

MORPHOLOGIE DES GLANDES PRO- ET POSTPHARYNGIENNES CHEZ *ATTA SEXDENS* (HYMENOPTERA : FORMICIDAE)

E. SCHOETERS & J. BILLEN

Institut de Zoologie, K.U.Leuven, Naamsestraat 59, B-3000 Leuven (Belgique)

Résumé : Les dissections de nombreuses ouvrières d'*Atta sexdens* de taille différente révèlent un développement isométrique assez net des glandes pharyngiennes. Ce développement se manifeste par l'évolution du nombre des cellules glandulaires composant les glandes, ainsi que par leur taille (diamètre des cellules sécrétrices, longueur des cellules à conduit, etc.). Le degré de développement des glandes pro- et postpharyngiennes, y compris l'analyse ultrastructurale, pourrait donner des indications sur leur rôle dans le fonctionnement de la société chez *Atta sexdens*.

Mots clés : fourmis, *Atta sexdens sexdens*, *Atta sexdens rubropilosa*, morphologie, ultrastructure, glandes exocrines.

Summary : Morphological data on the pro- and postpharyngeal glands in *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae).

Pharyngeal glands of *Atta sexdens* workers of different size were dissected and show a clear isometric development. The isometric features are reflected in a variation of the number of glandular cells forming the glands and in the gland size (diameter of the secretory cells, length of the duct cells...). The degree of development of the pro- and postpharyngeal glands and the ultrastructural analysis could give some indications concerning the worker size-related importance of the glands in the *Atta sexdens* colonies.

Key words : ants, *Atta sexdens sexdens*, *Atta sexdens rubropilosa*, morphology, ultrastructure, exocrine glands.

INTRODUCTION

Les Attines sont des fourmis champignonnistes qui ont la particularité de découper des feuilles d'arbres et de transporter jusqu'à leur nid les pièces de feuille plus ou moins circulaires. Certaines ouvrières transforment ce matériau végétal en jardin de champignons. Les conidies des champignons, riches en matières nutritives et provenant des mycéliums, servent à l'alimentation de la colonie. Dans une seule colonie d'*Atta* on rencontre des ouvrières polymorphes. Les soldats, à grosse tête, s'occupent de la défense. Les ouvrières de taille moyenne découpent et transportent les feuilles. Les minima sont spécialement chargés de tâches à l'intérieur du nid. Wilson (1980) distingue 29 tâches pour les ouvrières de la colonie dans son ensemble. Les Attines constituent une des plus grandes menaces pour l'agriculture et l'économie dans la région néotropicale (Cherrett, 1982, 1986). Quoique la biologie de ce genre ait déjà fait l'objet de

plusieurs travaux (Bugnion, 1930 ; Borgmeier, 1950, 1959 ; Weber, 1982), la morphologie du système glandulaire, pour sa part, reste encore très peu étudiée. Dans la tête des fourmis il existe deux glandes remarquables associées au tube digestif. Afin d'étudier la relation entre le développement de ces glandes et la taille des fourmis, nous avons examiné la morphologie des glandes chez les ouvrières de *Atta sexdens sexdens* (L., 1758) et chez la reine de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908.

MATERIEL ET METHODES

Les fourmis provenaient de nids maintenus au laboratoire, originaires de Cayenne, Guyane française (colonie de *A. s. sexdens*, récoltée après le vol nuptial de la reine en décembre 1973) et de Viçosa, Minas Gerais, Brésil (*A. s. rubropilosa*, vol nuptial de la reine en novembre 1987). Les fourmis furent tuées par immersion dans l'azote liquide. Les glandes disséquées furent fixées dans le glutaraldéhyde à 2% dans le tampon cacodylate à 4 C, suivi par une postfixation osmique à 2%. Les glandes furent ensuite déshydratées dans une série de bains d'acétone afin de faire les inclusions dans l'Araldite. Des séries de sections semi-fines pour l'examen histologique ont été faites à l'aide d'un microtome Reichert OmU2. Le bleu de méthylène et la thionine sont utilisés comme colorants. Les sections fines ont été faites à l'aide d'un microtome Reichert Ultracut. Les sections furent contrastées ('double staining') dans un LKB 2168 Ultrastainer et finalement observées au microscope électronique Zeiss EM 900. Afin d'obtenir des détails sur la morphologie globale des glandes préparées, elles furent dessinées à l'aide d'une projection microscopique.

RESULTATS

Cette étude est réalisée sur des insectes adultes uniquement. Ce choix a été fait en fonction des différences de taille de la glande. Jusqu'à présent, il n'existait aucun rapport sur les variations intraspécifiques du système glandulaire chez les ouvrières de *Atta sexdens*. La question principale, par conséquent, fut de vérifier si le développement des glandes pro- et postpharyngiennes était lié à cette variation de taille parmi les individus.

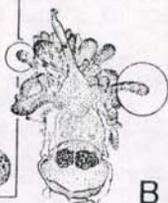
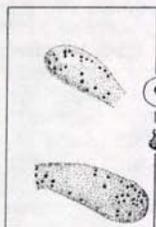
Fig. 1 : Représentation de nos observations sur la morphologie globale des glandes pro- et postpharyngiennes des ouvrières de taille différente. La largeur correspondante des têtes : 0,7 mm (A), 1,0 mm (B), 1,6 mm (C), 2,5 mm (D), 2,8 mm (E), 3,4 mm (F) et 4,3 mm (G et H). Echelle = 0,5 mm.

Fig. 1 : Survey of our morphological observations of the pro- and postpharyngeal glands in workers of different size. Corresponding head widths are : 0.7 mm (A), 1.0 mm (B), 1.6 mm (C), 2.5 mm (D), 2.8 mm (E), 3.4 mm (F), and 4.3 mm (G and H). Scale bar 0.5 mm.

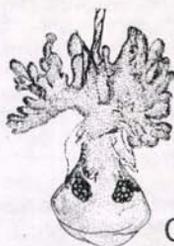
1



A



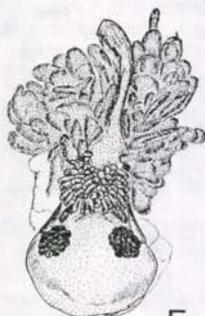
B



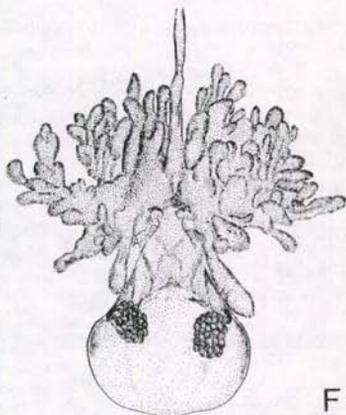
C



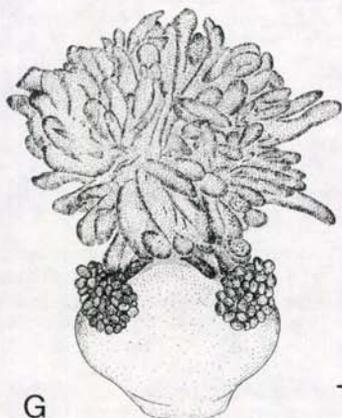
D



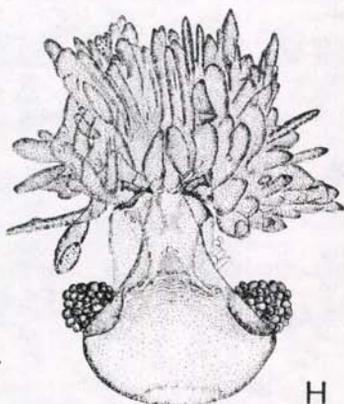
E



F



G



H

Histologie de la glande propharyngienne

Dans les fourmis du genre *Atta*, les glandes propharyngiennes n'atteignent pas un développement exceptionnel. Pourtant la présence de deux groupes de cellules, attachées de chaque côté du pharynx est assez claire. En effet, la glande est constituée de deux catégories de cellules, les cellules sécrétrices, accolées les unes aux autres, et les cellules à conduit, caractérisées par une longueur assez grande (Fig. 2). Afin de permettre le transit de la sécrétion dans le pharynx, il existe une structure cuticulaire et sclérotisée, l'atrium. En comparant le nombre de cellules glandulaires, la taille des cellules sécrétrices et la taille du noyau des cellules sécrétrices, on a constaté qu'il existe une certaine isométrie qui se traduit, au niveau cellulaire, par une augmentation du nombre et un agrandissement de la taille des cellules glandulaires composant les glandes (Fig. 1 et Tableau 1).

Ultrastructure de la glande propharyngienne

L'organisation cellulaire correspond au troisième type morphologique selon Noiro et Quenedey (1974). Chaque cellule à conduit est en contact avec une cellule sécrétrice correspondante. Chez les individus examinés, on observe des inclusions arrondies avec une structure lamellée, les inclusions myéloïdes (Fig. 4) et un diamètre moyen de 2 μm , et un ergastoplasme abondant. On peut également observer un appareil terminal assez net. Le long de l'espace extracellulaire, la membrane plasmique présente des différenciations sous forme de microvillosités, souvent accompagnées de vésicules denses aux électrons (Fig. 3). Le noyau, de grande taille et de forme extrêmement irrégulière, est localisé de façon un peu excentrée (Fig. 2 et 4). Des corps de Golgi et des mitochondries sont relativement nombreux.

Histologie de la glande postpharyngienne

Cette glande se trouve dorsalement au pharynx et comprend des tubes allongés, caractérisés surtout par leurs belles dimensions et leur aspect arrondi quand remplis de sécrétion. Normalement, cette sécrétion est de couleur jaunâtre. La partie glandulaire se montre en forme d'un gant et est de consistance molle. Les deux groupes d'évaginations attachés de part et d'autre du pharynx ne sont pas du tout symétriques. En comparant la hauteur épithéliale, le nombre d'évaginations digitiformes et la taille des filaments sécréteurs, on a trouvé de nouveau un exemple d'isométrie (Fig. 1 et Tableau 1).

La glande postpharyngienne de la reine de *Atta sexdens rubropilosa* - en ce qui concerne le nombre d'évaginations digitiformes - est beaucoup plus développée (Tableau 1).

Ultrastructure de la glande postpharyngienne

L'organisation ultrastructurale de la glande correspond au premier type morphologique selon Noiro et Quenedey (1974). La cuticule, qui revêt les cellules glandulaires du côté de la lumière, est clairement visible. On a observé très peu d'inclusions dans les cellules. Pourtant la présence d'un noyau arrondi, de grande taille (6 μm), est assez claire (Fig. 5).

□ Glande propharyngienne	A. s. s.					A. s. r.
	minima	minor	medium	major	soldat	reine
nombre de cellules glandulaires	8 à 10	10 à 15	20	30 à 40	50	< 70
taille des cellules sécrétrices (µm)	24 x 55	30 x 50	30 x 50	40 x 70	50 x 70	70 x 130
taille du noyau des cellules sécrétrices (µm)	7 x 18	7 x 20	10 x 20	14 x 20	14 x 20	20 x 30
□ Glande postpharyngienne						
hauteur épithéliale (µm)	< 13	< 15	15	18	40	2 à 15
diamètre du noyau des cellules sécrétrices (µm)	5	5	4	6	6	6
nombre d'évaginations digitiformes	10	< 15	20	20 à 30	30 à 40	100 à 200
taille des filaments sécréteurs	< 40	< 45	10 à 80	30	< 100	< 130

Tableau 1 : Le développement isométrique des glandes pharyngiennes se manifeste par l'évolution du nombre de cellules glandulaires composant les glandes, ainsi que par leur taille.

Table 1 : The isometric development of the pharyngeal glands, as reflected by an increase of both the number and size of the secretory cells.

DISCUSSION

Les glandes propharyngiennes constituées de cellules sécrétrices à canalicule et la glande postpharyngienne constituée de cellules correspondant au premier type morphologique selon Noirot et Quennedey (1974) ont une structure générale très fréquente parmi les glandes exocrines d'insectes.

La fonction de la glande propharyngienne chez les fourmis en général, et les Attines en particulier, n'a pas encore été élucidée. L'occurrence d'un ergastoplasme dans le cytoplasme avait été observé par Billen et Peusens (1984) chez des espèces formicines, ce qui correspond à nos observations. L'ergastoplasme est énormément développé chez la reine de *Atta sexdens rubropilosa*. La taille de l'atrium est très variable chez les ouvrières de taille différente, ce qui est en rapport avec le nombre de cellules à conduire. Delage-Darchen (1976) a étudié les glandes postpharyngiennes des fourmis. Des substances de nature lipidique ou des stéroïdes joueraient un rôle dans le métabolisme de la glande. Peregrine *et al.* (1972) ont suggéré un rôle nutritif et social pour la glande postpharyngienne chez les fourmis du genre *Atta*. Wilson

(1980) indiquait que le développement relatif est le plus prononcé chez les ouvrières minima, ce qui correspond à nos observations. Certains auteurs ont examiné la morphologie de la glande d'une façon comparative : Phillips et Vinson (1980) chez *Solenopsis invicta*, Forbes et McFarlane (1961) chez *Camponotus pennsylvanicus* et Gama (1985) chez *Camponotus rufipes*. Ces auteurs ont observé le plus grand développement relatif de la glande chez la reine, une situation complètement différente de celle d'*Atta sexdens*. Ce qui est remarquable sur le plan ultrastructural, c'est vraisemblablement l'absence de microvillosités du côté de la lumière de cette glande, ce qui ne signifie pas une absence totale de digitations. Plusieurs auteurs avaient rencontré des microvillosités en étudiant la glande postpharyngienne chez quelques espèces (Delage-Darchen, 1976) et *Solenopsis invicta* (Billen, 1990).

En guise de conclusion on pourrait donc dire que notre étude histologique et ultrastructurale a apporté des indications intéressantes en ce qui concerne les structures cellulaires et l'état de développement chez les individus de taille différente d'une seule espèce. Cependant le fonctionnement des deux glandes chez *Atta* reste encore à élucider.

Fig. 2 : Section longitudinale de la glande propharyngienne d'une reine (*Atta sexdens rubropilosa*). Echelle = 100 μm . Abréviations : atr = atrium ; cc = cellule à canalicule (cellule à conduit) ; cs = cellule sécrétrice.

Fig. 3 : Section longitudinale d'un appareil terminal (at) et son canalicule récepteur (ca). Le long de l'espace extracellulaire la membrane plasmique présente des différenciations sous forme de microvillosités (mv). Echelle = 5 μm .

Fig. 4 : Partie de l'ergastoplasme (RER) d'une cellule sécrétrice. Im = inclusion myéloïde ; N = noyau. Echelle = 1 μm .

Fig. 5 : Épithélium de la glande postpharyngienne chez la reine (*A. s. rubropilosa*). Echelle = 1 μm . Ct = limitation cuticulaire des cellules épithéliales ; N = noyau. La flèche indique des lignes sinueuses correspondant aux parois intercellulaires.

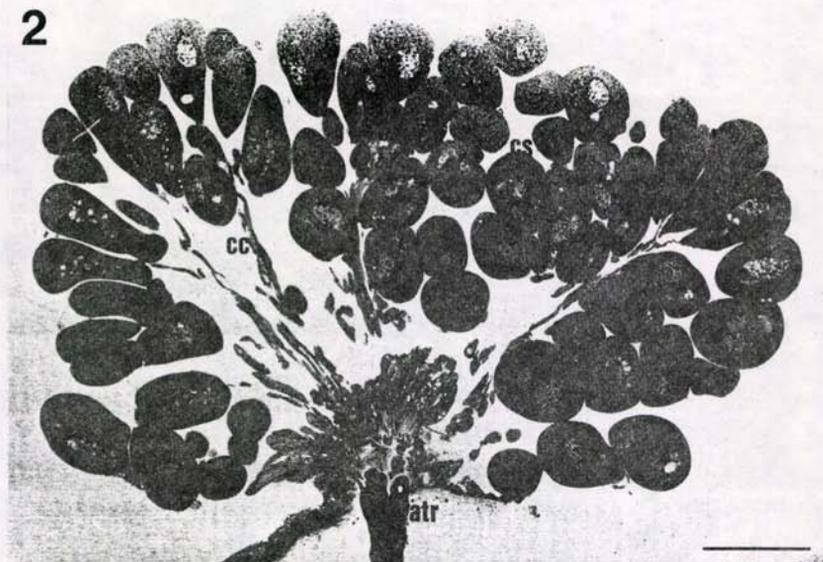
Fig. 2 : Longitudinal section through the propharyngeal gland of an *Atta sexdens rubropilosa* queen. atr = atrium; cc = duct cell; cs = secretory cell. Scale bar 100 μm .

Fig. 3 : Longitudinal section through and end apparatus (at) and its collecting duct (ca) in the propharyngeal gland. An elaborated microvillar area (mv) borders the extracellular space. Scale bar 5 μm .

Fig. 4 : Detail of granular endoplasmic reticulum (RER) in propharyngeal gland secretory cell. Im = multilamellar body; N = nucleus. Scale bar 1 μm .

Fig. 5 : Epithelium of the postpharyngeal gland in a queen of *Atta sexdens rubropilosa* (scale bar 1 μm). Ct = cuticular lining of the secretory cells; N = nucleus; arrow indicates curved lines corresponding with lateral cell membranes.

2



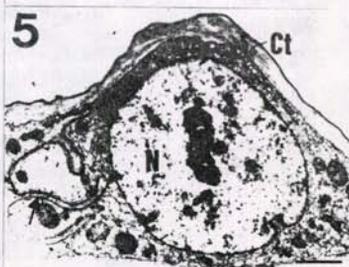
3



4



5



REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Dr. M. Bazire et Dr. T. Della Lucia pour leur aide lors de la collection des nids, et Mme M. Smet pour la préparation des sections pour microscopie ultrastructurale, et Dr. C. Errard pour la discussion du manuscrit.

Nous remercions le I.W.O.N.L. belge pour leur support financier à la réalisation de cette recherche.

REFERENCES

- BILLEN, J. 1990. A survey of the glandular system of fire ants. In : *Applied Myrmecology : A World Perspective* (R.K. Vander Meer, K. Jaffe and A. Cedeno, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, p. 85-94.
- BILLEN, J. et PEUSENS, G. 1984. Ultrastructure de la glande propharyngienne chez les fourmis formicines (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insectes Soc.*, 1 : 121-129.
- BORGMEIER, T. 1950. Estudos sobre *Atta* (Hym., Formicidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.*, 48 : 239-292.
- BORGMEIER, T. 1959. Revision der Gattung *Atta* Fabr. (Hym., Formicidae). *Stud. Entomol. (N.S.)*, 2 : 321-390.
- BUGNION, E. 1930. Les pièces buccales, le sac infrabuccal et le pharynx des fourmis. *Bull. Soc. Roy. Ent. d'Egypte*, 14 : 85-210.
- CHERRETT, J.M. 1982. The economic importance of leaf-cutting ants. In : *The Biology of Social Insects* (M.D. Breed, C.D. Michener and H.E. Evans, Eds.), Westview Press, Boulder, Colorado, p. 114-118.
- CHERRETT, J.M. 1986. The biology, pest status and control of leaf-cutting ants. *Agricultural Zoology Reviews*, 1 : 1-37.
- DELAGE-DARCHEN, B. 1976. Les glandes post-pharyngiennes des fourmis. Connaissances actuelles sur leur structure, leur fonctionnement, leur rôle. *Ann. Biol.*, 15 : 63-76.
- FORBES, J. et McFARLANE, A.M. 1961. The comparative anatomy of digestive glands in the female castes and the male of *Camponotus pennsylvanicus* Degeer (Formicidae, Hymenoptera). *J. N.Y. Entomol. Soc.*, 69 : 92-103.
- GAMA, V. 1985. O sistema salivar de *Camponotus (Myrmothrix) rufipes* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Formicidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 45 : 317-359.
- NOIROT, C. et QUENNEDEY, A. 1974. Fine structure of insect epidermal glands. *Ann. Rev. Entomol.*, 19 : 61-80.
- PEREGRINE, D.J., PERCY, H.C. et CHERRETT, J.M. 1972. Intake and possible transfer of lipid by the post-pharyngeal glands of *Atta cephalotes* L. *Ent. exp. & appl.*, 15 : 248-258.
- PHILLIPS, S.A. et VINSON, S.B. 1980. Comparative morphology of glands associated with the head among castes of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 15 : 215-226.
- WEBER, N.A. 1982. Fungus ants. In : *Social Insects*, Vol. IV (H.R. Hermann, Ed.), Academic Press, New York, p. 255-363.
- WILSON, E.O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera : Formicidae : *Atta*). I. The overall pattern in *A. sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7 : 143-156.