

[資 料]

ビデオマイクロスコープを用いて観察した個々の汗腺の分泌動態

西山哲成*・菅屋潤壹**・松本孝朗**

岩瀬 敏***・間野忠明****

(平成 13 年 10 月 31 日受付, 平成 13 年 11 月 27 日受理)

**Mechanism of Secretory Activity of Individual Sweat Glands
Observed by a Videomicroscopy**

Tetsunari NISHIYAMA, Junichi SUGENOYA, Takaaki MATSUMOTO,
Satoshi IWASE and Tadaaki MANO

The activity of individual sweat glands in the human sole was observed by means of videomicroscopy and was correlated with sudomotor neural activity directly recorded from the tibial nerve at the level of the knee by using a tungsten microelectrode. In the condition of the spontaneous sweating, the activity of individual sweat glands varied with gland to gland and thus each gland could be divided into the active, less active and inactive one. Sweat glands failed to respond 54% of suprathreshold sudomotor burst. The failure of the sweat secretion tended to appear after several bursts consecutively occurred with short intervals (2-3 s). In spite of variability in the activity of individual sweat glands, the number of sweat gland recruited was linearly related to the amplitude of sudomotor burst ($p < 0.001$). Thus, less active glands seemed to compensate when active glands failed to respond. It was suggested that sweat secretion from the each gland, depending primarily on the intensity of sudomotor outflow, is determined by the irregular activation of sudomotor fibers and/or the responsiveness of individual sweat glands.

Key words: Sweat gland, Sweat secretion, Videomicroscopy, Sudomotor nerve Activity, Microneurography

キーワード: 汗腺, 分泌, ビデオマイクロスコープ, 発汗神経活動, 微小神経電図法

1. 緒 言

運動鍛錬や暑熱暴露により暑熱順化すると、発汗調節中枢の活動性、および、汗腺の感受性が高まることわかっている¹⁾。この汗腺機能の亢進は、動員汗腺数の増加というよりも、単一汗腺当たりの拍出量の増大によると推察される²⁾。比較的長時間の持久的運動パフォーマンスには熱放散の能力が影響する³⁾。故に、体温調節活動の一部を担う各汗腺の活動メカニズムを調べることはスポーツパフォーマンスの追求にも関連する問題となる。

汗腺の神経支配については、単一の汗腺は複数の節後線維による多重支配を受けており⁴⁾、また、単一の節後線維が多数の汗腺を支配していると推察され^{5, 6)}、その解剖学的特徴はある程度推定できる(詳細は考察)。

また、個々の汗腺の連続的な活動を実体顕微鏡を用いて観察した数少ない研究^{7, 8)}によれば、精神性発汗部の各汗腺はほぼ同時に汗を拍出するけれども、一回の拍出では必ずしもすべての汗腺が動員されるわけではなく、動員される汗腺群は毎回異な

* 身体動作学研究室, ** 愛知医科大学第 2 生理学教室, *** 名古屋大学環境医学研究所高次神経統御, **** 東海中央病院

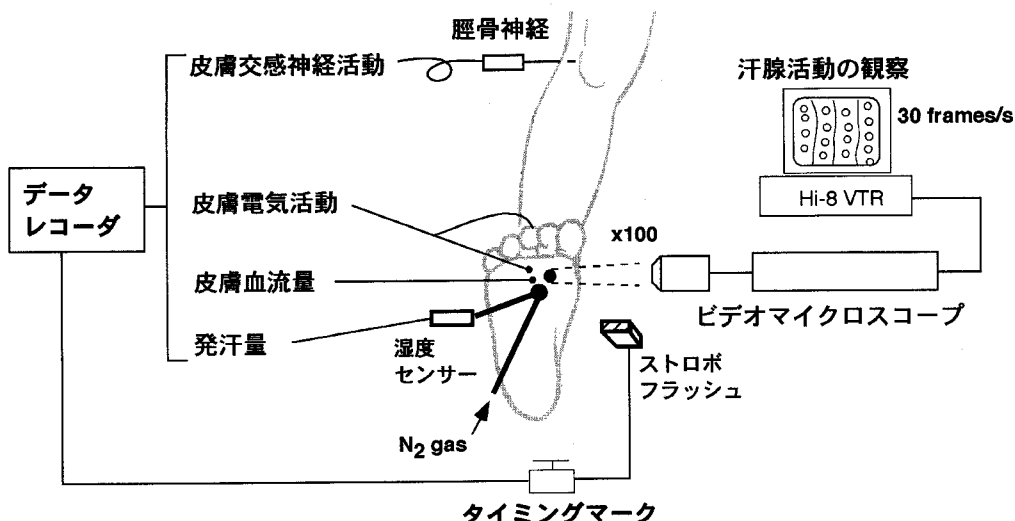


図1 実験方法のダイアグラム

る。また活動レベルには汗腺差があり、隣り合う汗腺同士でさえもそれらの活動性は異なることが示されている。しかしながら、運動時ばかりでなく安静時においても、単一汗腺賦活のメカニズムの詳細はわかっていない。

本研究では単一の汗腺における汗拍出活動のメカニズムを調べるためにビデオマイクロスコープのコマ撮り機能を応用して個々の汗腺の拍出のタイミングを測定し、微小電極法により記録した皮膚交感神経活動 (Skin Sympathetic Nerve Activity: SSNA) と関連づけて分析した。

本稿で示した結果は、我々の先行研究 (Nishiyama T., Sugeno Y. J., Matsumoto T., Iwase T., Mano T.: Irregular activation of individual sweat glands in human sole observed by a videomicroscopy, *Autonomic Neuroscience: Basic and Clinical*, **88**, 117-126, 2001) で得られた実験データを用いて新たな分析結果および考察を加えたものである。特徴づけられるのは運動場面に重要な温熱性発汗部における考えを加えたことである。

2. 方 法

(1) 被験者

本研究の被験者は、健康男性 4 名 (19~30 歳) であった。

(2) プロトコール

室温、相対湿度を一定 (26~29°C, 40%) に調節し

た人工気候室内で仰臥位にて実験を実施した (図 1)。ビデオマイクロスコープ (キーエンス社, VH-6300) を用いて、足底部の小範囲 (約 2×3 mm) にある汗孔を観察した。観察部の皮膚を支配する脛骨神経束より SSNA を記録した。観察の近接部にて局所発汗量、皮膚電気活動、皮膚血流量を記録した。実験開始後、約 90 分間はほぼ無刺激の自然発汗状態とし、このうち各測定項目の記録が安定していた 9.5~15 分間を分析に用いた。この自然発汗の記録後に痛み刺激として手根部への電気刺激を 10 秒間隔で約 10 回与えた。

(3) 汗拍出の観察

ズームレンズを装着したビデオマイクロスコープのプロブを三脚を用いて観察領域に対して固定した。観察領域内 (0.06 cm^2) にある 19~32 個の汗腺の活動を観察し、Hi-8 ビデオレコーダーで録画した。各汗孔に蓄積した汗の蒸発を早めるために、観察領域に乾燥空気を吹きかけた (0.5 l/min)。このビデオ映像と他測定項目との同期処理のために、実験の開始と終了時に観察映像内にストロボフラッシュを映し込んだ。実験後、このビデオ映像のコマ送り再生より各汗腺からの汗が拍出されたタイミングを $1/30$ 秒単位で記録した。

(4) SSNA の記録

先端径 $1 \mu\text{m}$ 、インピーダンス $3 \sim 5 \text{ M}\Omega$ のタンゲステン微小電極を膝窩レベルより経皮的に脛骨神経に刺入した。電極の位置は精度の高い SSNA が得

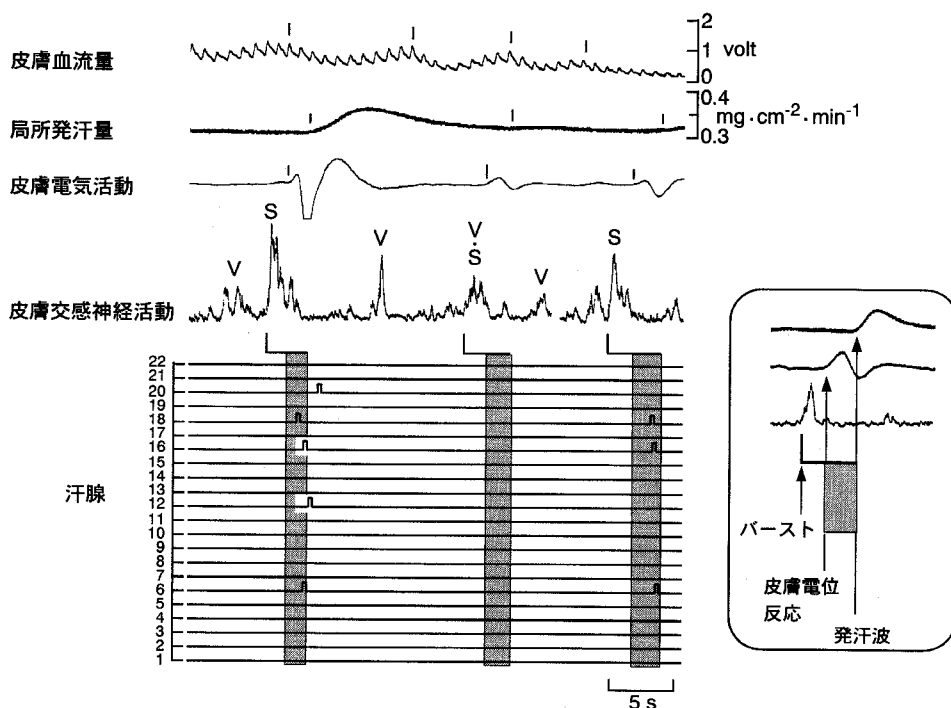


図2 軽度の自然発汗時の典型的記録(被検者 a)。皮膚交感神経活動の記録上に示した記号 S は発汗神経性バーストを、V は皮膚血管収縮神経性バーストを表す。大きな振幅の発汗バーストには 5 個の汗腺が動員され、比較的小さなバーストには 3 個の汗腺が動員された。最も小さな振幅のバーストには 1 つの汗腺も動員されなかった。

られるまで手操作により微調節した。SSNA の同定は従来の報告⁹⁻¹³⁾に従い、これらが心拍リズムに同期せず、自発的にまた不定期に生ずるバースト活動とした。また、これらのバーストは精神負荷や知覚刺激によって反射性に生じ、2~3 s の潜時で発汗反応や皮膚血管収縮反応を伴うものとした。実験中の SSNA の反応は、スピーカーを介して聴覚的に、またオシロスコープを介して視覚的に確認した。この信号は全波整流・積分処理して分析に用いた。

(5) 発汗量、皮膚電気活動、皮膚血流量の測定

局所発汗量は高感度静電容量湿度計(バイサラ社製, HMI-23)を用いた換気カプセル法により記録した。皮膚に表面積 1.13 cm² を覆うカプセルを装着し、カプセル内を乾燥 N₂ ガス (0.3 L/min) にて換気し、出力側空気の湿度変化を記録した。このカプセルからセンサーまでの距離(約 5 cm)から生ずる遅延時間(0.09 s)を補正した。

皮膚電気活動は、足底部と足背部に表面皿電極を置き、その間の電位を記録した。

皮膚血流量はレーザードップラー血流計(アドバンス社製, ALF21)を用いて記録した。

(6) SSNA の定義

通常、SSNA は多線維性のバースト活動として現れ、脛骨神経束より導出される SSNA には発汗神経性バーストと皮膚血管収縮神経性バーストが混在する(図 2)。このうち発汗神経性バーストは、通常の方法により、皮膚電位反応または発汗波(≒局所発汗量の記録上の波)に約 2~3 s の潜時で先行するバースト^{9, 12, 13)}として定義した。

本研究の分析に用いたバーストは、自発的に生じた最大 SSNA バーストの 10% 以上の振幅を有するものとした。

(7) 分析に用いた汗腺および SSNA バースト

4 名の被験者について観察した 94 個の汗腺のうち 43 個(46%)が自然発汗中に少なくとも 1 回以上汗を拍出し、残りの 51 汗腺からは 1 回の拍出も認められなかった。

また 146 個の SSNA バーストが発汗神経性バースト

表1 自然発汗時の発汗バースト頻度, 1 バースト当たりの動員汗腺数, 各項目についての潜時

被検者	n	バースト 頻度 (min ⁻¹)	動員汗腺数 (burst ⁻¹)		皮膚電位反応 (sec)		発汗波 (sec)		n	拍 出 (sec)	
			平均	±SE	平均	±SE	平均	±SE		平均	±SE
a	42	5.3	3.4	0.29	1.52	0.05	3.15	0.05	126	2.13	0.08
b	27	4.2	4.0	0.54	1.26	0.05	3.22	0.07	103	2.37	0.09
c	22	3.3	3.4	0.48	1.31	0.05	3.15	0.06	75	2.48	0.09
d	23	2.1	2.4	0.41	1.15	0.04	3.33	0.05	54	2.14	0.12
全被検者	114		3.3	0.22	1.33	0.03	3.22	0.03	358	2.29	0.03

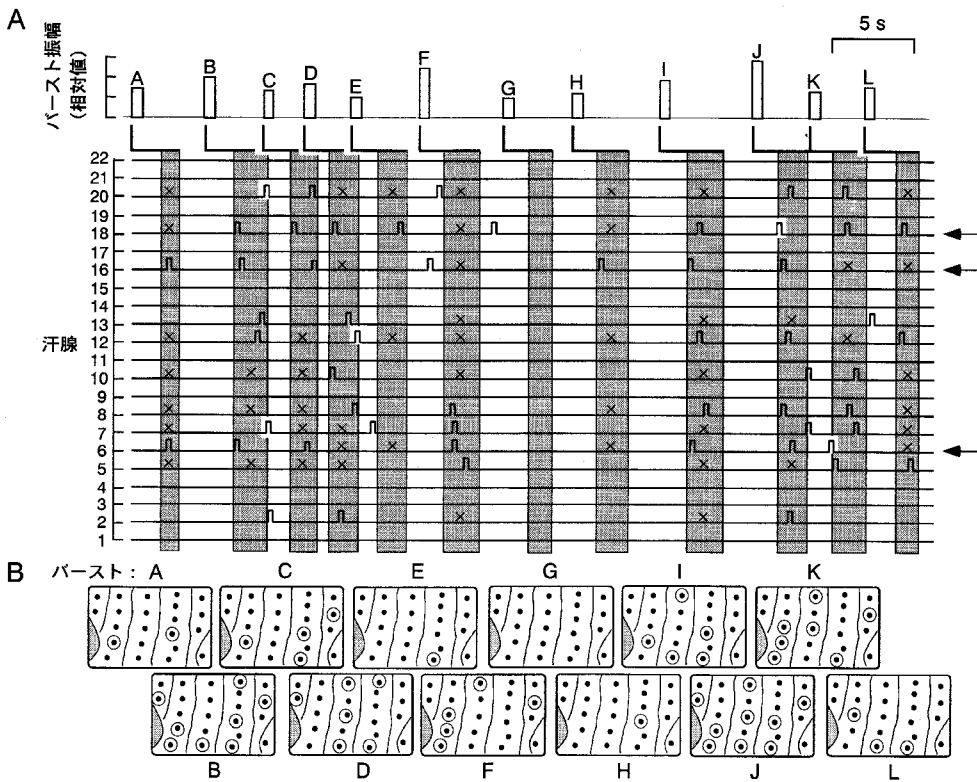


図3 中程度の自然発汗時の典型的記録(被検者 a). A: 発汗バーストの出現タイミングと振幅を棒グラフで示す。←印は活動的な汗腺を示す。各バースト(A-L)に対応する個々の拍出をみると、各汗腺は必ずしも閾上バースト(図7及び結果のテキスト参照)に反応して汗を拍出するとは限らなかった(×印)。B: 各バーストに応じた動員汗腺(○印)を示す。

ストとして同定された。これらのうち、観察領域内の汗腺から汗の拍出を伴わなかったもの、先行バーストとのインターバルが極めて短いために汗の拍出が同定できなかったもの、他の測定項目やビデオ映像の記録エラー等による32バーストを分析から除き、残りの114バーストについて分析した。

(8) 統計分析

2変数間の関係は回帰分析を用いて検定した。有意水準は p 値0.05とした。データは平均±標準誤差で示した。

3. 結 果

(1) 個々の汗腺における汗拍出の様式

図2は軽度の自然発汗時の典型的記録を示す。発汗神経性バーストの立ち上がりから各項目の反応潜時は、皮膚電位が 1.33 ± 0.33 s、個々の汗腺からの汗拍出が 2.29 ± 0.03 s、発汗波が 3.22 ± 0.03 s であった(表1)。一つの発汗神経性バーストに動員された各汗腺の汗拍出タイミングは全く同時ではなかったけれども、これらのほとんど(96%)が皮膚電位と発汗波立ち上がりの間の時間幅(図2~4の網掛け四角の幅)に収まった。

図3には、中等度発汗時の発汗神経性バーストと各汗腺活動との関係(A)、および各バーストに応じて汗を拍出した動員汗腺マップ(B)を示す。

各汗腺は、活動的なもの(No. 6, 16, 18)(活動的な汗腺は、発汗神経性バーストの50%以上に応じて汗を拍出したものと定義した)、非活動的なもの(No. 2, 5, 7, 8, 10, 12, 13, 20)、不活動なもの(No. 1, 3, 4, 9, 11, 14, 15, 17, 19, 21, 22)に区別できた。これらの比率は被験者間や発汗強度によっても大きく

変動した。

活動的な汗腺(No. 6, 16, 18)は、先行するバーストインターバルが十分に長いときには拍出応答し(burst B, I, J)、一方、数個のバーストが短いインターバル(2~3 s)で連発した後は応答しない傾向が認められた(汗腺No. 6についてburst D, E, L、汗腺No. 16についてburst D, F, K, L、汗腺No. 18についてburst F)。この様に活動的な汗腺が動員されなかった場合、非活動的な汗腺が補償的に動員されているようにみえた。例えばburst Dに対して活動的な汗腺(No. 6, 16)が拍出応答しなかったとき、非活動的な汗腺(No. 2, 8, 10, 12, 13)が汗を拍出していた。

図3Bに示したように、各発汗神経性バーストごとの汗腺動員パターンは一樣ではなく、ほぼ同数の汗腺が動員されたときでも、いつも同じ汗腺群が動員されるとは限らなかった(D, F, Iなど)。

痛み刺激により誘発された発汗神経性バーストの振幅は、自然発汗時に生じたバーストに比して、より大きな振幅($140 \pm 11.3\%$)を示した(図4)。この

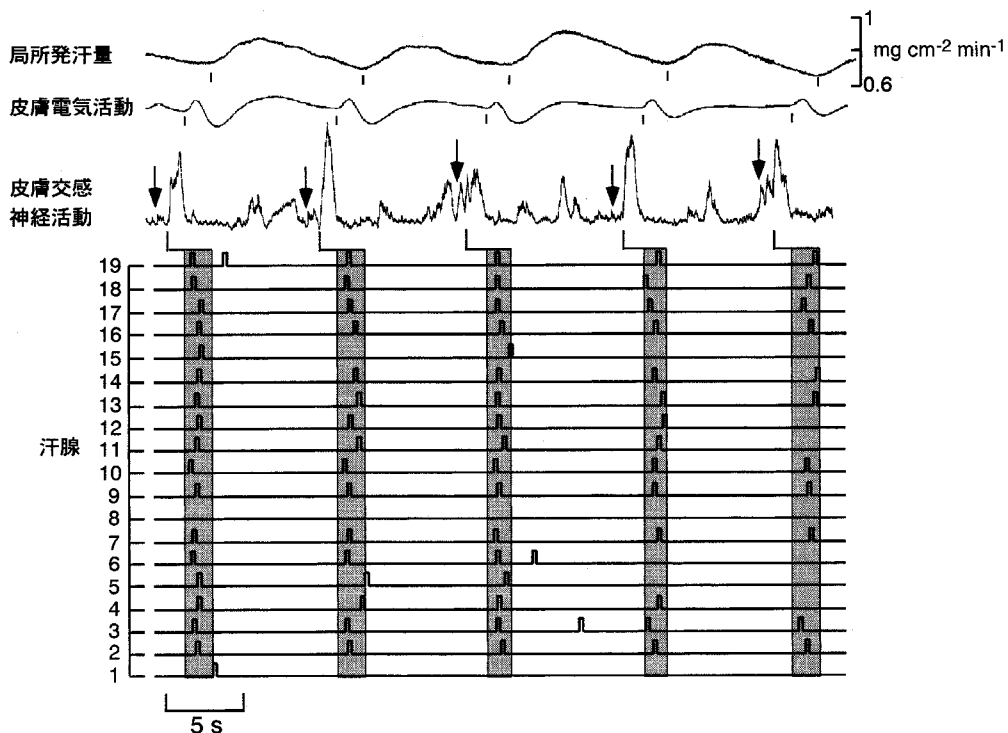


図4 痛み刺激(皮膚電気刺激: ↓)に対する各汗腺の応答(被検者b). 10回の繰り返し刺激の後半5回についての結果を示す。

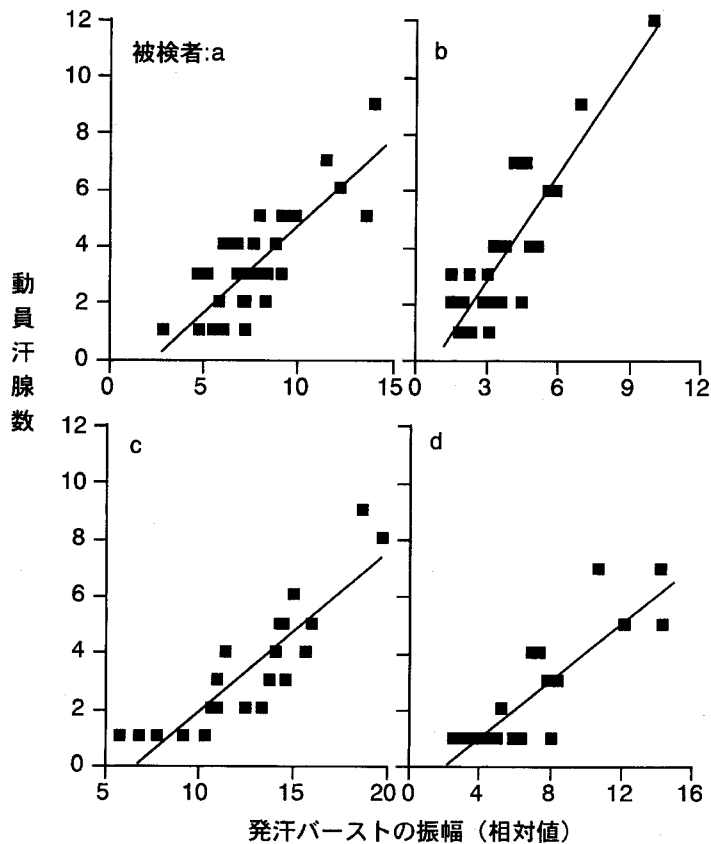


図5 発汗バースト振幅と動員汗腺数との関係。自然発汗時について得られた結果を示す。すべての被検者について有意な直線関係 ($p < 0.001$) が認められた。

様な大きなバーストに対しては、ほとんどの汗腺 (95%) が動員された。

また、自然発汗時における発汗神経性バーストの振幅と動員汗腺数との間の関係を見ると、全被験者について、有意な直線関係が示された (図5)。

図6は自然発汗中における各汗腺の総動員回数と拍出間隔の最小値との関係を示している。各プロットは個々の汗腺を示しており、縦軸の拍出間隔の最小値は汗腺ごとの連続する拍出間隔の最小値である。動員回数が4回以下であった汗腺の最小拍出間隔は2~192 secと大きくばらつき、動員回数が5回以上の汗腺についてみると、27個の汗腺のうち23個 (85%) が3秒以内と短かった。

(2) 各汗腺の閾値

発汗バースト振幅は発汗中枢活動の強度の指標となることがわかっている¹²⁾。そこで、汗腺ごとの汗拍出の閾値を発汗バーストの振幅を用いて求めた。

この閾値は各汗腺が汗拍出を生じた最小の発汗神経性バースト振幅と定義した。図7は求めた各汗腺ごとの閾値 (A)、閾上バーストの総数 (□+■) と、これらのうち各汗腺が拍出応答した閾上バースト数 (■) (B)、そしてその応答率を示す (C)。この応答率は4名の被験者について $46 \pm 3.8\%$ と低値を示した。

また、全被験者について、閾値と応答率との間には有意な関係は認められなかったが、閾値が低い汗腺ほど動員回数は多かった ($r = 0.655 \sim 0.884$, $p < 0.05$)。

4. 考 察

(1) 各汗腺の活動性のばらつき

本研究で得られた重要な観察所見は各汗腺の活動が極めてばらついていることである。先行研究^{7,8)}は、ヒト手掌の汗腺にはいつも活動しているものと

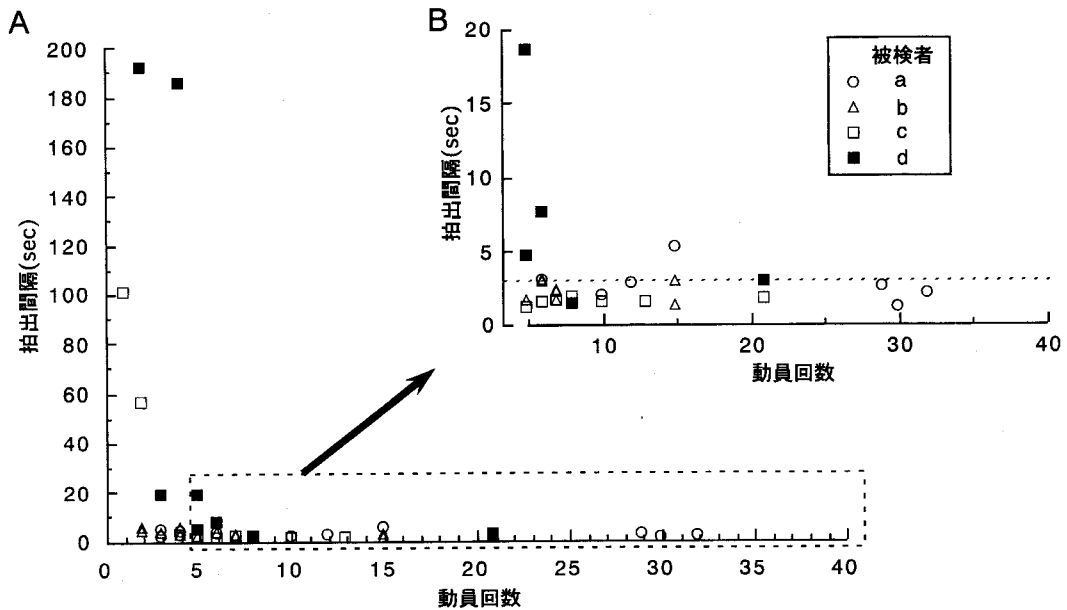


図6 自然発汗中の総動員回数と最小拍出間隔の関係。各プロットは4名の各汗腺を示す。A: 分析した全汗腺について示す。B: 動員回数が5回以上の汗腺についての結果を拡大して示す。

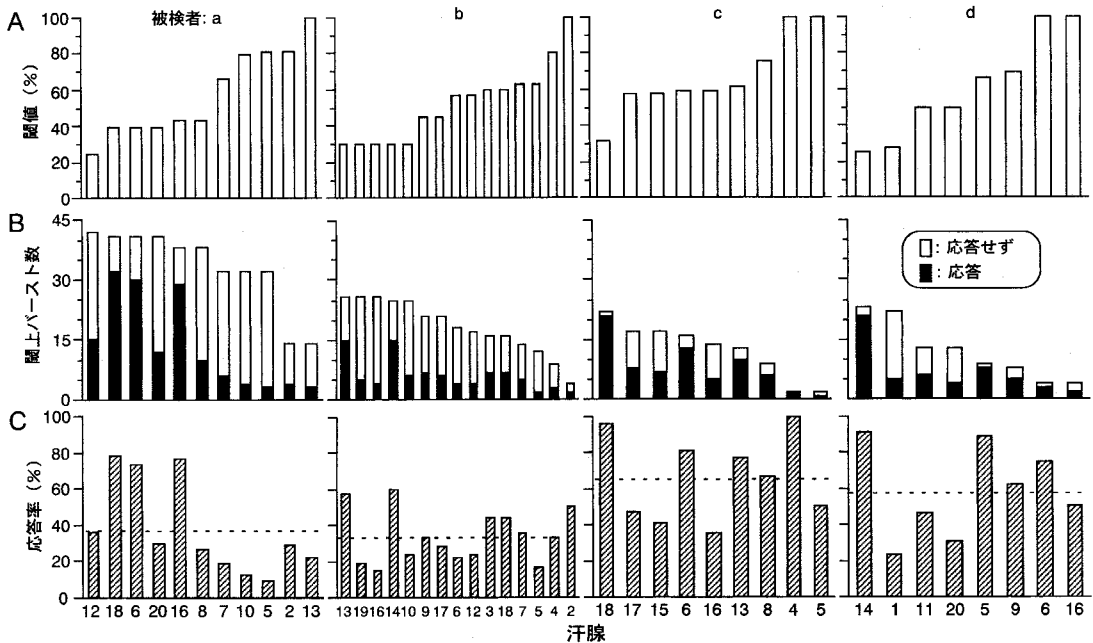


図7 汗拍出を生ずる発汗バースト振幅の閾値(A), 閾上バースト数に対する各汗腺に応答数(B), および応答率(C). 被検者 a-d の応答率は、それぞれ 37.2 ± 7.8 , 33.8 ± 3.7 , 66.0 ± 7.9 , $58.4 \pm 9.0\%$ であった。

非活動的なものがあり、その活動性は汗腺ごとに異なることを示しており、このことは本研究においても確認された。

(2) 汗腺への発汗神経軸索の支配

微小電極法を用いた研究⁶⁾により、ヒトの下腿、足背、また爪先の汗腺または皮膚血管を支配する単

一の交感神経節後C線維の支配領域が0.24~3.5 cm²であることが示された。先行報告⁵⁾の当該部位の汗腺密度150~250/cm²より、単一の発汗神経線維は約192~320個の汗腺を支配していると推定される。一方、マウスの後肢肉球の単一汗腺が複数の発汗神経ユニットにより多重支配を受けていることが示され⁴⁾、またヒトの温熱性発汗部位においても同様の多重支配の可能性が示唆されている^{14, 15)}。

本研究では19~32個の汗腺を含む領域を観察したが、この領域の面積は、各汗腺の動員パターンがこれらの発汗ユニットの分布に関係するかどうかを分析するには小さ過ぎると思われる。

(3) 単一汗腺の閾値

汗腺の活動性はある局所皮膚領域内の非常に多くの汗腺を対象に¹⁶⁾、または単一汗腺を対象に¹⁷⁾調べられている。本研究ではバーストの振幅を指標にして各汗腺についての閾値を求めた。

本結果より、自然発汗中には約半数(54%)の汗腺が汗を拍出しなかったが、痛み刺激により誘発された大きな発汗神経性バーストに対しては、ほとんどの汗腺(95%)が動員された。また閾値が低い汗腺ほど拍出動員数は有意に多かった。これらより、各汗腺は固有の閾値を有することが示唆される。Sato & Sato¹⁷⁾は、ヒトの背部から摘出した汗腺のサイズが大きいほどコリン作動薬物に対する感受性が高いことを示しており、個々の汗腺の活動性はそのサイズに影響されよう。

しかしながら、各汗腺が46%の閾上バーストにしか応答しなかったことは、各汗腺の活動性は単にその閾値レベルのみによって決まるものではないことを示している。

このように汗腺が閾上バーストに応じて動員されない現象は、複数の発汗神経性バーストが短いインターバル(約2~3秒)で連発した後に現れる傾向が認められた。また、拍出頻度の高い汗腺群の最小拍出間隔は短かったので、各汗腺の活動頻度は短いインターバルで応答できる汗腺において多くなるかもしれない。

汗腺活動は汗腺周辺の微小環境変化により容易に影響される^{18, 19)}。ゆえに汗の分泌過程に必要な物質(エネルギー源や酸素など)の供給が不十分なときに拍出の一過性休止が生じることが推察される。

(4) 各汗腺の賦活における神経性メカニズム

前述のように単一汗腺は複数の神経線維による多重支配を受ける。ゆえに神経生理学的基礎より、単一汗腺は複数のシナプス入力による空間加重によって賦活されることも仮定できる。また単一の皮膚交感神経線維の活動が不規則に賦活されること^{20~22)}も示されている。したがって、各汗腺活動の不規則性にはこれらの末梢神経メカニズムが影響している可能性が示唆される。

(5) 不規則な汗腺活動の生理的意義

ヒトの手掌汗腺を支配する正中神経に不定期な電気刺激を与えると、同数の刺激を定期的に与えたときよりも汗の産生が増大することが示されている²³⁾。

各汗腺における不規則な活動性は発汗機能を維持するために必要な特性かもしれない。発汗神経性バーストは全く不規則に起こるし、上述の通り単一の発汗節後線維も不規則に賦活されると考えられる。

(6) 温熱性発汗部との対応

ヒトの温熱性発汗は手掌と足底を除いた一般体表面に認められ、運動時や日常生活時には、この部位の汗腺が熱放散の役割をして体温調節活動の一端を担う。精神性発汗部の汗腺は皮膚のシワの稜部に位置しており汗の拍出活動は肉眼的に観察が容易である。一方、温熱性発汗部の汗腺はシワの凹部に位置しており、拍出された汗は素早く皮膚表面上を広がり蒸発するために、それらの拍出活動の観察は容易ではない。故に本研究では精神性発汗部の汗腺活動を調べた。実際、個々の汗腺の汗拍出活動を直接観察した報告は精神性発汗部についてはいくつか^{7, 8)}あるが、温熱性発汗部ではみあたらない。

精神性発汗の中樞は、大脳皮質、辺縁系にあり、温熱性発汗の中樞は視床下部に存在するとされる。また、その生理的役割も前者は身体と接触する面との滑り止めといわれ、後者は体温調節であり、相異なるものである。しかしながら、温熱性および精神性発汗部の汗腺は共にコリン作動性交感神経線維に供給を受けるエクリン腺であり、両者間には相互作用も認められる²⁴⁾。したがって、両者の汗拍出のメカニズムは全く異なるものではなく、本結果の精神性発汗部の汗腺活動の特徴は、温熱性発汗部についても有用な所見となるだろう。

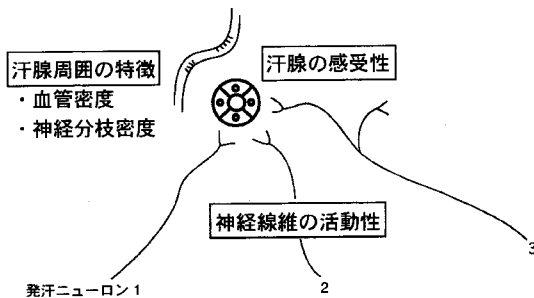


図8 単一汗腺の汗拍出に影響を及ぼす要因。

結 論

発汗活動の主体をなすのは活動性の高い汗腺群であるが、これらの汗腺も随時活動を休止し、これを活動性の低い汗腺が補完して、結局は神経活動の強度に見合う動員汗腺数が維持されていることが明らかとなった。個々の汗腺が拍出するか否かは中枢由来の発汗神経出力の強度にも依存するけれども、汗腺やそれに分布する末梢神経線維の機能など末梢要因にも影響を受けている(図8)と結論された。

謝 辞

本研究テーマ遂行にあたり、有益なアドバイスをいただきました愛知医科大学・小川徳雄名誉教授に謝意を表します。また実験援助ならびに実験技術のご提供いただきました名古屋大学環境医学研究所・神谷厚範、崔建先生および愛知医科大学第2生理学教室・西村直記、加藤雅子、犬飼洋子先生に謝意を表します。

本研究は日本学術振興会科学研究費補助金・奨励研究(A)(No. 11770038)の補助を受けて行った。

文 献

- 1) Roberts, M. F., Wenger, C. B.: Skin blood flow and sweating changes following exercise training and heat acclimation. *Journal of Applied Physiology: Respirat. Environ. Exercise Physiol.*, **43**, 133-137 (1977).
- 2) Buono, M. J. & Sjoholm, N. T.: Effect of physical training on peripheral sweat production. *Journal of Applied Physiology*, **65**, 811-814 (1988).
- 3) Nielsen, B., Hales, J. R. S., Strange, S., Christensen, N. J., Warberg, J., Saltin, B.: Human Circulatory and thermoregulatory adaptations with heat acclimation and exercise in a hot, dry environment. *Journal of Physiology*, **460**, 467-485 (1993).
- 4) Kennedy, W. R., Sakuta, M. & Quick, D. C.: Rodent eccrine sweat glands: a case of multiple efferent innervation. *Neuroscience*, **11**, 741-749 (1984).
- 5) Szabó, G.: The number of eccrine sweat gland in human skin. *Advance in Biology of skin 3*, ed. Montagna, W., Ellis, R. A. & Silver, A. F., pp. 1-5, Pergamon Press, Oxford (1962).
- 6) Schmelz, M., Schmidt, R., Bickel, A., Torebjörk, H. E. & Handwerker, H. O.: Innervation territories of single sympathetic C fibers in human skin. *Journal of Neurophysiology*, **79**, 1653-1660 (1998).
- 7) Kuno, Y.: *Human Perspiration*. Thomas, Springfield, Illinois (1956).
- 8) 西山哲成, 小川徳雄, 菅屋潤壹, 鈴木(今井)一乃: ビデオマイクロスコープを用いた手掌部における個々の汗腺, *日本生気象学会雑誌*, **31**, 175-182 (1994).
- 9) Hagbarth, K.-E., Hallin, R. G., Hongell, A., Torebjörk, H. E. & Wallin, B. G.: General characteristics of sympathetic activity in human skin nerves. *Acta Physiologica Scandinavica*, **84**, 164-176 (1972).
- 10) Bini, G., Hagbarth, K.-E., Hynninen, P. & Wallin, B. G.: Thermoregulatory and rhythm-generating mechanisms governing the sudomotor and vasoconstrictor outflow in human cutaneous nerves. *Journal of Physiology*, **306**, 537-552 (1980).
- 11) Fagius, J. & Wallin, B. G.: Sympathetic reflex latencies and conduction velocities in normal man. *Journal of Neurological Sciences*, **47**, 433-448 (1980).
- 12) Sugeno, J., Iwase, S., Mano T. & Ogawa, T.: Identification of sudomotor activity in cutaneous sympathetic nerves using sweat expulsion as the effector response. *European Journal of Applied Physiology*, **61**, 302-308 (1990).
- 13) Sugeno, J., Iwase, S., Mano, T., Sugiyama, Y., Ogawa, T., Nishiyama, T., Nishimura, N. & Kimura, T.: Vasodilator component in sympathetic nerve activity destined for the skin of the dorsal foot of mildly heated humans. *Journal of Physiology*, **507**, 603-610 (1998).
- 14) Wilkins, R. W., Newman, H. W. & Doupe, J.: The local sweat response to faradic stimu-

- lation, *Brain*, **61**, 290-297 (1938).
- 15) Riedl, B., Nischik, M., Birklein, F., Neundörfer, B. & Handwerker, H. O.: Spatial extension of sudomotor axon reflex sweating in human skin. *Journal of Autonomic Nervous System*, **69**, 83-88 (1998).
 - 16) Nadel, E. R., Mitchell, J. W., Saltin, B. & Stolwijk, J. A.: Peripheral modifications to the central drive for sweating. *Journal of Applied Physiology*, **31**, 828-833 (1971).
 - 17) Sato, K. & Sato, F.: Individual variations in structure and function of human eccrine sweat gland. *American Journal of Physiology*, **245**, R203-R208 (1983).
 - 18) Collins, K. J., Sargent, F. & Weiner, J. S.: The effect of arterial occlusion on sweat-gland responses in the human forearm. *Journal of Physiology*, **148**, 615-624 (1959).
 - 19) Sato, K.: The physiology, pharmacology, and biochemistry of the eccrine sweat gland. *Reviews Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, **79**, 51-131 (1977).
 - 20) Macefield, V. G., Wallin, B. G. & Vallbo, Å. K.: The discharge behaviour of single vasoconstrictor motoneurons in human muscle nerves. *Journal of Physiology*, **481**, 799-809 (1994).
 - 21) Macefield, V. G. & Wallin, B. G.: The discharge behaviour of single sympathetic neurons supplying human sweat glands. *Journal of the Autonomic Nervous System*, **61**, 277-286 (1996).
 - 22) Macefield, V. G. & Wallin, B. G.: Firing properties of single vasoconstrictor neurons in human subjects with high levels of muscle sympathetic activity. *Journal of Physiology*, **516**, 293-301 (1999).
 - 23) Kunitomo, M., Kirnö, K., Elam, M., Karlsson, T. & Wallin, B. G.: Neuro-effector characteristics of sweat glands in the human hand activated by irregular stimuli. *Acta Physiologica Scandinavica*, **146**, 261-269 (1992).
 - 24) Ogawa, T. & Sugeno, J.: Pulsatile sweating and sympathetic sudomotor activity. *Japanese Journal of Physiology*, **43**, 275-289 (1993).