

Desarrollo, topografía y significación funcional de los capilares en los corpúsculos de Pacini

L. Malinovsky¹, C. Cavallotti¹, I. Malinovska¹, F. Tranquili Leali¹, V. D'Andrea², J.A. Vega³

(1) 3^o Departamento de Anatomía. Facultad de Medicina. Universidad "La Sapienza". Roma. Italia.

(2) 3^a Clínica Quirúrgica. Facultad de Medicina. Universidad "La Sapienza". Roma. Italia.

(3) Departamento de Morfología y Biología Celular. Facultad de Medicina. Universidad de Oviedo. Oviedo. España.

Resumen

Los autores estudian, mediante microscopía electrónica, el desarrollo y topografía de los capilares en los corpúsculos de Pacini de las almohadillas plantares de gatos domésticos con edades comprendidas entre el primer día postnatal y los dos años. Los capilares se localizaron siempre por fuera de las células de Schwann modificadas que constituyen el núcleo interno, situándose entre las láminas perineurales de los axones aferentes mielínicos o entre las láminas perineurales de la cápsula (o del núcleo externo). Ocasionalmente también se encontraron capilares entre las células de la capa intermedia dispuesta entre la cápsula y el núcleo interno, lo que sugiere que tales células no son una estructura propia y que forman parte de la cápsula. Los capilares situados en el interior de los corpúsculos de Pacini representan un importante sistema de transporte de metabolitos y sustancias biológicas desde y hacia el corpúsculo. La presencia de capilares en un corpúsculo sensitivo posiblemente depende de su tamaño, pudiendo hablarse de un "tamaño crítico" cuando el tejido conectivo que los circunda no sirve para el transporte de material hacia/desde los vasos sanguíneos. Por otro lado, teniendo en cuenta las diferencias interespecíficas se puede formular la hipótesis de que la presencia de capilares en los corpúsculos de Pacini es codificada genéticamente y que no depende sólo de las condiciones del mesénquima local. Desde un punto de vista funcional, algunos autores consideran que los corpúsculos de Pacini situados en las proximidades de las anastomosis arterio-venosas actúan como manómetros detectores de cambios en el flujo sanguíneo local. Sin embargo, los autores piensan que tales anastomosis son más bien un sistema de protección de los corpúsculos de Pacini contra la presión sanguínea elevada.

Palabras clave

Vasos sanguíneos. Corpúsculos de Pacini. Desarrollo. Topografía.

Introducción

Los capilares de los corpúsculos de Pacini han sido estudiados por numerosos autores^{4,6,7,17,18,21,23,24}, si bien su desarrollo post-natal y algunos de sus aspectos morfofuncionales permanecen aún por aclarar. En un estudio previo¹⁵ hemos observado que, de todos los tipos de corpúsculos sensitivos, los de Pacini son los únicos que contienen capilares en el espacio extrabulbar, es decir, en la cápsula (para una revisión sobre la estructura general de los corpúsculos de Pacini ver Malinovsky, 1986¹²).

Se ha formulado la hipótesis^{1,2,3} de que los corpúsculos de Pacini que contienen capilares pueden funcionar como manómetros que registran los cambios en el flujo sanguíneo local (presión) de las anastomosis arte-

rio-venosas. En este sentido, Wincler²² encontró numerosos corpúsculos de Pacini en relación con las abundantes anastomosis arterio-venosas de la dermis de la trompa del elefante; Fabian⁸ estudió las relaciones entre los corpúsculos de Pacini y el sistema linfático del mesenterio del gato.

En este trabajo hemos estudiado el origen y la localización de los capilares en los corpúsculos de Pacini y su relación con las fibras nerviosas mielínicas aferentes, las láminas de la cápsula y las células de Schwann que forman el núcleo interno con el fin de evaluar su posible significación funcional. Además, se compararán los hallazgos con los de otros tipos de corpúsculos sensitivos y se discutirán las diferencias interespecíficas.

Correspondencia: José A. Vega.
Departamento de Morfología y Biología Celular.
Facultad de Medicina.
C/ Julián Clavería, s/n. 33006 OVIEDO. España.
Tel: 34 85 103671. Fax: 34 85 103618

Acceptado: 29-1-97

Material y métodos

Este estudio se realizó en corpúsculos de Pacini cutáneos obtenidos de gatos de diferentes edades (recién nacidos n = 3; dos semanas n = 2; un mes n = 1; 2 años n = 2). Bajo anestesia con éter se obtuvieron pequeñas muestras de piel de las almohadillas plantares (10 mm², aproximadamente). Las piezas fueron fijadas en glutaraldehído al 3% en tampón fosfato 0,1M (pH 7,4) y posfijadas durante 1 hora en tetróxido de osmio al 2% en tampón cacodilato, deshidratadas en acetona e incluidas en Durcupan ACM. De cada bloque se obtuvieron cortes semifinos (0,5 mm) con el fin de proceder la correcta orientación de las piezas y a continuación se realizaron cortes ultrafinos (100 Å) con un ultramicrotomo TESLA BS 490. Finalmente, las secciones ultrafinas fueron teñidas con una solución de acetato de uranilo-citrato de plomo y estudiadas y fotografiadas en un microscopio electrónico de transmisión TESLA BS 500.

Resultados

Durante el desarrollo, los capilares acompañan a las fibras nerviosas mielínicas que corresponden al primordio de los futuros corpúsculos de Pacini (Fig. 1). Están situados entre las láminas del perineuro y penetran en el corpúsculo en desarrollo junto con las fibras nerviosas mielínicas. Además, durante este período existen otros capilares fuera de los corpúsculos o entre los corpúsculos en desarrollo (Fig. 2). En los corpúsculos de los animales recién nacidos se aprecia una relación muy estrecha entre los capilares y las células de Schwann modificadas que formarán el núcleo interno, ya que la cápsula se desarrolla con anterioridad a aquel (Fig. 3). La relación de los capilares con el axón y el núcleo interno en desarrollo es sólo aparente. Tampoco los capilares situados en la capa de células intermediarias penetran en el espacio entre las células de Schwann y sus láminas, pudiendo distinguirse el borde limitante entre las células de Schwann y las células mesenquimatosas.

Los capilares en los corpúsculos de Pacini, tanto en el desarrollo como en los animales adultos, muestran una capa endotelial continua. Sólo en algunos capilares pequeños se pueden identificar algunas fenestraciones; además, algunos capilares grandes del espacio capsular se encuentran rodeados por pericitos (Fig. 4).

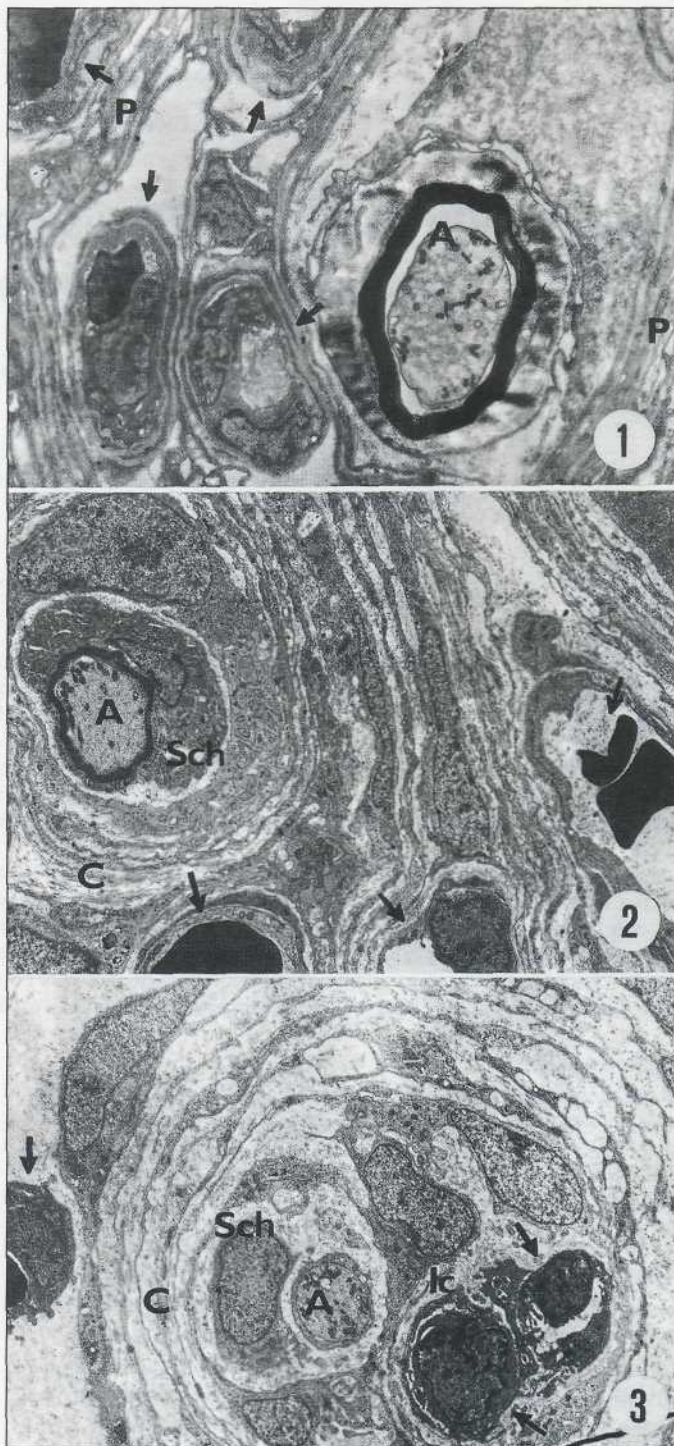


Figura 1
Sección a través de un axón mielínico aferente incluido en laminas perineurales con cuatro capilares. Almohadilla plantar de un gato de 1 día. A: axón mielínico; P: perineuro. Flechas: capilares. x 5.000.

Section through an afferent myelinated axon which is enclosed in perineurial lamellae with four capillaries. Foot pads in one-day-old kitten. A: myelinated axon, P: perineurium, arrows: capillaries. x5,000.

Figura 2
Capilares en la cápsula y entre los corpúsculos de Pacini en desarrollo. Almohadilla plantar de un gato de 1 día. A: axón, C: cápsula, Sch: células de Schwann, flechas: capilares. x 4.500

Capillaries in the capsule and between developing Pacinian corpuscles. Foot pads in one-day-old kitten. A: axon, C: capsule, Sch: Schwann cell, arrows: capillaries. x4,500.

Figura 3
Dos capilares en íntimo contacto con las células capsulares intermedias; otro capilar se observa por fuera de la cápsula. Corpúsculo de Pacini de la almohadilla plantar de un gato de 1 día. A: axón, C: cápsula, Ic: capa de las células intermedias, Sch: célula de Schwann, flechas: capilares. x 4.500.

Two capillaries occur closely to intermediate capsular cells; another capillary occurs outside of the corpuscle. Pacinian corpuscle from foot pads in one-day-old kitten. A: axon, C: capsule, Ic: intermediate cells layer, Sch: Schwann cell, arrows: capillaries. x4,500.

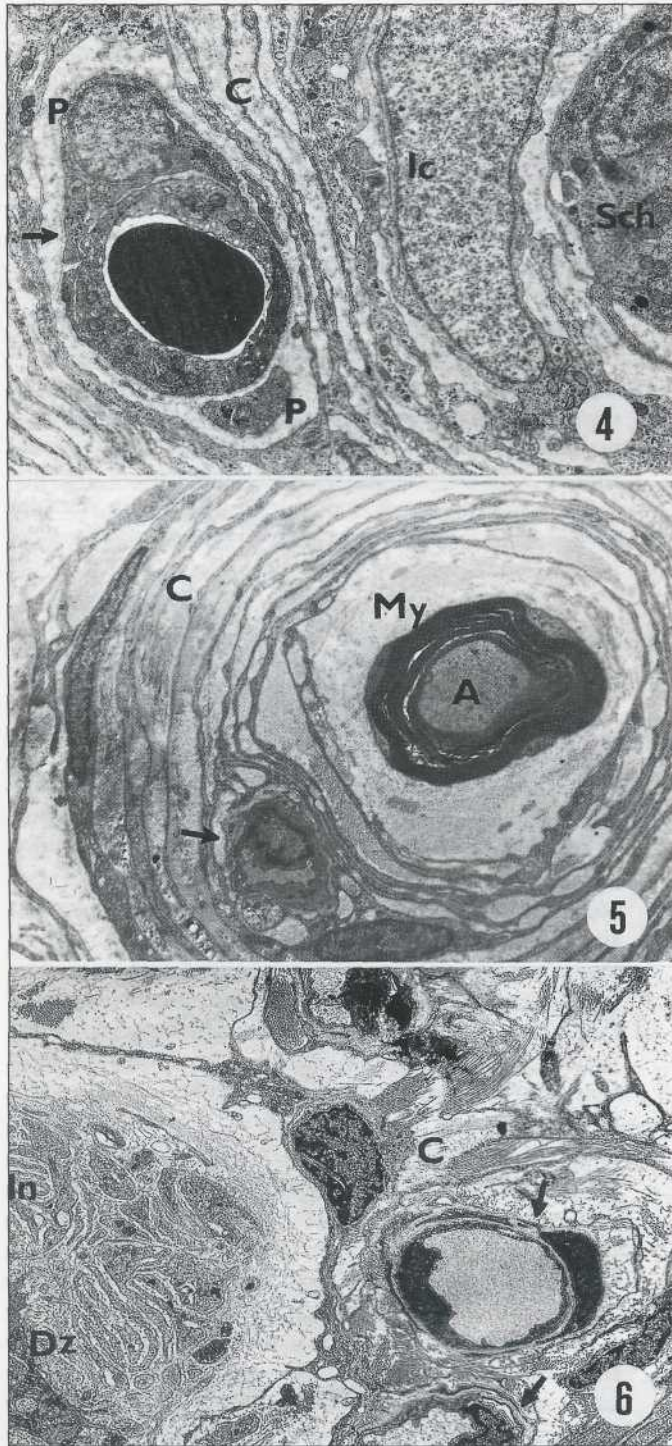


Figura 4

Un gran capilar entre las láminas de la cápsula de un corpúsculo de Pacini con dos pericitos. Almohadilla plantar de un gato de 1 día. C: cápsula, Ic: capa de las células intermedias, P: pericito, flechas: capilares. x 6.500.

A large capillary between the capsule lamellae of a Pacinian corpuscle with two pericytes. Foot pads in one-day-old kitten C: capsule, Ic: intermediate cell layer, P: pericyte, Sch: Schwann cells, arrows: capillaries. x6,500.

Figura 5

Parte preterminal de un corpúsculo de Pacini maduro. El axón mielínico está rodeado por capas de perineuro que contienen un capilar. Almohadilla plantar de un gato doméstico adulto. A: axón, C: cápsula, My: vaina de mielina, flecha: capilar. x 4.000.

Preterminal part of a mature Pacinian corpuscle. The myelinated axon is enclosed by perineurial layers containing a capillary. Foot pads of an adult domestic cat. A: axon, C: capsule, My: myelin sheath, arrow: capillary. x4,000.

Figura 6

Porción ultraterminal de un corpúsculo de Pacini maduro. Los capilares están localizados en la cápsula, bastante fuera del núcleo interno dividido. Almohadilla plantar de un gato adulto. C: cápsula, Dz: zona dendrítica; In: núcleo interno, flechas: capilares. x 4.000.

Ultraterminal part of a mature Pacinian corpuscle. The capillaries are located in the capsule, quite outside of the divided inner core. Foot pads of an adult domestic cat. C: capsule, Dz: dendritic zone, In: inner core, arrows: capillaries. x4,000.

La localización típica de los capilares en los corpúsculos de Pacini es la que se observa en los animales adultos (Fig. 5). Están dispuestos entre las láminas del perineuro lejanas de los axones mielínicos tanto en la porción terminal como ultraterminal de los corpúsculos de Pacini. En esta última parte el núcleo interno no está formado por dos sistemas laminares simétricos de células de Schwann separados entre sí por las denominadas *claves*, sino que es bastante asimétrico (Fig. 6). También hay capilares localizados entre las láminas de la cápsula separados del núcleo interno por el espacio capsular.

La red de capilares de la cápsula corpuscular no es muy densa, habiéndose indentificado en, aproximadamente, el 10% de todos los cortes examinados.

Discusión

De acuerdo con la mayoría de los autores^{4,6,7,17,18,21,23,24}, nuestros resultados demuestran que los capilares de los corpúsculos de Pacini se localizan exclusivamente por fuera del núcleo interno. Sin embargo, Zika y Kominkova²⁴ han descrito capilares no sólo entre las láminas de la cápsula corpuscular sino también en su parte central (el núcleo interno). Es posible que estos hallazgos discordantes puedan atribuirse al empleo de técnicas no específicas (fosfatasas alcalina y adenosina) en las que la reacción también pone en evidencia las numerosas microfibrillas colágenas presentes entre las láminas del núcleo interno.

De acuerdo también con los autores antes indicados, los capilares penetrarían en los corpúsculos de Pacini por todas las partes de la cápsula. Sobre la base de nuestras observaciones, los capilares son un componente normal del mesénquima dispuesto alrededor de los corpúsculos de Pacini en desarrollo. La cápsula de todos los corpúsculos se desarrolla del mesénquima local¹⁴, es decir, los fibroblastos entran a formar parte de la cápsula y se cambian en células perineurales. Junto con los fibroblastos entran en la cápsula también los capilares y, por tanto, no puede hablarse de una entrada independiente de los capilares a través de la superficie corpuscular.

Por otro lado, Munger y cols.¹⁶ opinan que las denominadas *células intermedias* dispuestas entre el núcleo interno y la cápsula de los corpúsculos de

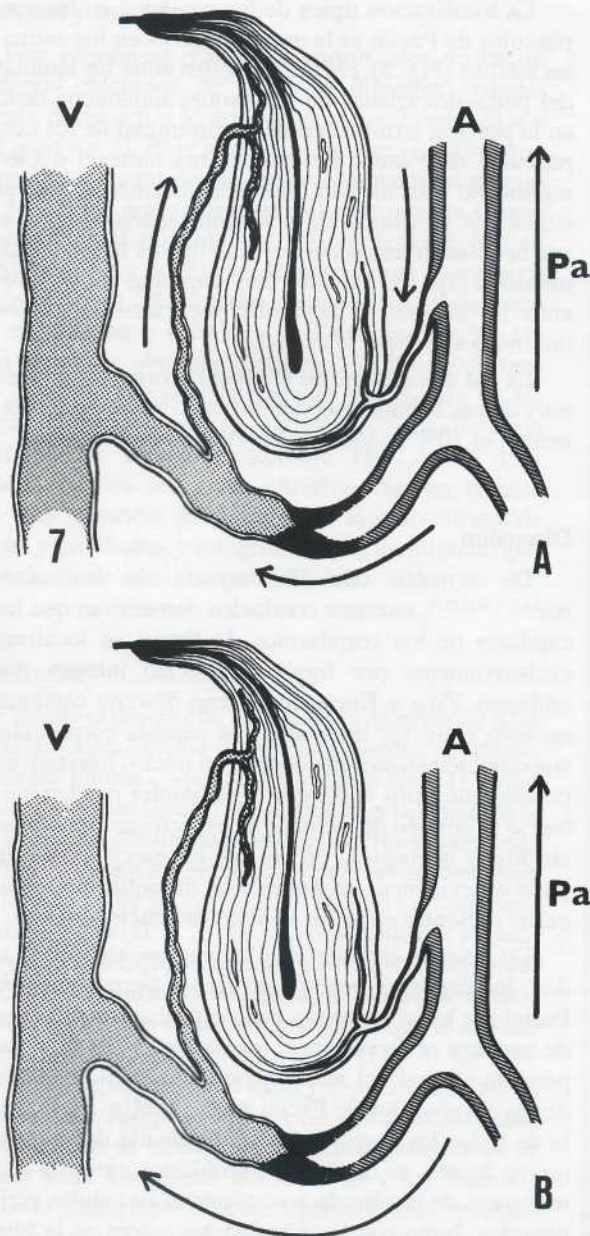


Figura 7

(A) Concepción de Cauna y Mannan sobre la función de las anastomosis arterio-venosas situadas en las proximidades de los corpúsculos de Pacini. Las flechas indican el filling del corpúsculo con sangre durante presión sanguínea elevada. (B) Concepción de los autores de la función de una anastomosis arterio-venosa en la proximidad de un corpúsculo de Pacini. En casos de presión elevada la anastomosis se abre y protege el corpúsculo. A: arteria, V: vena; Pa: presión sanguínea elevada.

A) Cauna and Mannan's conception of the function of arterio-venous anastomoses situated closely to Pacinian corpuscle. The arrows indicate the filling of the corpuscle with blood during elevated blood pressure. (B) The authors' conception of the function of an arterio-venous anastomose located in the vicinity of a Pacinian corpuscle. In elevated blood pressure cases, the anastomose opens and protects the milieu in the corpuscle. A: artery, V: vein, Pa: elevated blood pressure.

Pacini del mesenterio de gato forman un sistema laminar específico. Desafortunadamente, estos autores no especifican las características morfológicas diferenciales de dichas células. Sin embargo, sí describen la presencia de capilares entre las células de la parte más interna de la

cápsula de los corpúsculos de Pacini. Además de en los corpúsculos de Pacini, se han encontrado capilares entre las láminas de la cápsula de las formaciones sensitivas tendinosas de Golgi^{6,9}, si bien estas formaciones poseen una cápsula sólo relativamente gruesa. El tejido conectivo compacto que envuelve los órganos de Golgi formando una cápsula dificulta el transporte de sustancias biológicas y metabolitos y, por ello, es necesaria la presencia de capilares. En el resto de los corpúsculos sensitivos¹¹, sin embargo, el intercambio metabólico se realiza por medio del líquido que rodea el tejido conectivo¹⁵. Entre los corpúsculos sensitivos complejos¹³, se ha descrito la presencia de capilares en el estrato nervioso del órgano yuxtaoral de Chievtz¹⁰. También en este caso las estructuras nerviosas están cerradas por una gruesa cápsula de tejido conectivo que forma una barrera que dificulta o imposibilita el intercambio metabólico entre las células del parénquima y las estructuras sensitivas del interior del órgano con el entorno.

Zika y Kominkova²⁴ han observado que en los corpúsculos de Pacini pequeños de la piel digital del mono, el aporte vascular es menor que la de los corpúsculos de Pacini de la piel digital humana, lo que sugiere una relación entre el tamaño corpuscular y la densidad capilar. Sin embargo, se desconoce si tales diferencias se dan entre corpúsculos de distintos tamaños en la misma especie. Cauna y Mannan^{2,3} consideran que los capilares penetran en los corpúsculos de forma secundaria durante su desarrollo en relación con su dependencia vascular. Nosotros creemos que la presencia de capilares dentro de los corpúsculos de Pacini viene determinada por su "tamaño crítico". Es decir, el tejido conectivo circundante y sus capilares se integran en el corpúsculo cuando su tamaño es grande porque el intercambio de sustancias biológicas a través de una cápsula gruesa podría ser insuficiente. Por tanto, la presencia de capilares en el interior de la cápsula de los corpúsculos de Pacini podría estar determinado genéticamente y no depender exclusivamente de las condiciones locales.

Cauna y Mannan^{1,2,3} han encontrado en el corion de la piel digital humana corpúsculos de Pacini unidos a anastomosis arterio-venosas glomerulares, sugiriendo que cuando dichas anastomosis están cerradas, la circulación a través de los senos (capilares) de los corpúsculos es libre. Sin embargo, cuando las anastomosis están abiertas la sangre arterial alcanza las venas y los senos del corpúsculo reciben sangre desde las arterias y venas, de forma que la zona dendrítica es estimulada por el incremento rítmico de la presión intracorpúscular. De esta manera, el corpúsculo actuaría como un manómetro señalando los cambios en el flujo sanguíneo local causados por la actividad de las anastomosis arterio-venosas (Fig. 7A). Sin embargo, algunos experimentos realizados por nuestro grupo (datos no publicados) han demostrado que no es posible inyectar el sistema de capilares de algunos corpúsculos de Pacini en el mesenterio del gato. Consideramos que en tales casos la alta presión abrió las anastomosis arterio-venosas y el fluido inyectado, por un

camino más simple, saltaba el corpúsculo (Fig. 7B). Creemos por tanto que las anastomosis arterio-venosas en la vecindad de los corpúsculos de Pacini puede representar un sistema de protección de dichos corpúsculos contra la presión sanguínea elevada.

Al evaluar la teoría de Cauna y Mannan^{1,2,3} debe considerarse que los corpúsculos de Pacini son muy numerosos en el peritoneo de los felinos, donde se encuentran en íntima relación con los vasos sanguíneos. Por el contrario, en el peritoneo de los no-felinos, los corpúsculos de Pacini son casi inexistentes. Así, en la adventicia de una vena de calibre mediano del mesenterio humano sólo se encontró uno²⁰, mientras existe un complejo patrón de corpúsculos en el retroperitoneo humano. En el mesenterio del perro, conejo, rata, ratón, ardilla y oposum no se han encontrado corpúsculos de Pacini²⁰. Por tanto, la función de manómetro regulador no se sustenta en la mayoría de las especies animales. Por el contrario, la acumulación de corpúsculos de Pacini en la dermis de la trompa del elefante²² podría explicarse por la necesidad de percepción profunda mediada por este órgano. Aparte de las funciones inespecíficas que se ha atribuido a los corpúsculos de Pacini¹², el papel esencial es la percepción y transmisión al sistema nervioso central de las vibraciones y la presión profunda, actuando además como barorreceptores en los trayectos vasculares.

Se ha observado^{6,21} que el perineuro multilaminar que rodea los corpúsculos de Pacini forma una barrera efectiva para la transición de grandes moléculas. Algunos capilares en los corpúsculos de Pacini están fenestrados facilitando así el transporte de moléculas y líquidos a la zona dendrítica la cual, a su vez, es protegida por medio de barrera perineural^{5,6}. En este orden de cosas los estudios de Renkin¹⁹ que describen sistemas de canales transcelulares endoteliales confirman nuestra interpretación.

Referencias bibliográficas

1. Cauna N. The effect of agin on the receptor organs of the human dermis. En: *Adv Biol Skin*, vol VI. Oxford: Pergamon Press, 1965: 63-96.
2. Cauna N, Mannan G. The structure of human digital Pacinian corpuscles (corpuscula lamellosa) and its functional significance. *J Anat* 1958; 92:1-20.
3. Cauna N, Mannan G. Development and postnatal Changes of digital Pacinian corpuscles (corpuscula lamellosa) in the human hand. *J Anat* 1959; 93:271-186.
4. Chouchkov Ch. The blood supply of Vater-Pacini corpuscles. *Acta Med Inst Sup Med* 1971; 50:1-8.
5. Dubovy P, Malinovsky L. The electron microscopic localization of alkaline phosphatase in Pacinian corpuscles of the cat. *Acta histochem* 1983; 73:205-218.
6. Dubovy P, Malinovsky L. The topography of capillaries in two different types of sensory nerve endings and some ultrastructural features of their wall. *Z mikrosk-anat Forsch* 1986; 100:577-587.
7. Dubovy P, Malinovsky L. Electron microscope localization of some enzymes in the blood microvessels supplying the sensory nerve endings. *Z Mikrosk-Anat Forsch* 1988; 102: 123-133.
8. Fabian G. Pacinian corpuscles and their relationship to the lymphatic system. *Lymphology* 1977; 10:27-31.
9. Ilijinsky OB. Physiology of sensory systems. Vol. 3. Physiology of the mechanoreceptors. Leningrad: Nauka, 1975.
10. Jeanneret-Gris B. Ultrastructure de l'organe juxtaoral. *Arch Anat Microsc* 1980; 59:197-214.
11. Malinovsky L. What is a sensory corpuscle?. In: Hnik P, Soukup T, Vejsada R, Zelena J (Eds.). *Mechanoreceptors*. New York-London: Plenum Press, 1988: 283-286.
12. Malinovsky L. Mechanoreceptors and free nerve endings. In: Bereiter-Hahn J, Matoltsy AG, Richards KS (Eds.). *Biology of the integument*. vol 2. Vertebrates. Heidelberg: Springer-Verlag, 1986: 535-556.
13. Malinovsky L. Sensory nerve formations in the skin and their classification. *Microsc Res Tech* 1996; 34:286-301.
14. Malinovsky L, Cavallotti C, Malinovsky V, Artico M, D'Andrea V. Morphological basis of peripheral cold-action (cooling) in acupuncture. *Dtsch Zschr Akup* 1994; 37:91-93.
15. Malinovsky L, Malinovsky V, Cavallotti C, D'Andrea V. Relation of sensory corpuscles to blood vessels system. In: Cavallotti C. *Atti Dipartimento Scienze Cardiovascolari e Respiratorie*. Roma: Università La Sapienza, 1994: 159-168.
16. Munger B, Yoshida Y, Hayashi S, Osawa T, Ide C. A re-evaluation of the cytology of cat Pacinian corpuscles. *Cell Tissue Res* 1988; 253:83-93.
17. Otelin AA, Masanskij VF, Mirkin AC. The Vater-Pacini corpuscle. Leningrad: Nauka, 1976.
18. Pallie W, Nishi K, Oura C. The Pacinian corpuscle, its vascular supply and the inner core. *Acta Anat* 1970; 77:508-520.
19. Renkin EM. Transport pathways and processes. In: Simionescu N, Simionescu M (Eds). *Endothelial cell biology*. New York: Plenum Publisher Corporation, 1988: 51-68.
20. Roberts WH. Lamellated corpuscles (Pacianian) in relation to the larger human limb vessels and a comparative study of their distribution in the mesentery. *Anat Rec* 1959; 133:593-604.
21. Sakada S, Sasaki T. Blood-nerve barrier in the Vater-Pacini corpuscle of cat mesentery. *Anat Embryol* 1984; 169:237-247.
22. Winkler G. Particularités de la structure de la trompe de l'elephant: recepteurs encapsules et anastomoses arterio-veineuses. *Bull Assoc Anat* 1873; 57:955-962.
23. Yamashita E, Buendia N. Functional relation of Pacinian corpuscles to vascular system. *Tohoku exp Med* 1968; 96:119-126.
24. Zika K, Kaminkova E. The blood supply of Vater-Pacini corpuscles. *Folia morphol (Prague)* 1965; 13:394-400.

Development, Topography and Functional Significance of Capillaries in Pacinian Corpuscles

L. Malinovsky, C. Cavallotti, I. Malinovska, F. Tranquili Leali, V. D'Andrea, J.A. Vega

Abstract

The authors studied by electron microscopy the development and topography of capillaries in Pacinian corpuscles of foot pads in eight domestic cats aged two hours after birth up to adults (two years). The capillaries were always located among the perineurial lamellae of the afferent myelinated axons or among the perineurial lamellae of the capsule (of the outer core) of the corpuscle; in all cases outside the modified Schwann cells forming the inner core. Occasionally, capillaries were also found among the cells of the intermediate layer between the capsule and the inner core, thus indicating that these cells do not form their own structure but they become later a part of the capsule. The capillaries inside the capsule of Pacinian corpuscles represent an important system for the transport of metabolites and biological substances from and to the corpuscle. The occurrence of capillaries within Pacinian corpuscles probably depends on their size, and in relation to this, it might be spoken about the "critical size" of Pacinian corpuscles as the connective tissue in the surroundings is not able to be used for transporting material to and from the blood vessels as seen in the case of other sensory corpuscles. On the other hand, on the basis of interspecific differences it might be hypothesized that the presence of capillaries in Pacinian corpuscles is encoded genetically and is not depending only on local mechanical conditions. From a functional point of view, some authors have considered that Pacinian corpuscles located near the arterio-venous anastomoses serve as manometers signalling changes in local blood supply. However, these anastomoses rather serve as a protection system of Pacinian corpuscles against high blood pressure.

Key words

Blood vessels, Pacinian corpuscles, Development, Topography.

Introduction

Capillaries in Pacinian corpuscles were already studied by numerous authors^{4,6,7,17,18,21,23,24} but some aspects of their post-natal development and morphofunctional aspects remain still unknown. As we have shown in our previous study¹⁵, among sensory corpuscles, the Pacinian ones are the only kind containing capillaries in the extrabulbar space, i.e. in the capsule (for a review about the structure of Pacinian corpuscles, see Malinovsky, 1986¹³).

It has been hypothesized^{1,2,3} that the Pacinian corpuscles containing capillaries may function as manometers signalling changes in local blood supply (pressure) caused by the activity of arterio-venous anastomoses. In this context, Wincler²² found in the elephant's trunk dermis, numerous Pacinian corpuscles related to abundant arterio-venous anastomoses, and Fabian⁸ studied the relationship between Pacinian corpuscles and the lymphatic system in the cat mesentery.

In this paper, we decided to study the origin and localization of capillaries in Pacinian corpuscles and their relation to the afferent myelinated fibres, to the capsule lamellae, and to Schwann cells forming the inner core of Pacinian corpuscles in order to evaluate their possible functional significance inside the capsule and to compare the findings in Pacinian corpuscles with other sensory corpuscles.

Material and methods

This study was carried out in Pacinian corpuscles obtained from cats of different ages (newborn n=3; two weeks n=2;

one month n=1; two years n=2). The animals were anaesthetized with ether and small skin samples were obtained from the foot-pads. The pieces were fixed in 3% glutaraldehyde in 0.1M phosphate buffer saline (pH 7.4), and post-fixed for an hour in 2% osmium tetroxide in cacodylate buffer. The material was then, dehydrated in acetone and embedded in Durcupan ACM. Semithin sections for orientation and ultrathin sections were cut with an ultramicrotome TESLA BS 490. The ultrathin sections were stained with a solution of uranyl acetate and lead citrate, and studied and photographed using a transmission electron microscope TESLA BS 500.

Results

During development, some capillaries accompany the myelinated nerve fibres representing the anlage of the future Pacinian corpuscle (fig. 1). They are located among the lamellae of the perineurium and enter into the developing corpuscle together with the myelinated nerve fibres. Besides, another capillaries were found outside the corpuscles or between the developing corpuscles (fig. 2). In newborn kittens, a very close relation between capillaries and the modified Schwann cells was observed, as the capsule develops earlier than the inner core of the corpuscle (fig. 3). The relation among capillaries, the axon and the developing inner core is, of course, only seeming. The capillaries situated in the intermediate cell layer do not enter into the space between Schwann cells and their lamellae either, so the limiting edge between Schwann cells and mesenchymatous cells can be distinguished.

The capillaries in both developing and adult Pacinian corpuscles exhibit a continuous endothelial layer. Only in some small capillaries, several fenestrae were identified. In the capsular space, some large capillaries were found enclosed by pericytes (fig. 4).

The typical localization of capillaries was found in adult animals (fig. 5). They are arranged between the perineurial lamellae distant from the myelinated axon. The same picture can be seen also in the ultraterminal part of the Pacinian corpuscle. The inner core in this part does not consist of two symmetric lamellar systems of Schwann cell lamellae, separated by the so-called *cleft*, but it is quite asymmetrical (fig. 6). There are also capillaries located between the capsule lamellae separated from the inner core by the boundary space.

The capillaries network of the corpuscle capsule is not too dense, being found in about 10% of all sections examined.

Discussion

In agreement with most of the authors^{4,6,7,17,18,21,23,24}, we found capillaries located only outside the inner core. However, Zika and Kominkova²⁴ described capillaries not only among the capsular lamellae of the corpuscle but also in their central part (in the inner core). It is likely that these finding may depend upon the non-specific methods used in this study (alkaline and adenosine phosphatases) where a non-specific reaction could interfere with the numerous collagenous microfibrils among the inner core lamellae.

According to the above authors, the capillaries enter into the Pacinian corpuscles from all sides of the capsule. We have observed that during development, the capillaries represent a common component of the mesenchyma¹⁴ around the developing Pacinian corpuscles. The capsule of all corpuscles develops from local mesenchyme, i.e. the fibroblasts become a part of the capsule and change into the perineurium, and together with fibroblasts and also with the capillaries merge into the capsule. A direct entry of a capillary through the surface of the corpuscle was never observed.

On the other hand, Munger *et al.*¹⁶ form the view that the so-called "intermediate cells" in the space between the inner core and the capsule of a Pacinian corpuscle form a specific lamellar system. Unfortunately, the special morphological features of these cells are not described. As capillaries are found also in this layer, we believe that the intermediate cells are no specific cells and that, later one becomes the inner part of the capsule of Pacinian corpuscles. Besides Pacinian corpuscles, capillaries have been found between the lamellae of the capsule only in Golgi tendon sensory formations^{6,9}, even when these formations have only a relative thick capsule. The solid connective tissue surrounding this kind of sensory structures forming a capsule makes the transport of biological substances and metabolites more difficult; that is why capillaries are needed. In all other sensory corpuscles¹¹, the metabolic exchange is realized by means of the liquid in the surrounding connective tissue¹⁵. From the class of complex sensory structures¹³, the capillaries were found inside the Chievit's juxtaoral organ in the *stratum nervosum*¹⁰. The sensory structures are there closed by a thick connective tissue capsule of the whole organ forming a barrier which makes more difficult or impossible the metabolic exchange between the parenchymal cells and sensory structures inside the organ with the surroundings.

Zika and Kominkova²⁴ have also shown that in small Pacinian corpuscles of the macaque's digital skin, their

vascular supply is poor if compared to that of Pacinian corpuscles of human digital skin. If these differences exist also in Pacinian corpuscles of different size of the same species has not been clarified yet, but this phenomenon seems to be probable. Cauna and Mannan²³ share the view that capillaries enter secondarily into the corpuscles, during their development in dependence upon the vascular link of the corpuscle. We believe that occurrence of capillaries inside Pacinian corpuscles is given by their "critical size". In other words, the surrounding connective tissue with its capillaries become therefore, a part of the corpuscle because the exchange of biological substances through the thick capsule would be insufficient. Thus, the development of capillaries inside the capsule of Pacinian corpuscles should be encoded genetically and thus not depending only on the local conditions.

Cauna and Mannan^{1,23} found human digital Pacinian corpuscles linked with glomerular arterio-venous anastomoses of the chorion, and suggested that when the anastomosis is closed, the circulation through the sinuses (capillaries) of the corpuscle is free. In addition, when the anastomosis is opened, the arterial blood fills the veins, and the sinuses of the corpuscle receive blood from the arterial and venous sinuses, so that the dendritic zone is stimulated by the rhythmical increase of the intracapsular pressure. In this way, the corpuscle acts as a manometer signalling changes in local blood supply caused by the activity of the arterio-venous anastomoses (fig. 7A). Nevertheless, some of our experiences (unpublished) have shown that in the cat mesentery it was not possible to inject the capillary system of some Pacinian corpuscles. We consider that, in these cases, it is likely that the high pressure opened the arterio-venous anastomoses and, the injected fluid, through a simpler way, shunted the Pacinian corpuscle (fig. 7B). We believe, therefore, that arterio-venous anastomosis in the vicinity of Pacinian corpuscles may rather represent a protection against high blood pressure.

When evaluating this theory, it must be considered that Pacinian corpuscles are very numerous in the peritoneum of felines where they are closely related to blood vessels. On the contrary, in non-felines peritoneum the Pacinian corpuscles are almost missing. Only a single Pacinian corpuscle was found in the adventitia of a medium-sized vein in human mesentery²⁰. In men, a complex pattern of Pacinian corpuscles was detected in the retroperitoneum. In the mesentery of dogs, rabbits, rats, mice, gophers and opossum no Pacinian corpuscles were found²⁰. Therefore, the function of Pacinian corpuscles as a manometer for blood vessels pressure cannot be accepted for most of the mammalian species. On the contrary, an accumulation of Pacinian corpuscles in the elephant's trunk dermis²⁰ may be explained by the necessity of deep pressure perception mediated by this organ. As to the function of Pacinian corpuscles, we believe that their specific function is vibration and deep pressure perception, in the course of vessels also baroperception and transmission of the information to the central nervous system. Of course, some non-specific functions of the Pacinian corpuscles have also been described¹².

It has been shown^{6,21} that the multilamellar perineurium around a Pacinian corpuscle forms an effective barrier for the transition of large molecules. Some capillaries in Pacinian corpuscles are fenestrated enabling in this way, the transport of molecules and liquids to the dendritic zone which is protected against environment by means of the perineurial barrier^{5,6}. Concerning this matter, the paper by Renkin¹⁹ describing transcellular endothelial systems of channels also confirmed the above mentioned data.