

## 短時間の低酸素吸入が誘発張力 およびH反射に及ぼす影響

### The Effect of Acute Hypoxia on Electromechanical Properties and H-reflexes in Human Plantar Flexors.

石田 浩 司\* 宮村 実 晴\* 矢部 京之助\*

Koji ISIDA \*, Miharuru MIYAMURA \*, Kyonosuke YABE \*

To elucidate the effect of acute hypoxia on neuro-muscular functions, electrically evoked twitch contractions and monosynaptic reflexes were induced for 10 male volunteers during hypoxia (15% O<sub>2</sub> + 85% N<sub>2</sub>) for 15 min followed by normoxia for 15 min. The hypoxic condition was compared with the control (normoxic) condition obtained by the same procedure. Maximal twitch force (Pt) decreased gradually and significantly in both control and hypoxic conditions, but there was no significant difference between them. Maximal rate of force development (max dF/dt) and relaxation (relax dF/dt) did not show any change during inhaling hypoxia. During recovery, max dF/dt tended to decrease (2.8%) and relax dF/dt tended to increase (3.1%) as compared with the control condition. Electromechanical delay time (EMD) showed a gradual but nonsignificant decrease. On the other hand, a large decrease was found in H wave amplitude induced by constant stimulation intensity, but there was no significant change because of wide difference within each subject. These results suggest that a short term hypoxia in the present study affects more to the recruitment pattern of H-reflex than to peripheral muscle mechanical properties.

#### 緒 言

低酸素環境に対する生体の反応については、呼吸・循環機能の面からかなり明らかにされてきており、高地における持続的パフォーマンスの低下と関連づけられている。一方、メキシコ・オリンピックでの陸上競技の走幅跳の世界記録に代表されるように、スプリント種目で高地記録が平地記録よりも優れているのは、単に空気抵抗の減少だけでなく、神経・筋機能に何らかの変化が起こったためとも考えられる。さらに、高所登山中に興奮や抑うつなど精神的变化や筋協応機能の低下が見られることが報告されている<sup>24)</sup>。これらのことから、低酸素に対する神経・筋機能の反応を探ることは非常に重要であると思われる。

実験室的に神経機能を探る方法としては反射が

よく用いられており、低圧や低酸素に対する反射の変化については、アキレス腱反射が古くから研究されている<sup>17,20)</sup>。さらに、実験動物では、脊髄に電極を挿入することにより活動電位を導出し、低酸素または酸素欠乏状態での脊髄単シナプス反射の変化が観察されている<sup>3,11,13,17)</sup>。一方、ヒトの脊髄単シナプス反射を探る方法として、Hoffmann-reflex すなわちH反射がよく用いられており、H反射に対する低酸素の影響についてはSchmelingら<sup>22)</sup>、Willerら<sup>25)</sup>が低酸素暴露によりH反射が抑制されることを報告している。しかし、これまでの低酸素に対する反射機能の研究は、低酸素を吸入させている間だけを問題にし、通常の空気に換えてからの回復期の変化まで追った研究はあまり見あたらない。

一方、末梢での筋機能を探る場合、電気刺激を

\*名古屋大学総合保健体育科学センター

\* Research Center of Health, Physical Fitness and Sports, Nagoya University

用いると、中枢での影響を全く受けない筋そのものの収縮特性を明らかにすることが可能となる。ラットでは長期間の低圧暴露により、ヒラメ筋や前脛骨筋の筋線維組成が変化することが報告されており<sup>15,21)</sup>、急性の低酸素暴露によっても筋に何らかの変化が起こりうると考えられる。しかし、急性低酸素暴露によるヒトの筋収縮特性の変化を探った研究はほとんどない。

そこで本研究では、短時間低酸素を吸入させながら、電気刺激を用いて神経を刺激し、誘発される筋放電および張力を測定、分析することにより、短時間の低酸素吸入が脊髄レベルでの神経機能および末梢での筋収縮特性にどのような影響を及ぼすか明らかにすることを目的とした。さらに、本研究では、低酸素吸入後の回復期についても検討を加えた。

## 方 法

1. 被検者 被検者として18~32才の健康な成人男子10名を選んだ。被検者の身長<sup>2</sup>の平均値と標準偏差は $171.6 \pm 4.4$  cm、体重は $62.0 \pm 5.0$  kgであった。被検者に対しあらかじめ本研究の目的および危険性について説明し、同意を得た後本実験を実施した。

2. 測定方法 H波の測定姿勢については、安楽坐位が最も望ましいとされている<sup>14)</sup>が、最近では伏臥姿勢もよく用いられており<sup>4,12,20)</sup>、さらには歩行中のH波の測定<sup>5)</sup>など、必ずしも坐位姿勢に限られていない。deVriesら<sup>8)</sup>は本研究と同じ測定方法で高い信頼性と再現性を報告している。そこで、本研究におけるH反射の測定方法はdeVriesら<sup>8)</sup>の方法に従った。また、誘発張力の測定はMoritani<sup>18)</sup>らの方法に基づいて実施した。すなわち、被検者に伏臥姿勢をとらせ、足部にForce transducer (共和電業製 LU-SB34D) を組み込んだ等尺性の張力測定装置を取り付け、足関節角度90度で固定した。得られた張力信号は、DCアンプ (共和電業製 DPM-110A) を用いて増幅した。また、皮膚電気抵抗を約  $3K \Omega$  以下に落とした後、下腿三頭筋筋腹上およびアキレス腱に直径5 mmの皿電極 (Ag-AgCl タイプ) を装置し、

双極表面筋電法を用いて筋放電を導出した。得られた筋放電はACアンプ (日本電気三栄製 1253A) を用いて、時定数0.03で3KHz以上をカットした後増幅した。

次に膝窩部の後脛骨神経を検索し、最大のM波振幅が得られる場所を刺激点として皿電極を装着し、約10cm上の大腿後面に陽極を装着した。電気刺激にはアイソレータのついた電気刺激装置 (日本光電製 SEN-6100) を用い、経皮的に単発で持続時間1msの短形波のマイナスの刺激を加えた。誘発される筋放電および張力とも増幅後、サンプリング周波数1KHzでA/D変換器 (カノープス製 ADX-98E) を通じてコンピュータ (日本電気製 PC-9801VX4) にオンラインでサンプリングし、測定終了後データ処理を行った。処理項目としてはsubmax刺激での最大のH波振幅 (Hmax)、Supramax刺激により誘発された最大のM波振幅 (Mmax)、Twitch曲線から求めた最大張力 (Pt)、張力の立ち上がりの最大の傾き (max dF/dt)、同じく弛緩の最大の傾き (relax dF/dt)、筋放電開始から張力が誘発されるまでの時間的ずれ (EMD) を求めた。

3. 低酸素ガス 電磁バルブを用いた混合ガス作成機 (試作品) により、酸素濃度15%、窒素濃度85%の混合ガスを作成し、200ℓのダグラスバックに保留した。なお、15%という酸素濃度は高度約2200mに相当するものである。

4. 測定プロトコル コントロール条件として、あらかじめ被検者に電気刺激に慣れさせた後、室内空気を吸入させながら、まず最大のH波が得られるように刺激強度を変化させ、H波が安定したところで筋放電と誘発張力をサンプリングし、その時の刺激強度をマークした。次に最大のM波が得られるまで刺激強度を5Vずつ上げていき、3回以上刺激強度を上げてM波振幅が変化しない時点で最大のM波および誘発張力をサンプリングし、その時の刺激強度を同じようにマークした。そして5分おきに30分まで計7回、最初と同じ刺激強度で刺激しながらH波、M波および誘発張力をサンプリングした。低酸素吸入の実験は日を変えて実施した。すなわち、呼吸マスクを装着し、

その日のコントロールとして室内空気吸入時のデータをコントロール条件と同様に初期値としてサンプリングした後、あらかじめダグラスバッグに保留しておいた低酸素ガスを吸入させながら、5分ごとに15分までの4回、さらに室内空気に切り換えて同様に5分ごとに15分後まで計7回30分、その日のコントロールと同じ刺激強度で刺激しながらサンプリングした。なお、H波は被検者の姿勢や覚醒状態、環境条件により大きく影響を受ける<sup>14)</sup>ことから、実験は室温を一定(約24度)に保ったシールドした人工気候室で行い、また、被検者の姿勢が変化しないよう十分留意し、安静を保たせた。さらにH波はアルコールやカフェインなどの薬物の影響を受けやすい<sup>12)</sup>ことから、被検者にこれらの服用を禁じた。

5. 統計処理 それぞれのデータについて平均値と標準偏差または標準誤差を求めた。有意差の検定には Student の paired t-test を用い、有意水準を危険率 5% 以下とした。

### 結 果

図1は Pt, max dF/dt, relax dF/dt, および EMD について、図2は Mmax および Hmax について、10名の平均値と標準誤差をプロットしたものである。Pt についてはコントロール条件において初期値(0分)が 123.0N, 15分後には 119.8N と、初期値と比較して 5% 水準で統計的に有意に低下しており、また、30分後には 118.9N と初期値と比較して 5% 水準で有意な低下を示した。一方、低酸素条件では初期値が 122.5N, 低酸素吸入開始15分後には 117.9N, 回復15分後(30分後)には 117.4N と、コントロール条件と同様に初期値に比べ 1% 水準で有意な低下が認められた。また、max dF/dt, relax dF/dt についてもコントロール条件、低酸素条件とも時間経過に伴い、有意に低下する傾向が認められた。EMD については、コントロール条件ではやや増加する傾向を示したが、有意な変化を示さず、低酸素条件でもほとんど変化はみられなかった。Mmax についてはコントロール条件では実験期間を通じて 20.7mV とほぼ一定の値を示し、低酸素条件では初期値が 20.3mV,

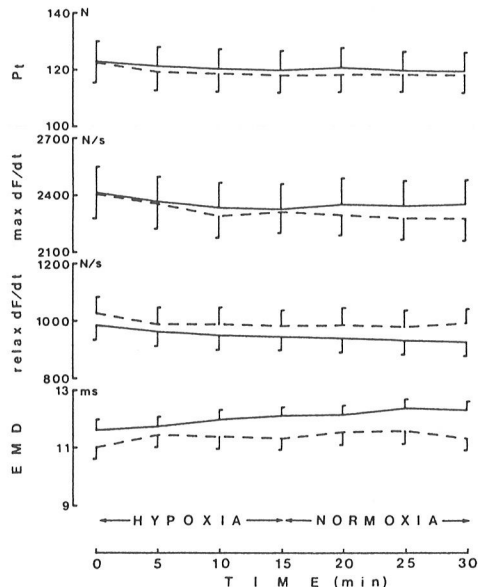


Figure. 1 The time course of Pt, max dF/dt, relax dF/dt and EMD (mean ± SE). Solid and dotted lines show control and hypoxic conditions, respectively.

15分後には 20.2mV, 30分後には 20.1mV とわずかに低下する傾向が見られたが統計的に有意な変化ではなかった。また、Hmax についてはコントロール条件では初期値から15分後までは 5.46mV から 5.40mV とほとんど変化せず、15分から30分では 5.40mV から 5.12mV と低下傾向を示すが、有意な変化は認められなかった。一方、低酸素条件では、5.92mV から 5.47mV, 5.12mV と低下する傾向を示したが、個人差が大きく統計的に有意な変化は認められなかった。

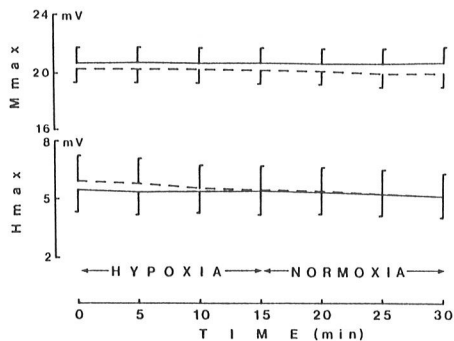


Figure. 2 The time course of Mmax and Hmax (mean ± SE). Solid and dotted lines show control and hypoxic conditions, respectively.

本研究では測定日が異なることなどが原因で、両条件の初期値に多少差が認められたため、初期値を100%とし、その変化率の平均値を図3、4に示した。つまり、これら図3、4における両条件の差が低酸素の影響を示すものと考えられる。まず、Ptについては15分後にはコントロール条件よりも低酸素条件がやや大きく低下しており、その後もその差は継続していたが、両条件の低下率に統計的な有意差は認められなかった。max dF/dtについては15分後には両条件ともあまり差は認められず、その後、低酸素条件の方が低下する傾向を示したが、両条件の変化率に有意の差は認められなかった。relax dF/dtについては15分後には両条件に差はほとんど見られず、その後低酸素条件の方が増加する傾向を示したが両条件に有意差は認められなかった。EMDについては、低酸素条件はコントロール条件に比べ最初増加する傾向を示し、その後逆に低下する傾向を示した

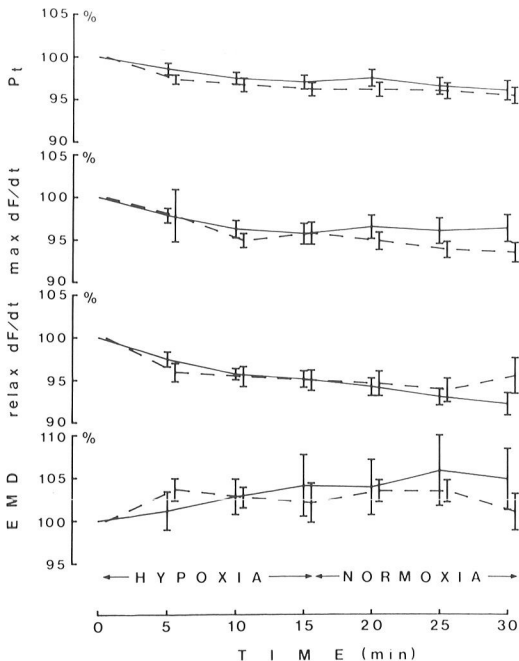


Figure 3 Relative changes in Pt, max dF/dt, relax dF/dt and EMD (mean ± SE). Solid and dotted lines show control and hypoxic conditions, respectively.

が、有意差は認められなかった。また、Mmaxについてはコントロール条件ではほとんど変化せず、低酸素条件では15分後には0.4%、30分後には1.2%低下していたが、両条件で統計的な有意差は認められなかった。一方、Hmaxは、15分後にはコントロール条件で初期値に対し4.4%の低下率であるのに対し、低酸素条件では8.0%の低下率を示した。さらに30分後には、コントロール条件の低下率が7.1%であるのに対し、低酸素条件では17.8%もの低下が認められた。しかし、低酸素条件による変化は個人により変動が大きく、両条件の変化率に有意な差は認められなかった。

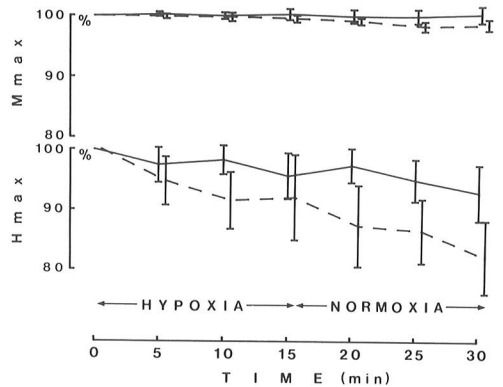


Figure 4 Relative changes in Mmax and Hmax (mean ± SE). Solid and dotted lines show control and hypoxic conditions, respectively.

本研究では、測定日が異なるために両条件の初期値に差が見られることや、コントロール条件においても時間経過に伴い変化が見られた。そこで、コントロール条件の初期値に対する、15分後および30分後の両条件の差（低酸素条件からコントロール条件を引いたもの）から、両条件の初期値の差を差し引いたものの割合を計算して正規化を行い、10名の平均を示したものが図5である。図5で示すように、Ptは15分後には0.9%、30分後には0.7%の低下しか認められず、max dF/dtは15分後には0.2%の微増とほとんど変化を示さないが、30分後には2.8%低下していた。また、relax dF/dtは15分後には0.3%低下していたが、30分後には3.1%増加していた。EMDについては15

分後には 2.1%, 30分後には 4.0% 低下していた。Mmax は15分後 0.7%, 30分後には 1.8% とわずかな低下が見られた。一方, Hmax は15分後には 7.1%, 30分後には 10.6% もの低下が認められた。

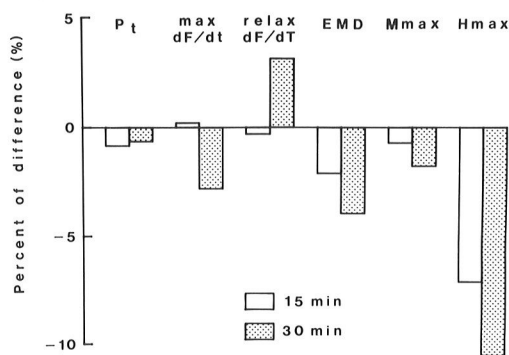


Figure. 5 The rate of difference between hypoxic and control conditions. Refer to the text for details.

### 考 察

本研究では、コントロール条件においても Pt, max dF/dt および relax dF/dt といった twitch のパラメータは時間経過に伴い、一定の割合で低下する傾向が見られた (図 1)。コントロール条件では最大の M 波振幅 (Mmax) が一定であることから、末梢での筋収縮にその原因があると思われる。すなわち、被検者に伏臥姿勢を維持させることによる下腿血流量の変化、筋温の変化、さらに筋長の変化などにより、筋収縮力が徐々に低下することが考えられる。本研究では低酸素条件とコントロール条件の差と両条件の初期値の差を考慮に入れ、正規化を行うことにより、低酸素の影響を検討した。

本研究において、最大の M 波振幅 (Mmax) は低酸素吸入によりほとんど変化せず、回復期に初期値と比べ 1.2% 低下するものの、統計的に有意な変化ではないことから、最大の M 波振幅は低酸素の影響をあまり受けないことが明らかとなった。Eccles ら<sup>11)</sup> は motoneuron 自体は低酸素に対す

る感受性が低いことを報告しており、また、Willer ら<sup>25)</sup> はヒトの Mmax は低酸素を吸入させても変化しないと報告しており、本研究の結果と一致している。また、Pt は 15% の低酸素を吸入させてもコントロール条件との差はほとんど変化せず、回復期にも同様の傾向が見られたことから、Mmax と同じように低酸素の影響をあまり受けないことが明らかとなった。Pt は収縮に参加する Motor unit の数や筋断面積が関与するが、本研究では Mmax がほとんど変化していないことから、筋は同じように活性化されており、その結果収縮力は変化しないものと思われる。

max dF/dt については、コントロール条件と比較して、低酸素吸入によりほとんど変化しなかったが、回復期に低下する傾向が見られた。また、relax dF/dt については低酸素吸入中はほとんど変化を示さないが、回復期に増加する傾向を示した (図 3)。張力の立ち上がり (max dF/dt) は、興奮-収縮連関 (E-C coupling) において、筋小胞体からのカルシウム・イオン ( $Ca^{2+}$ ) の放出速度が、また、張力の弛緩 (relax dF/dt) は筋小胞体への  $Ca^{2+}$  の取り込み速度が大きく関与していることが報告されており<sup>7,10,16)</sup>、筋小胞体とカルシウム・イオンがこれらのパラメータと密接に関係している。低酸素吸入中はこれらのパラメータが変化しないことから、筋小胞体のカルシウム・イオン取り込みや放出能力は低酸素の影響を受けていないと見られる。回復期にはこれらのパラメータは有意ではないが多少変化することから、低酸素の影響が遅れて現れることが考えられる。先行研究によると、immobilization 後の回復期や、筋疲労後の回復期には張力の立ち上がりは、もとのレベルにもどるまで時間がかかることが報告されており<sup>9,22)</sup>、max dF/dt は適応が遅いことが考えられる。しかし、本研究ではこれらの変化は 3% 程度で有意な変化ではなかったことから、張力の立ち上がりや弛緩は低酸素の影響をあまり受けないものと思われる。

EMD については、低酸素吸入中および回復期ともコントロール条件と比較して減少する傾向が見られたが、個人差が大きく、有意な変化ではな

かった(図3)。先行研究では、EMDはクロス・ブリッジでの興奮に要する時間と、収縮要素が弾性要素(series elastic component; SEC)を引き伸ばすのに要する時間によって形成され、さらにE-C coupling内での時間はわずかであり、EMDの大部分はSECに影響されることが報告されている<sup>6,19,23)</sup>。本研究では、低酸素によってSECに変化が起こればと考えられず、さらに上述したようにE-C couplingは低酸素の影響を受けないことから、EMDは変化しないと思われる。

本研究では、低酸素吸入中および回復期に一定の刺激強度でH反射を誘発させると、コントロール条件に比べ大きく低下する傾向が見られたが、有意な変化は認められなかった(図4)。図6は個人のHmaxの変化を見たもので、6名はほとんど変化を示さないが、3名は大きく減少しており、その結果平均値で見ると大きく低下するものと思われる。この原因としては、個人により低酸素に対する感受性が異なることが考えられる。低酸素による換気量の増大は個人により異なり、また、高所登山中の精神状態もかなりの個人差がみられるようである<sup>24)</sup>。本研究では酸素濃度が15%と先行研究<sup>20,25)</sup>と比較するとそれほど厳しい低酸素条件ではないため、被検者全員に対して、必ずしも変化を起こす閾値に達していなかったのかもしれない。

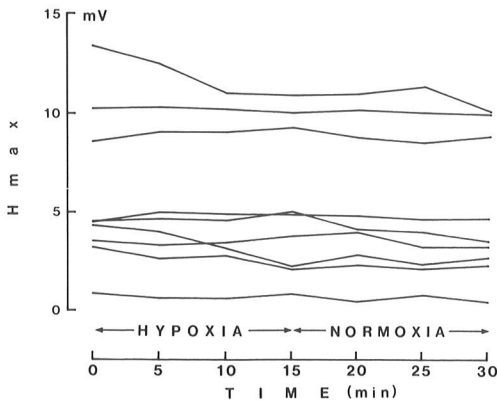


Figure. 6 The time course of Hmax in each subject.

低酸素に対する神経系、特に反射機能の変化については脊髄単シナプス反射であるアキレス腱反射(T反射)を用いた研究が多く、3000~4000mに相当する低圧環境下ではT反射は抑制されるが、6000m相当の低圧環境下では促進することが報告されている<sup>17)</sup>。またSchmelingら<sup>20)</sup>は3200mの高地順化の過程でT反射を測定し、低酸素暴露6時間後にT波振幅が低下する傾向が見られたと報告している。このT反射は筋紡錘や $\gamma$ -motoneuronの影響を受け、必ずしも脊髄での $\alpha$ -motoneuron poolの興奮性を示すとは限らない。一方、動物実験では、脊髄に直接電極を挿入して活動電位を導出することにより、脊髄レベルでの神経活動を細かく観察することが可能である。ネコを用いた短時間の低酸素または酸素欠乏状態における脊髄単シナプス反射は、最初抑制され、その後数分間は促進されるが、再び抑制されることが報告されている<sup>3,11,13,17)</sup>。さらにEcclesら<sup>11)</sup>は、motoneuron自体は低酸素に対する感受性が低く、シナプス前の要素で興奮が起こっていると報告している。

H反射はT反射と同じ脊髄単シナプス反射であるが、筋紡錘や $\gamma$ -motoneuron系の影響を受けずに脊髄 $\alpha$ -motoneuron poolの興奮性を探ることが可能<sup>1,2)</sup>であり、脊髄レベルでの神経機能を解明する手段としてよく用いられている。Schmelingら<sup>20)</sup>はT波と同時にH反射も測定し、T反射と同様、低酸素暴露6時間後にH波振幅が低下する傾向が見られたと報告している。さらに、Willerら<sup>25)</sup>はend-tidalの酸素濃度が6.6%になるような低酸素を20分間吸入させると、最大のH波振幅は有意に低下することを報告し、その原因としてはmotoneuron自体は低酸素に対する感受性が低いことから、脊髄より上のレベルで低酸素による興奮性の増大が起こり、下行経路を通して脊髄motoneuronに抑制をかけると考察している。さらに、Willerら<sup>25)</sup>は低酸素吸入により、H反射の閾値が低下し、また、最大のH波振幅の50%の強度で刺激するとその振幅が増加していくことを報告している。彼らはその原因として、組織の低酸素により細胞内外でイオン濃度が変化し、そ

の結果脱分極が起こりやすくなったためと考察している。さらに彼らは、motoneuronが低酸素に対する感受性が低いことから、求心性神経特にIa線維に脱分極が起こりやすくなり、Iaの動員が増加したためであろうと推察している。

本研究におけるHmaxは第1回目に最大のH波が得られた強度でその後も一定に刺激したことから、必ずしも測定時点での最大のH波振幅を記録しているわけではない。Willerら<sup>25)</sup>は低酸素吸入により、H反射の閾値が低下し、刺激強度-H波振幅曲線(H波動員曲線)が低い刺激強度の方へ移行しており、低い刺激強度でH波振幅が最大になることを報告している。本研究のHmaxは最初は最大のH波振幅であったが、低酸素の影響によりIa感覚神経興奮の閾値が低下し、H波動員曲線が低い刺激強度に移行したため、 $\alpha$ -motoneuronの逆行性インパルスが大きくなり、H波が打ち消され、見かけ上Hmaxが低下する傾向が見られたものと思われる。

### 要 約

短時間の低酸素吸入により神経・筋機能がどのように変化するか明らかにするため、10名の成人男子に対し、酸素濃度15%の低酸素ガス吸入を15分間、さらに回復期として室内空気を15分間吸入させながら5分ごとに同一の強度で電気刺激を加え、誘発される筋放電(H波、M波)および張力を、同じ時間経過で測定したコントロール条件と比較して次のような結果を得た。

- 1) 最大のM波振幅および最大の誘発張力は低酸素吸入中および回復期とも、コントロール条件と比べ大きな変化を示さなかった。
- 2) 張力の立ち上がりや弛緩の傾きはコントロール条件と比較し、低酸素吸入時は大きな変化を示さず、回復期に立ち上がりは低下傾向、弛緩は増加傾向を示したが統計的には有意な変化ではなかった。
- 3) EMDはコントロール条件と比べ減少傾向が見られたが、個人差が大きく、有意な変化ではなかった。
- 4) 最初にH波が最大に誘発された強度でその後

も刺激を加えると、低酸素吸入時、回復期ともその振幅は大きく減少するが、個人差が大きく、有意な変化は認められなかった。

以上の結果から、15分間の15%低酸素吸入は、筋の収縮特性さらにはE-C couplingにほとんど影響を及ぼさないが、H反射の動員様式を多少変化させることが示唆された。

本研究の一部は「昭和63年度宇宙基地利用基礎実験費」の援助により行われた。

### 参 考 文 献

- 1) Angel, R. W., and W. W. Hofmann. The H reflex in normal, spastic, and rigid subjects. Arch. Neurol. 8 : 591-596, 1963.
- 2) Bishop, B., H. Hoffman, I. Wallis, and D. Shindell. Effects of increased ambient pressure and nitrogen on man's monosynaptic reflexes. J. Appl. Physiol. 38 : 86-90, 1975.
- 3) Brooks, C. M., and J. C. Eccles. A study of the effects of anaesthesia and asphyxia on the mono-synaptic pathway through the spinal cord. J. Neurophysiol. 10 : 349-360, 1947.
- 4) Burke, D., S. C. Gandevia, and B. McKeon. The afferent volleys responsible for spinal proprioceptive reflexes in man. J. Physiol. 339 : 535-552, 1983.
- 5) Capaday, C., and R. B. Stein. Difference in the amplitude of the human soleus H reflex during walking and running. J. Physiol. 392 : 513-522, 1987.
- 6) Cavanagh, P. R., and P. V. Komi. Electromechanical delay in human skeletal muscle under concentric and eccentric contractions. Eur. J. Appl. Physiol. 42 : 159-163, 1979.
- 7) Dawson, M. J., D. G. Gadian, and D. R. Wilkie. Mechanical relaxation rate and metabolism studied in fatiguing muscle by phosphorus nuclear magnetic resonance. J. Physiol. 299 : 465-484, 1980.
- 8) deVries, H. A., R. A. Wiswell, R. Bulbulian, and T. Moritani. Tranquilizer effect of exercise. Am. J. Phys. Med. 60 : 57-66, 1981.
- 9) Duchateau, J., and K. Hainaut. Isometric or dynamic training : differential effects on mechanical properties of human muscle. J. Appl. Physiol. 56 : 296-301, 1984.
- 10) Fitts, R. H., J. B. Courtright, D. H. Kim, and F. A. Witzmann. Muscle fatigue with prolonged exercise : contractile and biochemical alternations. Am. J. Physiol. 242 : C65-C73, 1982.

- 11) Eccles, R. M., Y. Loyning, and T. Oshima. Effects of hypoxia on the monosynaptic reflex pathway in the cat spinal cord. *J. Neurophysiol.* 29 : 315–332, 1966.
- 12) Eke-Okoro, S. T. The H-reflex studied in the presence of alcohol, aspirin, caffeine, force and fatigue. *Electromyogr. Clin. Neurophysiol.* 22 : 579–589, 1982.
- 13) Gelfan, S., and I. M. Tarlov. Differential vulnerability of spinal cord structures to anoxia. *J. Neurophysiol.* 18 : 170–188, 1955.
- 14) Hugon, M. Methodology of the Hoffmann reflex in man. In : *Developments in Electromyography and Clinical Neurophysiology*, ed. by J. E. Desmed. Basel : Karger, vol. 3, 1973, pp. 277–293.
- 15) 伊藤一生, 伊藤 稔, 田口貞善, 石原昭彦「低圧暴露によるラットヒラメ筋線維および脊髄運動ニューロンの総数, 組織化学的特性の変化」*日生誌* 50 : 163–168, 1988.
- 16) Kim, D. H., F. A. Witzmann, and R. H. Fitts. Effect of disuse on sarcoplasmic reticulum in fast and slow skeletal muscle. *Am. J. Physiol.* 243 : C156–C160, 1982.
- 17) Kirstein, L. Early effects of oxygen lack and carbon dioxide excess on spinal reflexes. *Acta Physiol. Scand.* 23, Suppl. 80 : 1–54, 1951.
- 18) Moritani, T., M. J. Berry, D. W. Bacharach, and E. Nakamura. Gas exchange parameters, muscle blood flow and electromechanical properties of the plantar flexors. *Eur. J. Appl. Physiol.* 56 : 30–37, 1987.
- 19) Norman, R. W., and P. V. Komi. Electromechanical delay in skeletal muscle under normal movement conditions. *Acta Physiol. Scand.* 106 : 241–248, 1979.
- 20) Schmelting, W. T., H. V. Forster, and M. J. Hosko. Effect of sojourn at 3200–m altitude on spinal reflexes in young adult males. *Aviat. Space Environ. Med.* 48 : 1039–1045, 1977.
- 21) Taguchi, S., Y. Hata, and K. Itoh. Enzymatic responses and adaptations to swimming training and hypobaric hypoxia in postnatal rats. *Jpn. J. Physiol.* 35 : 1023–1032, 1985.
- 22) Viitasalo, J. T., and P. V. Komi. Effects of fatigue on isometric force- and relaxation time characteristics in human muscle. *Acta Physiol. Scand.* 111 : 87–95, 1981.
- 23) Viitasalo, J. T., and P. V. Komi. Interrelationships between electromyographic, mechanical, muscle structure and reflex time measurements in man. *Acta Physiol. Scand.* 111 : 97–103, 1981.
- 24) Ward, M. *Mountain Medicine*. 「高所医学」御手洗玄洋, 中島 寛 (訳), 山と溪谷社. 1976, pp. 380–392.
- 25) Willer, J. C., G. Miserocchi, and H. Gautier. Hypoxia and monosynaptic reflexes in humans. *J. Appl. Physiol.* 63 : 639–645, 1987.