一流高所登山者の換気調節と有酸素的作業能

高橋 裕美¹⁾, 浅野 勝己²⁾, 菊池 和夫³⁾

1) 広島大学総合科学部

2) 筑波大学体育科学系

3) 九州芸術工科大学

Control of Ventilation and Aerobic Work Capacity in Elite Climbers

Hiromi TAKAHASHI, Katsumi ASANO and Kazuo KIKUCHI

1) Faculty of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima Univ., Higashisenda-machi, Hiroshima 730, Japan

2) Institute of Health and Sport Sciences, The Univ. of Tsukuba, Tennodai, Tsukuba-shi, Ibaraki 305, Japan

3) Kyushu Institute of Design, Shiobara, Minami-ku, Fukuoka 815, Japan

Hypoxic ventilatory response (HVR), hypercapnic ventilatory response (HCVR), and maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_{2max}$) were measured in elite male climbers (Clim.: $n=4$) and physically active controls (Con.: $n=8$). Although mean value of S , an index of HCVR, showed almost the same values in both groups (Clim.: 2.26 ± 0.62 vs. Con.: 1.85 ± 0.58 l $\cdot$ min $^{-1}$ $\cdot$ Torr $^{-1}$), mean value of A , an index of HVR, was significantly higher in climbers than controls (Clim.: 237.8 ± 109.2 vs. Con.: 111.3 ± 62.0 l $\cdot$ min $^{-1}$ $\cdot$ Torr $^{-1}$). Mean value of $\dot{V}O_{2max}$ in climbers was not different from that in controls (Clim.: 49.3 ± 2.9 vs. Con.: 47.5 ± 5.7 ml $\cdot$ kg $^{-1}$ $\cdot$ min $^{-1}$). These results demonstrate that elite climbers are characterized by their enhanced ventilatory response to hypoxia rather than prominence in aerobic work capacity. It is speculated that enhanced HVR in climbers makes compensation for decreased $\dot{V}O_{2max}$ at high altitude. The enhanced HVR in elite climbers who have ordinary values in $\dot{V}O_{2max}$ may be one of factors in their successful performance at extreme altitude.

Key words: Hypoxic ventilatory response, Hypercapnic ventilatory response, Maximal oxygen uptake, Elite climber

高所暴露に対する生体の順化反応として、そのメカニズムの詳細は明らかにされていないが (Busch et al., 1985, Dempsey and Forster, 1982, Fencel et al., 1979, Smith et al., 1986, Steinbrook et al., 1983), 暴露後数日間にわたった漸増的な換気高進が起こることが広く認められている (Dempsey and Forster, 1982, Hannon and Vogel, 1977). 厳しい低酸素環境下での身体活動を余儀なくされる高々所 (high altitude) への登山時には、この換気高進によって肺泡酸素分圧 (P_{AO_2}) を高く維持することが、組織への酸素供給に重要な役割を果たすと指摘されている (Sutton et al.,

1988, West et al., 1983).

近年、7000m 級の高所登山者の特性として平地での低酸素換気応答が一般人よりも高いことが報告されている (Schoene, 1982). また高々所で優れたパフォーマンスを遂げるためには、平地において高い有酸素的作業能をもつことが必要であると推測されているが (Sutton and Norman, 1983), 超一流の登山者について必ずしも卓越した最大酸素摂取量 ($\dot{V}O_{2max}$) は認められていない (Oelz et al., 1986). しかし高所登山者に関するこれらの報告はわずかであり、さらに検討を重ねる必要があると考えられる。本研究では、エヴェ

レスト登頂者を含む一流高所登山者を対象に、有酸素的作業能および低酸素と高炭酸ガスに対する換気応答の特性を明らかにし、高々所登山成功のための因子を探る資料を得ることを目的とした。

方 法

A. 被検者

被検者は一流高所登山者として、補助酸素を用いずに7120m以上の高度に到達した経験のある男性4人とした。登山の経験年数は20—24年、平均 21.3 ± 1.9 年であった。また対照群として、日常比較的活発な身体活動を行っているが、公式の競技会には参加していない男性8人を用いた。被検者の身体的特性と登山者の最高到達高度を表1に示した。

B. 実験手順

被検者にはテストの前日から激運動、喫煙、アルコールやカフェイン等の刺激物を摂取しないよう指示した。テスト当日、被検者は午前中に空腹状態で来室し、少なくとも10分以上の座位安静を保持した後、ベル

型のスパイロメーター（フクダ社製 HR-1100）を用いて立体姿勢で肺活量の測定を行った。その後、高炭酸ガス換気応答（hypercapnic ventilatory response: HCVR）および低酸素換気応答（hypoxic ventilatory response: HVR）の測定を行ったが、その順序はランダムとした。また各測定の間には、室内空気吸入による15分以上の回復期間を設けた。HVRとHCVRの測定は各々2回ずつ行い、1回目と2回目の結果が著しく異なる場合には3回目の測定を行った。昼食後、1時間程度の休息をはさんで最大酸素摂取量（ $\dot{V}O_2 \text{ max}$ ）の測定を行った。

C. 高炭酸ガス換気応答（HCVR）の測定

HCVRはRead(1967)の再呼吸法によって測定した。図1は測定装置の模式図を示している。被検者が閉鎖回路を介して再呼吸バッグから肺活量に1lを加えた量の高炭酸ガス（6.3%CO₂ in O₂）を再呼吸することにより、バッグ内の二酸化炭素濃度（F_{CO₂}）は徐々に上昇したが、酸素濃度（F_{O₂}）は初期値が非常に高いために換気を刺激する程度まで低下しなかった。テストは終末呼気二酸化炭素濃度（F_{ETCO₂}）が9%に達するまで約4分間継続した。分時換気量（ $\dot{V}_E$ ）はミナト社製の熱線流量計 RM-200を用いて測定した。RM-200は質量分析計（Perkin Elmer 社製 MGA-1100）と接続することにより、各換気パラメーターをコンピューター処理して出力するシステムであり、高い吸気 F_{O₂}と F_{CO₂}が流量の測定に及ぼす影響を補正するプログラムを有している。

Table 1. Physical characteristics in the subjects and performance of climbers.

Subject	Age (year)	Height (cm)	Weight (kg)	Climbing career (year)	Highest climbing altitude (m)
Climbers					
Y.Oh.	35	162.3	56.5	20	8,100
N.Y.	36	170.9	62.2	20	8,848
Y.Og.	38	176.3	77.6	21	7,541
K.T.	40	158.6	59.2	24	7,120
Mean	37.3	167.0	63.9	21.3	7,902
SD	2.2	8.0	9.4	1.9	747
Control					
S.A.	20	172.8	59.2	...	...
T.H.	22	175.2	70.4	...	...
Y.S.	25	173.5	79.0	...	...
T.Y.	29	180.0	76.0	...	...
H.Kag.	33	169.8	65.6	...	...
N.G.	33	170.6	62.8	...	...
H.Kag.	33	170.0	58.3	...	...
S.I.	35	163.0	57.3	...	...
Mean	28.8	171.9	66.1	...	...
SD	5.7	4.9	8.3	...	...

Fig. 1 Schematic drawing of experimental methods used to measure hypercapnic ventilatory response with hyperoxia (HCVR) and hypoxic ventilatory response with isocapnia (HVR).

$\dot{V}_E$ と終末呼気二酸化炭素分圧(P_{ETCO_2})のデータは、テスト開始40秒以降のものを20秒毎に平均して算出し、最小自乗法により求めた $\dot{V}_E$ と P_{ETCO_2} の直線の傾き S をもって、HCVRの指標とした。

$$\dot{V}_E = S(P_{ETCO_2} - B)$$

$\dot{V}_E$: 分時換気量

P_{ETCO_2} : 終末呼気 CO_2 分圧

S : 直線の傾き

D. 低酸素換気応答(HVR)の測定

HVRの測定にはWeil et al.(1970)による progressive hypoxia 法を用いた。 $\dot{V}_E$ と呼気ガスの分析方法は、HCVRの場合と同様である。図1に示すように、被検者が再呼吸バッグから8-10lの室内空気を再呼吸することによって、バッグ内の FO_2 は徐々に低下した。一方、再呼吸中の F_{CO_2} 上昇による影響を防ぐため、回路の呼気側に二酸化炭素吸収剤(ソーダライム)を接続した。テストの前半は全ての呼気を吸収剤に通したが、後半では過換気による P_{ETCO_2} 低下を防ぐために、三方活栓を用いて呼気の一部が通るように調節した。この操作により、テスト中の F_{ETCO_2} を安静時の変動範囲内に収めることができた。テストは終末呼気酸素濃度(F_{ETO_2})が5%に達するまで、8-12分間継続した。

データには、テスト開始40秒以降に得られた $\dot{V}_E$ と終末呼気酸素分圧(P_{ETO_2})の20秒毎の平均値を用い、最小自乗法により求めた $\dot{V}_E$ と P_{ETO_2} の双曲線の傾き

A をもって、HVRの指標とした。なお先行研究の比較を行うために、 P_{ETO_2} の漸近線はWeil et al.(1970)により報告された固定値32Torrを採用した。

$$\dot{V}_E = A / (P_{ETO_2} - 32) + \dot{V}_0$$

$\dot{V}_E$: 分時換気量

P_{ETO_2} : 終末呼気 O_2 分圧

A : 双曲線の傾き

32: P_{ETO_2} の漸近線

$\dot{V}_0$: $\dot{V}_E$ の漸近線

E. 最大酸素摂取量($\dot{V}_{O_2max}$)の測定

運動負荷装置にはモナーク社製の自転車エルゴメーターを用い、回転数は毎分60回に固定した。運動開始から4分目までOkpでウォーミングアップした後負荷を1kpに上げ、4から10分目までは毎分0.5kpずつ、それ以後は0.25kpずつ負荷を漸増し、疲労困憊に至るまで運動を続けさせた。採気はダグラスバッグ法を用いて4分目以降、1分毎に連続して行った。呼気量は乾式ガスメーターを用いて計量し、呼気ガス濃度の分析には質量分析計を用いた。

F. 統計処理

各項目の数値は算術平均(mean)±標準偏差(SD)で表し、群間の平均値の有意差検定はStudent's t testで行った。有意基準は5%とした。

結 果

A. 高炭酸ガス換気応答(HCVR)

Fig. 2 Individual lines of hypercapnic ventilatory response in the controls (left) and climbers (right).

Fig. 3 Comparison of the S (l · min⁻¹ · Torr⁻¹) values, index of hypercapnic ventilatory response, in the controls and the climbers. There was no differences between both groups.

Fig. 5 Comparison of the A (l · min⁻¹ · Torr⁻¹) values, index of hypoxic ventilatory response, in the controls and the climbers. Climbers' value was higher than controls' significantly (* P < 0.05).

Fig. 4 Individual curves of hypoxic ventilatory response in the controls (left) and the climbers (right).

図2はHCVRの結果を各被検者毎に示したものである。両群とも同様の個人差を示した。直線の傾き S ($l \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Torr}^{-1}$)はHCVRの指標であり、登山者群が 2.26 ± 0.62 と対照群の 1.85 ± 0.58 に比し高い傾向を示したが、有意な差ではなかった(図3)。

B. 低酸素換気応答(HVR)

図4はHVRの結果を各被検者毎に示したものである。HCVR同様、両群を通じて大きな個人差が認められた。しかしHVRの指標である双曲線の傾き A ($l \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{Torr}^{-1}$)は、登山者群が 237.8 ± 109.2 と対照群の 111.3 ± 62.0 に比し、有意に高い結果を示した ($p < 0.05$, 図5)。

C. 最大酸素摂取量 ($\dot{V}O_2\text{max}$)

登山者群の $\dot{V}O_2\text{max}$ は絶対値で $3.22 \pm 0.581 \cdot \text{min}^{-1}$ 、体重当りの相対値では $49.3 \pm 2.9 \text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ であり、対照群では各々 $3.08 \pm 0.621 \cdot \text{min}^{-1}$ 、 $47.5 \pm 5.7 \text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ と両群ともほぼ同等の値を示した(図6)。

考 察

高所では暴露期間に関係なく高度の上昇とともに、 $\dot{V}O_2\text{max}$ が減少することが広く認められている (Buskirk et al., 1967, Cerretelli, 1976, Hansen et al., 1967, Klausen et al., 1966, Pugh et al., 1964, Saltin et al., 1968, West et al., 1983)。このため8000mを超える高々所登山に成功するための要因として、平地での $\dot{V}O_2\text{max}$ が卓越している ($77-81 \text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) ことが推測されている (Sutton and Norman, 1983)。しかし、エヴェレストへの無酸素登山に初めて成功した超一流の登山者の $\dot{V}O_2\text{max}$ については、 $48.8 \text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ と一般的な値が報告されている (Oelz et al., 1986)。本研究の登山者群においても $\dot{V}O_2\text{max}$ は対照群と同等の値を示し(図6)、それらはAsano et al. (1988)により報告された日本人の一流登山者の値 ($47.7-52.4 \text{ml} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) とほぼ一致するものであった。また、登山者の最高到達高度と $\dot{V}O_2\text{max}$ の間に相関関係は認められなかった。これらの事実から、平地での高い有酸素的作業能は高所登山者にとって有利な因子であろうが、持続的種目の競技者にみられるような卓越した $\dot{V}O_2\text{max}$ は必ずしも必要でないと考えられる。また、平地で高い $\dot{V}O_2\text{max}$ を示す者ほど高所暴露による減少率が大きいとする報告もあり

Fig. 6 Comparison of the maximal oxygen uptake ($\dot{V}O_2\text{max}$) in the controls and the climbers. There was no difference between both groups.

(Young et al., 1985), 平地での高い有酸素的作業能がそのまま高所で維持される保証はないことが示唆されている。

高所における $\dot{V}O_2\text{max}$ 減少の機序としては、急性暴露の場合は主として吸気酸素分圧低下や肺拡散能の低下に伴う動脈血酸素飽和度(Sao_2)の低下 (Reeves et al., 1969), 慢性暴露ではこれに加えて最高心拍数の低下 (Cerretelli, 1976, Pugh et al., 1964, West et al., 1983) に伴う最大心拍出量の減少 (Saltin et al., 1968) など中枢性の因子と、筋ミトコンドリアの絶対数の低下や筋での微小循環の減少といった末梢組織の変化 (Cerretelli and Prampero, 1985) が指摘されている。慢性的な高所暴露に対する反応として一般的に認められているヘモグロビン濃度の上昇は、血液の酸素容量を高める反面、血液粘性も上昇させるため、酸素運搬能に負の影響を及ぼすと考えられている (Jackson and Sharkey 1988)。また6000m以上の高々所では、著しい呼吸性アルカローシスのためヘモグロビンの酸素親和性 (O_2 affinity) が増大することが認められている (Winslow 1984)。酸素親和性の増大は換気高進とともに、肺毛細血管における赤血球への酸素負荷を増大するように働き、結果として全身への酸素供給を高めると考えられる。高々所登山時には拮抗する様々な因子が複雑に関与し合って、高所における個人の $\dot{V}O_2\text{max}$ を決定するものと考えられる。近年, Sutton

et al.(1988)は低圧室を用いて酸素運搬系の包括的な研究を行い、低圧暴露時の $\dot{V}_{O_2\max}$ 減少に対する補償作用として、毛細血管からミトコンドリアへの拡散の変化と $\dot{V}_E$ 増大の重要性を強調している。高々所登山のパフォーマンスを規定する因子の1つとして、エネルギーを確保するための酸素摂取能を仮定するならば、一流の高所登山者ではこのような補償作用が一般人に比べ大きな割合で働くものと考えられる。

本研究の登山者群では対照群との比較で低酸素に対する換気応答の高進が認められ(図5)、一流の高所登山者では高所において一般人よりも大きな換気量を確保することが可能であり、このことが高所での $\dot{V}_{O_2\max}$ 補償の程度を高めていると推察される。

低酸素換気応答(HVR)は個人差が極めて大きいとされており(山本たち, 1982)、本研究でもその傾向がみられたが(図4)、対照群の値はより多数の被検者から得られた日本人健康男性の平均値(山本たち, 1982, 1984)とほぼ同等であった。

本研究で用いたような10分間程度の急性低酸素ガス吸入では、低酸素に対する末梢化学受容器からの促進的ドライブと中枢性の促進的および抑制的ドライブが呼吸中枢において統合された結果、 $\dot{V}_E$ が増大したものと考えられる(Dempsey and Forster, 1982)。テスト中の F_{ETCO_2} は安静時大気吸入中に得られた変動範囲内に収めることができたので、過換気による P_{ETCO_2} の影響は除外することができたと考えられる。Easton et al.(1986)によれば、低酸素が20分間以上持続されると低酸素吸入直後の換気高進は抑制される。高所登山後数日間は、この持続的低酸素の影響に加え、低二酸化炭素によっても $\dot{V}_E$ は抑制される(Huang et al., 1984, Moor et al., 1984, Weil et al., 1970)。しかし高所暴露が数日から数週間に及ぶと、 $\dot{V}_E$ は低酸素の程度に応じて漸増し(Dempsey and Forster, 1982)、ヒトの場合では14日目までプラトーに達しないとされている(Hannon and Vogel, 1977)。高所暴露に対する換気順化の詳細な機序については論議されている点であるが(Busch et al., 1985, Dempsey and Forster, 1982, Fencel et al., 1979, Smith et al., 1986, Steinbrook et al., 1983)、近年末梢化学受容器の機能の重要性が再確認されている(Busch et al., 1985, Smith et al., 1986)。

以上のように、本研究で行った急性の低酸素吸入と実際の登山時のような数カ月に及ぶ高所暴露では換気

を刺激する因子が異なる。しかし、本研究と同様に平地において P_{ETCO_2} を正常値に保つ条件で測定した急性のHVRは、登山時の $\dot{V}_E$ と相関することが認められている(Huang et al. 1984)。この先行研究の結果をふまえると、本研究の登山者では一般人に比べ高所において活発な換気を起こし、 P_{AO_2} さらに動脈血 P_{O_2} (P_{aO_2})を高く維持することができると考えられる。8000mを超える高々所では P_{aO_2} が酸素解離曲線の急峻部に位置するため、わずかな P_{aO_2} の上昇が大きな SaO_2 上昇を引き起こす。このことから、高々所での活発な換気は SaO_2 を有効に高め(Sutton et al., 1988, West et al., 1983)、高々所暴露による $\dot{V}_{O_2\max}$ 減少に対する重要な補償作用となることが推察される。

高所でみられる順応不良の症候群である急性高山病は、高所での換気減退(Hackett et al., 1982, King and Robinson, 1972)や平地で低いHVR(Moor et al., 1986)を示す者ほど顕著に観察されることが報告されている。高いHVRを示す登山者では急性高山病の兆候を示す可能性が低く、より高い高度への登はんの可能性のあるものと考えられる。

本研究および先行研究(Masuyama et al., 1986, Schoene, 1982, Schoene et al., 1984)で認められた一流高所登山者の高進したHVRは繰り返し行われた高所暴露によるのか、あるいは遺伝的に高いHVRを有する者が登山者としての成功を収めてきた結果なのかは明かでない。双生児を用いた研究では、HVRは遺伝の影響を受けるとされている(Collins et al., 1978, Kawakami et al., 1982)。一方、数世代にわたる高所居住者のHVRは平地居住者に比べ低いとする報告が多く(Dempsey and Forster, 1982, Forster et al., 1971, Lahiri et al., 1969, Milledge et al., 1967, Severinghaus et al., 1966)、この特性は遺伝的要因によるものではないとされている(Dempsey and Forster, 1982, Forster et al., 1971, Lahiri et al., 1978)。高所居住者と一流高所登山者の間にみられたHVR特性の不一致、およびHVRの遺伝性の問題は今後の重要な研究課題である。

本研究では登山者群において高いHVRがみられたが、HCVRについては両群間に差は認められなかった(図3)。高所ではHCVRテストとは逆に動脈血の P_{CO_2} は低下するため、このテストと高所での換気応答との関連性を考えることは難しい。しかし低い動脈血

P_{CO_2} がHVRに及ぼす抑制的影響は、HCVRが大きい者ほど顕著であることが報告されている(Moor et al., 1984). この指摘が高所暴露時にも不変であるならば、本研究で認められたように高所登山者のHCVRがHVRのように高進していないことは、高所での換気高進を維持する目的に対し有利に働くのかも知れない。登山者のHCVRに関する本研究の結果はMasuyama et al.(1986)の報告と同様であった。しかしShoene et al.(1982)は、7000m級の登山者について一般人よりも高いHCVRを報告している。登山者のHCVR特性については、高所暴露時の換気応答との関連からさらに検討することが望まれる。

要 約

エヴェレストへの無酸素登頂者を含む一流の男子高所登山者(Climber: Clim.) 4人を対象に、高炭酸ガス換気応答(hypercapnic ventilatory response: HCVR)、低酸素換気応答(hypoxic ventilatory response: HVR)および最大酸素摂取量($\dot{V}O_{2max}$)を測定し、日常活発な身体活動を行っている対照群(Control: Con.) 8人と比較検討した。結果は以下のとおりである。

1. HCVRは両群間に差は認められなかった(Clim.: 2.26 ± 0.62 , Con.: $1.85 \pm 0.58 l \cdot min^{-1} \cdot Torr^{-1}$).
2. HVRは両群ともに大きな個人差が認められたが、登山者群の値は対照群に比し有意に高い結果を示した(Clim.: 237.8 ± 109.2 , Con.: $111.3 \pm 62.0 l \cdot min^{-1} \cdot Torr^{-1}$, $p < 0.05$).
3. $\dot{V}O_{2max}$ は両群ともほぼ同等の結果を示した(Clim.: 49.3 ± 2.9 , Con.: $47.5 \pm 5.7 ml \cdot kg^{-1} \cdot min^{-1}$).

以上の結果より、一流登山者の高いHVRは高所登山時により大きな換気量を確保し、高所暴露による $\dot{V}O_{2max}$ 減少に対する重要な補償作用として働き、平地で一般的な $\dot{V}O_{2max}$ を示す登山者が高々所において優れたパフォーマンスを遂げることができる要因の一つであると推察される。

文 献

- Asano, K., Matsuzaka, A. and Kikuchi, K., 1988: Physiological characteristics of Japanese elite high-altitude climbers. In High-altitude medical science. Ueda, G., Kusama, S. and Voelkel, N.F., Shinshu University, 243-249.
- Busch, M.A., Bisgard, G.E. and Forster, H.V., 1985: Ventilatory acclimatization to hypoxia is not dependent on arterial hypoxemia. J. Appl. Physiol., 58: 1874-1880.
- Buskirk, E.R., Kollias, J., Akers, R.F., Prokop, E.K. and Reategui, E.P., 1967: Maximal performance at altitude and on return from altitude in conditioned runners. J. Appl. Physiol., 23: 259-266.
- Cerretelli, P., 1976: Limiting factors to oxygen transport on Mount Everest. J. Appl. Physiol., 40: 658-667.
- Cerretelli, P. and Prampero, P.E., 1985: Aerobic and anaerobic metabolism during exercise at altitude. In Medicine and Sport Science, vol. 19. Jokl, E. and Hebbelinc, Ky. M., Karger, 1-19.
- Collins, D.D., Scoggin, C.H., Zwillich, C.W. and Weil, J.V., 1978: Hereditary aspects of decreased hypoxic response. J. Clin. Invest., 70: 105-110.
- Dempsey, J.A. and Forster, H.V., 1982: Mediation of ventilatory adaptations. Physiol. Rev., 62: 262-346.
- Easton, P.A., Slykerman, L.J. and Anthonisen, N.R., 1986: Ventilatory response to sustained hypoxia in normal adults. J. Appl. Physiol., 61: 906-911.
- Fencel, V., Gabel, R.A. and Wolfe, D., 1979: Composition of cerebral fluids in goats adapted to high altitude. J. Appl. Physiol., 47: 508-513.
- Forster, H.V., Dempsey, J.A., Birnbaum, M.L., Reddan, W.G., Thoden, J., Grover, R.F. and Rankin, J., 1971: Effect of chronic exposure to hypoxia on ventilatory response to CO_2 and hypoxia. J. Appl. Physiol., 31: 586-592.
- Hackett, P.H., Rennie, D., Hofmeister, S.E., Grover, R.F., Grover, E.B. and Reeves, J.T., 1982: Fluid retention and relative hypoventilation in acute mountain sickness. Respiration, 43: 321-329.
- Hannon, J.P. and Vogel, J.A., 1977: Oxygen transport during early altitude acclimatization: a perspective study. Eur. J. Appl. Physiol., 36: 285-297.

- Hansen, J.E., Vogel, J.A., Stelter, G.P. and Consolazio, C.F., 1967: Oxygen uptake in man during exhaustive work at sea level and high altitude. *J. Appl. Physiol.*, 23: 511-522.
- Huang, S.Y., Alexander, J.K., Grover, R.F., Maher, J.T., McCullough, R.E., McCullough, R.G., Moor, L.G., Sampson, J.B., Weil, J.V. and Reeves, J.T., 1984: Hypocapnia and sustained hypoxia blunt ventilation on arrival at high altitude. *J. Appl. Physiol.*, 56: 602-606.
- Jackson C.G.R. and Sharkey B.J., 1988: Altitude, training and human performance. *Sports medicine*, 6: 279-284.
- Kawakami, Y., Yoshikawa, T., Shida, A., Asanuma, Y. and Murao, M., 1982: Control of breathing in young twins. *J. Appl. Physiol.*, 52: 537-542.
- King A.B. and Robinson, S.M., 1972: Ventilation response to hypoxia and acute mountain sickness. *Aerospace Med.*, 43: 419-421.
- Klausen, K., Robinson, S., Micahel, E.D. and Myhre, L.G., 1966: Effect of high altitude on maximal working capacity. *J. Appl. Physiol.*, 21: 1191-1194.
- Lahiri, S., Kao, F.F., Velasquez, T., Martinez, C. and Pezzia, W., 1969: Irreversible blunted respiratory sensitivity to hypoxia in high altitude natives. *Respir. Physiol.*, 6: 360-374.
- Lahiri, S., Brody, J.S., Motoyama, E.K. and Velasquez, T.M., 1978: Regulation of breathing in newborns at high altitude. *J. Appl. Physiol.*, 44: 673-678.
- Masuyama, S., Kimura, H., Sugita, T., Kuriyama, T., Tatsumi, K., Kunitomo, F., Okita, S., Tojima, H., Yuguchi, Y., Watanabe, S. and Honda, Y., 1986: Control of Ventilation in extreme-altitude climbers. *J. Appl. Physiol.*, 61: 500-506.
- Milledge, J.S. and Lahiri, S., 1967: Respiratory control in lowlanders and Sherpa highlanders at altitude. *Respir. Physiol.*, 2: 310-322.
- Moor, L.G., Huang, S.Y., McCullough, R.E., Sampson, J.B., Maher, J.T., Weil, J.V., Grover, R.F., Alexander, J.K. and Reeves, J.T., 1984: Variable inhibition by falling CO₂ of hypoxic ventilatory response in humans. *J. Appl. Physiol.*, 56: 207-210.
- Moor, L.G., Harrison, G.L., McCullough, R.E., McCullough, R.G., Micco, A.J., Tucker, A., Weil, J.V. and Reeves, J.T., 1986: Low acute hypoxic ventilatory response and hypoxic depression in acute altitude sickness. *J. Appl. Physiol.*, 60: 1407-1412.
- Oelz, O., Howald, H., Prampero, P.E., Hoppeler, H., Claassen, H., Jenni, R., Buhmann, A., Ferretti, G., Bruckner, J.C., Veicsteinas, A., Gussoni, M. and Cerretelli, P., 1986: Physiological profile of world-class high-altitude climbers. *J. Appl. Physiol.*, 60: 1734-1742.
- Pugh, L.G.C.E., Gill, M.B. and Lahiri, S., 1964: Muscular exercise at great altitudes. *J. Appl. Physiol.*, 19: 431-440.
- Read, D.J., 1967: A clinical method assessing the ventilatory response to carbon dioxide. *Aust. Ann. Med.*, 16: 20-32.
- Reeves, J.T., Halpin, J., Cohn J.E. and Daoud, F., 1969: Increased alveolar arterial oxygen difference during simulated high-altitude exposure. *J. Appl. Physiol.*, 27: 658-661.
- Saltin, B., Grover, R.F., Blomqvist, C.G., Hartley, H. and Johnson, R.L., 1968: Maximal oxygen uptake and cardiac output after 2 weeks at 4,300 m. *J. Appl. Physiol.*, 25: 400-409.
- Schoene, R.B., 1982: Control of ventilation in climbers to extreme altitude. *J. Appl. Physiol.*, 53: 886-890.
- Schoene, R.B., Lahiri, S., Hackett, P.H., Peters, R. M., Milledge, J.S., Pizzo, C.J., Sarnquist, F.H., Boyer, S.J., Graber, D.J., Maret, K.H. and West, J. B., 1984: Relationship of hypoxic ventilatory response to exercise performance on Mount Everest. *J. Appl. Physiol.*, 56: 1478-1483.
- Severinghaus, J.W., Bainton, C.R. and Carcelen, A., 1966: Respiratory insensitivity to hypoxia in chronically hypoxic man. *Respir. Physiol.*, 1: 308-334.

- Smith, C.A., Bisgard, G.E., Nielsen, A.M., Daristotle, L., Kressin, N.A., Forster, H.V. and Dempsey, J. A., 1986: Carotid bodies are required for ventilatory acclimatization to chronic hypoxia. *J. Appl. Physiol.*, 60: 1003-1010.
- Steinbrook, R.A., Donovan, J.C., Gabel, R.A., Leith, D.E. and Fencl, V., 1983: Acclimatization to high altitude in goats with ablated carotid bodies. *J. Appl. Physiol.*, 53: 16-21.
- Sutton, J.R. and Norman, L.J., 1983: Exercise at altitude. *Ann. Rev. Physiol.*, 45: 427-437.
- Sutton, J.R., Reeves, J.T., Wagner, P.D., Grover, B. M., Cymerman, A., Malconian, M.K., Rock, P.B., Young, P.M., Walter, S.D. and Houston, C.S., 1988: Operation Everest II: Oxygen transport during exercise at extreme simulated altitude. *J. Appl. Physiol.*, 64: 1309-1321.
- Weil, J.V., Byrne-Quinn, E., Sodal, I.E., Friesen, W. O., Underhill, B., Filley, G.F. and Grover, R.F., 1970: Hypoxic ventilatory drive in normal man. *J. Clin. Invest.*, 49: 1061-1072.
- West, J.B., Boyer, S.J., Graber, D.J., Hackett, P.H., Maret, K.H., Milledge, J.S., Peters, R.M., Pizzo, C. J., Samaja, M., Sarnquist, F.H., Schoene, R.B. and Winslow, R.M., 1983: Maximal exercise at extreme altitudes on Mount Everest. *J. Appl. Physiol.*, 55: 688-698.
- Winslow R.M., 1984: Red cell function at extreme altitude. In *High altitude and man*. West J.B. and Lahiri S., American Physiological Society, 59-72.
- 山本宏司, 吉川隆志, 西村正治, 志田晃, 浅沼義英, 入江正, 川上義和, 村尾誠, 1982: 日本人健常者における換気応答の正常値とそれに及ぼす生理的要因. *日胸疾会誌*, 20: 408-413.
- 山本宏司, 鈴木章彦, 西村正治, 岸不盡彌, 川上義和, 1984: 低酸素換気応答の定量的評価法の比較研究. *日胸疾会誌*, 22: 979-984.
- Young, A.J., Cymerman, A. and Burse, R.L., 1985: The influence of cardiorespiratory fitness on the decrement in maximal aerobic power at high altitude. *Eur. J. Appl. Physiol.*, 54: 12-15.

(1989年10月5日受付)