lazarus, R. S., & Folkman, S. (1984). *Stress, appraisal, and coping.* New York: Springer Publishing Company.
- 9) Reber, A. S., & Reber, E. (2001). *The Penguin dictionary of Psychology* (3rd ed.). London:Penguin Books.
- 10) LeDoux, J. E. (1996). *The emotional brain.* New York: Simon & Schuster.
- 11) Lazarus, R. S. (1982). Thoughts on the relations between emotion and cognition, *American Psychologist*, 37, 1019 – 1024.
- 12) Lazarus, R. S. (1984). On the primacy of cognition. *American Psychologist*, 39, 124 – 129.
- 13) Zajonc, R. B. (1980). Thinking and feeling: Preferences need no inferences. *American Psychologist*, 35, 151 – 175.
- 14) 加藤和生 (1998). 認知と情動のからみ:「認知が先」か「情動が先」か. 丸野俊一(編著)認知心理学における論争(シリーズ心理学のなかの論争・第1巻), pp. 55 – 82.

- 15) Eysenck, M. W. (2001). *Principles of cognitive psychology* (2nd ed.). Hove: Psychology Press.
- 16) Brown, R., & Kulik, J. (1977). Flashbulb memories. *Cognition*, 5, 73–99.
- 17) Bohannon, J. N. III. (1988). Flashbulb memories for the Space Shuttle disaster: A tale of two theories. *Cognition*, 29, 179-196.
- 18) McCloskey, M., Wible, C. G., & Cohen, N. J. (1988). Is there a special flashbulb-memory mechanism? *Journal of Experimental Psychology: General*, 117, 171-181.
- 19) Kvavilashvili, L., Mirani, J., Schlagman, S., & Kornbrot, D. E. (2003). Comparing flashbulb memories of September 11 and the death of Princess Diana: Effects of Time delays and nationality. *Applied cognitive psychology*, 17, 1017-1031.
- 20) Conway, M. A., Anderson, S. J., Larsen, S. F., Donnelly, C. M., McDaniel, M. A., McClelland, A. G. R., Rawles, R. E., & Logie, R. H. (1994). The formation of flashbulb memories. *Memory & Cognition*, 22, 326-343.
- 21) Wright, D. B., Gaskell, G. D., O'Muircheartaigh, C. A. (1998). Flashbulb memory assumptions: Using national surveys to explore cognitive phenomena. *British Journal of Psychology*, 89, 103–121.
- 22) Luminet, O., Curci, A., Marsh, E. J., Wessel, I., Constantin, T., Gencoz, F., & Yogo, M. (2004). The cognitive, emotional, and social impacts of the September 11 attacks: Group differences in memory for the reception context and the determinants of flashbulb memory. *The Journal of General Psychology*, 131, 197-224.
- 23) American Psychiatric Association. (2000). *Diagnostic and statistical manual of mental disorders* (4th ed. Text revision). Washington, DC: Author.
- 24) 森茂起 (2005). トラウマの発見. 講談社選書メチエ.
- 25) Bremner, J. D. (2002). *Does stress damage the brain?: Understanding trauma-related disorders from a mind-body perspective*. New York: W. W. Norton & Company.
- 26) Curci, A., Luminet, O., Finkenauer, C., & Gisle, L. (2001). Flashbulb memories in social groups: A comparative test-retest study of the memory of French President Mitterrand's death in a French and Belgian group. *Memory*, 9, 81–101.
- 27) Neisser, U., Winograd, E., Bergman, E. T., Schreiber, C. A., Palmer, S. E., & Weldon, M. S. (1996). Remembering the earthquake:

- Direct experience vs. hearing the news. *Memory*, 4, 337–357.
- 28) Libkuman, T. M., Nichols-Whitehead, P., Griffith, J., & Thomas, R. (1999). Source of arousal and memory for detail. *Memory & Cognition*, 27, 166–190.
- 29) Schmidt, S. R., & Bohannon, J. N. III (1988). In defense of the flashbulb-memory hypothesis: A comment on McCloskey, Wible, and Cohen (1988). *Journal of Experimental Psychology: General*, 117, 332–335.
- 30) 厳島行雄 (2003). 情動・ストレス. 厳島行雄・仲真紀子・原聰(共著)目撃証言の心理学 (pp. 23–31). 北大路書房.
- 31) Cannon, W. B. (1927). The James-Lange theory of emotions: A critical examination and an alternative theory. *American Journal of Psychology*, 39, 106-124.
- 32) Cannon, W. B. (1929). *Bodily changes in pain, hunger, fear and rage*. New York: D. Appleton and company.
- 33) Dana, C. L. (1921). The anatomic seat of the emotions: A discussion of the James-Lange theory. *Archives of Neurology and Psychiatry*, 6, 634-639.
- 34) Cannon, W. B. (1931). Again the James-Lange and the thalamic theories of emotion. *Psychological Review*, 38, 281-295.
- 35) Bard, P. (1934). On emotional expression after decortication with some remarks on certain theoretical views. *Psychological Review*, 41, 309-329.
- 36) Papez, J. W. (1937). A proposed mechanism of emotion. *Archives of Neurology and Psychiatry*, 38, 725-744.
- 37) MacLean, P. D. (1949). Psychosomatic disease and the visceral brain. *Psychosomatic Medicine*, 11, 338-353.
- 38) MacLean, P. D. (1952). Some psychiatric implications of physiological studies on frontotemporal portion of limbic system. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 4, 407-418.
- 39) LeDoux, J. (2000). The amygdala and emotion: a view through fear. In J. P. Aggleton (Ed.), *The amygdala: A functional analysis* (2nd ed., pp. 289-310). Oxford: Oxford University Press.
- 40) LeDoux, J. E., & Phelps, E. A. (2000). Emotional networks in the brain. In M. Lewis & J. M. Haviland-Jones (Eds.), *Handbook of emotions* (2nd ed., pp. 157-172). New York: The Guilford Press.
- 41) Davis, M. (2000). The role of the amygdala in conditioned and unconditioned fear and anxiety.

- In J. P. Aggleton (Ed.), *The amygdala: A functional analysis* (2nd ed., pp. 213-287). Oxford: Oxford University Press.
- 42) McGaugh, J. L. (2000). Memory: a century of consolidation. *Science*, 287, 248-251.
- 43) McGaugh, J. L. (2002). Memory consolidation and the amygdale: a systems perspective. *Trends in Neuroscience*, 25, 456-461.
- 44) McGaugh, J. L., Ferry, B., Vazdarjanova, A., & Roozendaal, B. (2000). Amygdala: role in modulation of memory storage. In J. P. Aggleton (Ed.), *The amygdala: A functional analysis* (2nd ed., pp. 391 - 423). Oxford: Oxford University Press.
- 45) Hamill, R. M., & Shapiro, R. E. (2004). Peripheral autonomic nervous system. In D. Robertson (Ed. in chief), *Primer on the autonomic nervous system* (2nd ed., pp. 20 - 28). London: Elsevier Academic Press.
- 46) Ax, A. F. (1953). The physiological differentiation between fear and anger in humans. *Psychosomatic Medicine*, 15, 433-442.
- 47) Funkenstein, D. H. (1955). The physiology of fear and anger. *Scientific American*, 192, 74-80.
- 48) Ekman, P., Levenson, R. W., & Friesen, W. V. (1983). Autonomic nervous system activity distinguishes among emotions. *Science*, 221, 1208-1210.
- 49) Levenson, R. W., Carstensen, L. L., Friesen, W. V., & Ekman, P. (1991). Emotion, physiology, and expression in old age. *Psychology and Aging*, 6, 28-35.
- 50) Levenson, R. W., Ekman, P., Heider, K., & Friesen, W. V. (1992). Emotion and autonomic nervous system activity in the Minangkabau of west Sumatra. *Journal of Personality and Social Psychology*, 62, 972-988.
- 51) Levenson, R. W. (2003). Blood, sweat, and fears: the autonomic architecture of emotion. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1000, 348-366.
- 52) Angell, J. R. (1916). A reconsideration of James's theory of emotion in the light of recent criticisms. *Psychological Review*, 23, 251-261.
- 53) Latane, B., & Schachter, S. (1962). Adrenalin and avoidance learning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 55, 369-372.
- 54) Schachter, S., & Singer, J. E. (1962). Cognitive, social, and physiological determinants of emotional state. *Psychological Review*, 69, 379-399.
- 55) DiGiusto, E. L., & King, M. G. (1972). Chemical sympathectomy

- and avoidance learning in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 81, 491-500.
- 56) Levine, S., & Soliday, S. (1962). An effect of adrenal demedullation on the acquisition of a conditioned avoidance response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 55, 214-216.
- 57) McGaugh, J. L., & Roozendaal, B. (2002). Role of adrenal stress hormones in forming lasting memories in the brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 12, 205-210.
- 58) Weil-Malherbe, H., Axelrod, J., & Tomchick, R. (1959). Blood-brain barrier for adrenaline. *Science*, 129, 1226-1227.
- 59) Chwalisz, K., Diener, E., & Gallagher, D. (1988). Autonomic arousal feedback and emotional experience:evidence from the spinal cord injured. *Journal of Personality and Social Psychology*, 54, 820-828.
- 60) Hohmann, G. W. (1966). Some effects of spinal cord lesions on experienced emotional feelings. *Psychophysiology*, 3, 143-156.
- 61) Clark, K. B., Krahl, S. E., Smith, D. C., & Jensen, R. A. (1995). Post-training unilateral vagal stimulation enhances retention performance in the rat. *Neurobiology of Learning and memory*, 63, 213-216.
- 62) Clark, K. B., Smith, D. C., Hassert, D. L., Browning, R. A., Naritoku, D. K., & Jensen, R. A. (1998). Posttraining electrical stimulation of vagal afferents with concomitant vagal efferent inactivation enhances memory storage processes in the rat. *Neurobiology of Learning and Memory*, 70, 364-373.
- 63) Clark, K. B., Naritoku, D. K., Smith, D. C., Browning, R. A., & Jensen, R. A. (1999). Enhanced recognition memory following vagus nerve stimulation in human subjects. *Nature Neuroscience*, 2, 94-98.
- 64) Hassert, D. L., Miyashita, T., & Williams, C. L. (2004). The effects of peripheral vagal nerve stimulation at a memory-modulating intensity on norepinephrine output in the basolateral amygdala. *Behavioral Neuroscience*, 118, 79-88.
- 65) Cahill, L., Prins, B., Weber, M., McGaugh, J. L. (1994). β -Adrenergic activation and memory for emotional events. *Nature*, 371, 702-704.
- 66) Kidson, M. A. (1973). Personality and hypertension. *Journal of Psychosomatic Research*, 17, 35-41.
- 67) Mann, A. H. (1977). Psychiatric morbidity and hostility in hypertension. *Psychological Medicine*, 7, 653-659.
- 68) Knardahl, S., & Sagvolden, T. (1979). Open-field behavior of

- spontaneously hypertensive rats. *Behavioral and Neural Biology*, 27, 187-200.
- 69) 佐藤俊彦 (1998). 高血圧自然発症ラット(SHR)の血圧水準と移動活動. 文化, 62, 108-128.
- 70) Sutterer, J. R., Stoney, C. M., & Sanfillipo, M. (1984). Is the hypertensive rat really hyperreactive? *Hypertension*, 6, 868-876.
- 71) Kardos, A., Rau, H., Greenlee, M. W., Droste, C., Brody, S., & Roskamm, H. (1994). Reduced pain during baroreceptor stimulation in patients with symptomatic and silent myocardial ischaemia. *Cardiovascular Research*, 28, 515-518.
- 72) Zamir, N., Simantov, R., & Segal, M. (1980). Pain sensitivity and opioid activity in genetically and experimentally hypertensive rats. *Brain Research*, 184, 299-310.
- 73) Ghione, S., Rosa, C., Mezzasalma, L., & Panattoni, E. (1988). Arterial hypertension is associated with hypalgesia in humans. *Hypertension*, 12, 491-497.
- 74) 佐藤俊彦・畠山俊輝 (1994). ナロキソン投与による高血圧自然発症ラット(SHR)の痛反応性と血圧水準の変化. バイオフィードバック研究, 21, 7-13.
- 75) Dworkin B. R. (1991). The baroreceptor reinforcement instrumental learning (BR-IL) model of essential hypertension: Biological data, quantitative mechanisms, and computer modeling. In A. P. Shapiro & A. L. Baum (Eds.), *Behavioral aspects of cardiovascular disease* (pp213-245). Hillsdale: Erlbaum Associates.
- 76) 佐藤俊彦 (1998). ラットの情動的行動に及ぼす循環器系活動の効果. 東北大学大学院文学研究科 博士学位論文 [東北大学 文博第57号] 未公刊.
- 77) 佐藤俊彦 (2002). 心臓血管系と心理・行動的機能: 血圧関連の末梢フィードバックの問題を中心に. 光星学院八戸短期大学 研究紀要, 25, 51-100.
- 78) 佐藤俊彦 (2005). 血圧と行動. 畠山俊輝(編著)感情心理学パースペクティブズ (pp. 38-46). 北大路書房

注

注1) ただし、認知的評価と情動の具体的な関係については、Lazarus^{11, 12)}とZajonc¹³⁾との間で、学問上の論争が激しく行われてきた点でもあるので、本論では、その相互関係の具体的な内容については、断定的な主張を避けておくことにしたい。ここで簡単に補足しておくべきことは、彼らの論争は、情動が認知的評価に密接に関連しているかどうかが問題なのではないという点である。その議論はあくまで、両者がどのように相互作用をしているかということ

ストレス反応と学習・記憶

であって、ストレスと情動が密接に関連しているという本論の趣旨に対して疑問を投げかけるものではない。この論争の詳細については加藤による解説¹⁴⁾を参照されたい。

注2) 情動が強く喚起される場面の記憶に関する研究は、事件や事故の目撃証言に関わる観点からの研究もなされてきており、この種の研究成果については、他書³⁰⁾を参照されたい。

注3) 循環器系から迷走求心系を介した脳へのフィードバック作用が、脳機能に影響を及ぼす可能性については、 β 受容体の機能を重視する研究者のひとりであるJames McGaughも賛成意見を表明している(McGaugh, J. Personal communication, 2005 September)。

Stress responses as modulators of the psychological functions related to learning and memory:
How does peripherally released epinephrine enhance memory?

Toshihiko Sato

Department of Health and Social Services, Tohoku Bunka Gakuen University

Abstract.

Generally, our bodies show a variety of changes in autonomic functions when confronted with stressful stimuli. In addition, it is well known that memory functions can be enhanced in emotionally arousing situations. In this paper, the definition of "stress" and the relationship between stress and "emotion" are discussed by focusing on each of the following four aspects of stress: (1) stress as a stimulus—stressor, (2) stress as a response—strain, (3) stress as a process that includes cognitive appraisal and coping, and (4) stress as having motivational properties for coping. Next, the author points out that there are some types of stress-related phenomena that enhance human memory, such as "flashbulb memory" and posttraumatic stress disorder (PTSD). These phenomena might be related to some of the bodily reactions that occur as responses to acute stressful events. Thus far, it has been observed that some of these bodily responses to emotionally arousing stimuli, namely, peripherally released epinephrine, could influence both learning and memory functions. However, epinephrine released peripherally cannot fully pass the blood-brain barrier (BBB) to act directly on the memory system in the brain. Therefore, it is necessary to seek alternative candidates for mechanisms that mediate the enhancing effects that some bodily responses occurring in stressful conditions have on memory functions. In this paper, two possibilities are discussed. First, as other authors have pointed out, the β -adrenergic system might play a major role in the afferent feedback from peripheral bodily functions to the brain. Peripherally released epinephrine could stimulate the vagal afferent nerves by binding the β -adrenergic receptors located on these nerves, and these nerves in turn could affect brain activity. Second, as the author has recently postulated, peripherally released epinephrine could activate the cardiovascular functions and, then, the baroreceptors located in the arteries, which are sensitive to the changes in the blood pressure level, could be stimulated. As a result, such receptors affect the brain activity via afferent nerves originating from these receptors. These two mechanisms might operate simultaneously and coordinate to intensify and prolong the central actions of these afferent feedback mechanisms. Furthermore, the feasibility and utility of the application of these findings to clinical treatments and education are also discussed.

Keywords: stress, emotion, memory, epinephrine, cardiovascular functions