

Electron microscopy of unfixed whole mounts reveals that the papilla is actually a prolongation of the thick-walled portion beyond the thin-walled portion (Fig. c). The large lumen of the thin-walled section clearly ends some 1 to 2.6 μ below the tip in the particular hairs examined here. There is very little likelihood of the large lumen having any direct connection with the process of stimulation.

The continuing portion of the hairs gradually begins to taper and then forms a small plateau on which is perched a minute cone-like papilla the base of which is 0.7 μ in diameter (Fig. d). 2 features of the tip of this cone are particularly noteworthy. First, the cone is clearly invested in a membrane approximately 200–300 Å thick. Second, there are 2 stable structures within the tip. Even in hairs which have been allowed to dry for 2 months the structures are discernible in whole mounts. Each ranges in diameter from 500–700 Å. In location and topographical relationships these structures correspond to the 2 nerve fibers predicted from behavioral and electrical studies and actually observed histologically farther down the shaft. The terminal structures are smaller in diameter than the fibers at more proximal locations. It is probable, though not yet demonstrable, that the fibers are structurally modified at the tip. Studies now in progress on sectioned material are expected to reveal more details of the tip.

The terminal process is, however, functionally specialized. Under normal circumstances only the extreme tip of the hair is sensitive to stimulation by sugar. When the tip is amputated chemical stimulation is no longer possible. On the other hand, stimulation by cathodal current is possible at both the intact tip and the cut end. Electrical stimulation is even possible through the shaft of the intact hair, although considerably higher voltages than normal are required. By contrast, recording of action potentials is possible only through the tip or cut end. The shaft is a nearly perfect insulator at the voltage level represented by action potentials. These findings support the idea that the tip owes its sensitivity not only to its high degree of permeability but to special physiological characteristics. It is probable that a highly specific interaction between sugar molecules and receptor molecules is restricted to this site and that depolarization is initiated here. Whether the propagated action potential originates at this point or originates in the region of the cell body following a catelectronic spread from the tip is being investigated.

By making certain assumptions, we can estimate the number of molecules which might take part in the stimulating reaction at threshold. In the limiting case the concentration gradient would be from zero at the receptor site to the test concentration at the outer surface of the enveloping membrane of the tip. This implies that during the utilization time the molecules arriving at the receptor site are chemically or otherwise altered, and that the test solution is well mixed and has a large volume in relation to the volume of the tip. Free diffusion through a surface equal in area to that of the terminal papilla is assumed, since no basis exists for making an estimate of pore size. The effective number of molecules can be found from the equation,

$$\Delta n = \frac{DctA}{x},$$

where Δn is the amount transported in moles, A is Avogadro's number (6.03×10^{23}), D is the diffusion coefficient (0.43×10^{-5} cm²/s at 20°C), a is the effective area (8.0×10^{-7} cm²), c is the concentration in moles/cm³

(1.0×10^{-10}), t is the time in seconds (0.1), and x is the thickness of the membrane (200 Å). The values given in parentheses are for sucrose and the hair pictured on the right hand side of the Figure. 1×10^9 molecules of sucrose will diffuse to the receptor site. The assumptions are such as to make this a maximum value, but it appears obvious that the sugar receptor does not possess by many orders of magnitude the sensitivity of the olfactory receptor.

V. G. DETHIER and M. L. WOLBARSHT

Department of Biology, The Johns Hopkins University, Baltimore 18, Md., May 22, 1956.

Zusammenfassung

Die chemorezeptorischen Haare am Labellum von *Phormia regina* wurden im Totalpräparat mit dem Elektronenmikroskop untersucht. Die Anzahl der Moleküle, die an der schwellenwertigen Stimulationsreaktion teilnehmen, wurde abgeschätzt. Es zeigte sich, dass die Empfindlichkeit des olfaktorischen Rezeptors bei weitem die Grössenordnung des Zuckerrezeptors übertrifft.

Cytologie comparée des Muridae.
L'origine des Ellobii

Poursuivant notre enquête sur la cytologie comparée et l'évolution chromosomique des Muridae¹, nous avons obtenu les résultats suivants:

Sous-famille	Genre et espèce	Nombre 2N	Digamétie
Murinae	<i>Rattus concolor olteni</i> Kopst.	42	X-Y
	<i>Rattus rattus diardi</i> Jentink	42	X-Y
	<i>R. rattus breviceaudatus</i> H. et R.	42	X-Y
	<i>Bandicota bengalensis</i> Gr. et H.	42	X-Y
	<i>B. indica setifera</i> Hors.	42	X-Y
	<i>Golunda ellioti</i> Gray	52	X-Y
	<i>Millardia melitadu</i> Gray	50	X-Y
Microtinae	<i>Phenacomys ungava</i> Merriam	56	X-Y
	<i>Microtus (Chilotus) oregoni</i> Bach	17 (!)	X-O
Gerbillinae	<i>Lemmus lemmus</i> L.	50	X-Y
	<i>Meriones blackleri</i> Th.	72	X-Y

Je me contenterai de souligner quelques points importants, remettant à plus tard une discussion détaillée.

Murinae. MAKINO² a compté 46 chromosomes chez un Rongeur de Formose qu'il nomme *Nesokia nemorivaga taiwanus* Tokuda, appellation qu'ELLERMAN et MORRISON-SCOTT³ placent dans la synonymie de *Bandicota indica*. La formule chromosomique de ce Rongeur lui a paru insolite en raison de l'existence de 11 paires d'éléments métacentriques dont 6 au moins sont de grande taille: en effet, chez les *Rattus* et les genres voisins, les grands autosomes sont de type acrocentrique, des V ne se rencontrant que parmi les constituants petits et moyens (GUÉNIN⁴; MAKINO et HSU⁵; TJIO et LEVAN⁶).

¹ R. MATTHEY, *Les chromosomes des Vertébrés* (Ed. Rouge, Lausanne 1949); Rev. suisse Zool. 1953, 60; Caryologia 1954, 6; Rev. suisse Zool. 1955, 62; Chromosoma 1956, 7.

² S. MAKINO, *Cytologia* 1944, 13.

³ J. R. ELLERMAN et T. C. S. MORRISON-SCOTT, *Checklist of palaearctic and indian Mammals* (Ed. British Museum, London 1951).

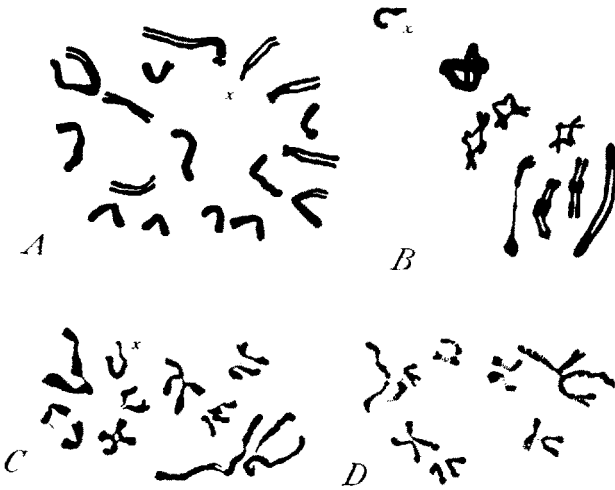
⁴ H. A. GUÉNIN, *J. Genet.* 1948, 49.

⁵ S. MAKINO et T. C. HSU, *Cytologia* 1954, 19.

⁶ J. H. TJIO et A. LEVAN, *Hereditas* 1956, 42.

Mes exemplaires de *B. indica* proviennent de Java et possèdent 42 chromosomes (et non 46) tout en étant dotés de 10 à 12 paires de métacentriques, comme ceux de MAKINO. Ce qui est fort curieux, c'est que l'espèce voisine, *B. bengalensis*, montre une formule chromosomique entièrement comparable à celle du Rat, c'est à dire que les grands éléments métacentriques font défaut, le nombre diploïde demeurant de 42.

Gerbillinae. Le genre *Meriones* offre des difficultés d'étude extraordinaire au systématicien, en raison du grand nombre d'espèces morphologiquement peu tranchées. L'analyse chromosomique permet maintenant de distinguer, outre les formes à 44 et à 60 chromosomes précédemment décrites, un groupe d'espèces à 72 chromosomes et dont *M. blackleri* est le premier représentant décrit.



Microtus (Chilotus) oregoni

A Métaphase spermatogoniale. B Métaphase auxocytaire. C et D Métaphases II à 9 (avec l'X) et à 8 (sans X) éléments. $\times 1800$.

Microtinae. J'ai montré combien les Microtinae représentaient un matériel favorable en raison de deux faits: a) le groupe a été étudié avec le plus grand soin par les systématiciens; b) les formules chromosomiques sont des plus différentes, non seulement entre genres distincts, mais encore entre espèces d'une même genre. Nous avons pu ainsi nous livrer à la prospection systématique des formes considérées comme primitives par la taxonomie, ce qui nous permet d'assurer que, dans beaucoup de cas, il y a un parallélisme étroit entre évolution morphologique et évolution chromosomique. Comme tous les genres considérés comme primitifs ont des formules chromosomiques très voisines, il est possible d'admettre que les processus évolutifs ont été peu actifs aux deux niveaux considérés. C'est ainsi, qu'ayant, à la suite de l'étude des *Dolomys*, des *Clethrionomys*, de certains *Microtus* et des *Ondatras* (MATTHEY⁷) fixé à 56 ou 54 éléments acrocentriques l'équipement primitif des *Microti*, j'ai eu la satisfaction de constater que *Phenacomys ungava*, conformément à mes prévisions, était doté de 56 chromosomes acrocentriques.

Un large hiatus subsistait entre *Microti* et *Ellobii*: *Ellobius lutescens* a 17 chromosomes dans les deux sexes, ce qui implique un mode tout à fait spécial et d'ailleurs encore obscur, de la détermination sexuelle (MATTHEY⁸). D'autre part, son nombre fondamental (= nombre de

bras), inférieur à 30, ne correspond nullement au N.F. des *Microti* (54–62) où seul *Microtus montanus* s'écarte de ces normes ($2N = 24$, N.F. = 44; MATTHEY⁹).

Or, chez *Microtus oregoni*, pour qui BAIRD, dès 1858, avait proposé la création d'un genre spécial, *Chilotus*, reconnu valable par HINTON¹, puis tombé au rang de sous-genre et enfin éliminé par les systématiciens contemporains, il existe 17 chromosomes et une digamétie mâle de type X-O (Fig.). Le génome de *Chilotus* comprend 7 métacentriques, 1 acrocentrique plus le chromosome sexuel à centromère subterminal. Ce génome est assez différent de celui d'*Ellobius* où seuls un couple d'autosomes et l'X sont typiquement métacentriques, les autres éléments tendant à l'acrocentrie avec leurs bras très inégaux.

Les *Ellobii* représentant un type fouisseur extrême et les *Chilotus* des Campagnols «more fossorial» (HINTON⁹) que les autres *Microtus*, une coïncidence est exclue qui exigerait la rencontre simultanée et fortuite d'une adaptation morphologique de même direction, d'un nombre diploïde extraordinairement anormal et d'un mécanisme hétérochromosomique probablement unique chez les Euthériens. Rappelons à ce propos qu'une digamétie de type X-O n'est connue chez aucun mammifère, le cas de *Microtus montebelli* (OGUMA¹⁰) demandant à être revu (MATTHEY¹¹). Cependant, étant donné que, chez *Ellobius*, le nombre de chromosomes est impair dans les deux sexes, il convient d'attendre encore d'avoir étudié des femelles de *Chilotus* avant d'affirmer qu'à l'X-O du mâle correspondent effectivement deux X.

Si tel est le cas, nous aurons l'indication très forte que le mécanisme aberrant d'*Ellobius* dérive de l'X-Y habituel par l'intermédiaire du schéma X-O. Si, par contre, *Chilotus* présentait un nombre chromosomique impair chez la femelle comme chez le mâle, il y aurait là une preuve supplémentaire de son étroite parenté avec *Ellobius*. Il est permis de reconnaître la validité du genre *Chilotus* et de considérer les Campagnols de ce genre comme de véritables «missing-links» entre les *Microti* et les *Ellobii*.

R. MATTHEY

Laboratoire de Zoologie, Université de Lausanne¹², le 5 juillet 1956.

Summary

(1) The present paper deals with the chromosomal cytology of 11 species and underspecies of *Muridae*. (2) The diploid number being the same ($2N = 42$), there are striking differences between two species of *Bandicota*, *B. indica* showing about 20 big metacentric chromosomes which are lacking *B. bengalensis*. (3) *Meriones blackleri* is characterized by 72 chromosomes, the species previously described possessing either 44 or 60 elements. (4) The study of *Phenacomys ungava* confirms the view that 56 (54) is the primitive number in the *Microti*. There is an interesting parallelism between the morphological and the cytological data. (5) A missing link between *Microti* and *Ellobii* has been found in *Microtus oregoni* which possesses 17 chromosomes, its digamety belonging to the type X-O, X-X. (6) Owing to the fact that *M. oregoni* is more fossorial than the other *Microtus*, it is a morphological intermediate between *Microti* and *Ellobii*. (7) The genus *Chilotus* (BAIRD) is also fully valid.

⁹ M. A. C. HINTON, *Monograph of the Voles and Lemmings* (Ed. British Museum, London 1926).

¹⁰ K. OGUMA, *Cytologia*, Fujii Jub. Vol. (1937).

¹¹ R. MATTHEY, *Les chromosomes des Vertébrés* (Ed. Rouge, Lausanne 1949).

¹² Travail subventionné par le Fonds National de la Recherche scientifique.

⁷ R. MATTHEY, *Chromosoma* 1956, 7.

⁸ R. MATTHEY, *Caryologia* 1954, 6.