

CYTOLOGIE UNTRASTRUCTURALE ET PHYLOGENIE DES TERMITES

Ch. Noirot, Laboratoire de Zoologie, Université de Dijon, France.

Les Isoptères constituent un Ordre d'Insectes très homogène. Pour comprendre les rapports phylogénétiques et reconstituer l'évolution du groupe, l'étude de l'anatomie interne, et notamment du tube digestif, apporte de précieux renseignements (Grassé et Noirot, 1954, Noirot et Noirot-Timothee, 1969), et c'est surtout en se basant sur ces caractères que Sands (1972) a pu récemment proposer une nouvelle classification des Termites supérieurs (Termitidae) qui paraît très satisfaisante.

Le but de cet exposé est de voir si, à l'échelle microscopique et submicroscopique, on peut trouver également une corrélation entre structure et phylogénie et si, des études ultrastructurales comparatives peuvent, elles aussi, contribuer à la connaissance de l'évolution des Isoptères. Nous étudierons successivement l'ultrastructure de rectum (d'après les observations en grandes parties inédites de C. Noirot-Timothee et Ch. Noirot) et celle des glandes sternales (d'après les recherches récentes de A. Quenedey).

I - Le rectum.

Cette partie terminale de l'intestin postérieur, si importante pour la régulation hydrominérale, comporte six épaissements allongés ou papilles rectales, séparés par un épithélium aplati, peu différencié. L'organisation générale des papilles paraît très constante chez les Termites. Elle est, dans ses grandes lignes, identique à celle qu'on observe chez les Blattes d'après la description de Oschman et Wall (1969), sur Periplaneta americana, complétée par nos observations non publiées sur cette même espèce et sur Blaberus craniifer. Chaque papille est formée de 2 couches de cellules: cellules principales, de grande taille, situées sous la cuticule, et cellules basales (1) beaucoup plus aplaties. Les papilles sont bordées de quelques rangées de cellules très allongées sécrétant une cuticule sclérifiée qui forme, autour de la papille, un "cadre" relativement rigide. Les cellules principales montrent, au pôle apical (sous la cuticule), de nombreuses et profondes invaginations de la membrane plasmique entre lesquelles se placent des mitochondries allongées; dans ces invaginations, la membrane plasmique est tapissée, du côté cytoplasmique, de particules de 150Å. Les faces latérales sont également très différenciées: l'espace intercellulaire, de topographie très complexe, présente des régions dilatables, où pénètrent des trachéoles, et des zones où les membranes adjacentes, unies par de fins trabécules, sont séparées

(1) Oschman et Wall (1969), étudiant Periplaneta americana, ne mentionnent pas l'existence des cellules basales. D'après nos observations, sur la même espèce et sur Blaberus craniifer, ces cellules sont toujours présentes; elles sont d'ailleurs visibles sur la fig. 11 de Oschman et Wall.

par un espace constant de 200Å; à ces régions, des mitochondries sont étroitement associées ("associations mitochondries-zones d'adhésion"; Noiroot-Timothee et Noiroot, 1967; "plasmalemma mitochondrial complex", Oschman et Wall 1969; "jonctions scalariformes", Fain-Maurel et Cassier 1972). Les cellules basales, beaucoup moins différenciées, montrent des signes très nets de pinocytose. Des fibres d'allure neurosécrétoire sont observées dans le conjonctif situé entre l'épithélium des papilles et la couche musculaire.

La complexité structurale de ces papilles rectales est évidemment en rapport avec la réabsorption rectale, et notamment la conservation de l'eau et la régulation hydrominérale. Mais les mécanismes physiologiques restent sujets à discussion: on ne connaît pas le rôle respectif des différenciations apicales et latérales, et les cellules basales ont été jusqu'ici ignorées, si bien que les modèles proposés sont à revoir.

Chez les Termites, si la structure générale (et en particulier les 2 couches de cellules) est toujours conservée (Noiroot-Timothee et Noiroot, 1969) on observe d'assez considérables variations de détail, qu'on peut mettre en rapport avec le mode de vie d'une part, la position systématique d'autre part.

Les Kalotermitidae montrent la structure la plus proche de celle observée chez les Blattes, et la différenciation est maximum chez Cryptotermes. Il paraît clair que ces termites, vivant dans le bois sec ("dry-wood Termites"), ont utilisé le système efficace de conservation de l'eau, réalisé chez les Blattes, dans leur adaptation à un habitat pauvre en eau. D'autres Termites primitifs montrent des papilles un peu moins différenciées (cellules principales moins hautes, différenciations latérales moins importantes), mais vivent dans du bois humide, comme Zootermopsis ("damp-wood Termites"), ou vont s'approvisionner en eau dans le sol, comme le très primitif Mastotermes d'Australie.

Les Rhinotermitidae, qui réalisent un degré d'évolution plus avancé, présentent des papilles rectales beaucoup moins développées. Si la différenciation apicale est toujours du même type, les différenciations latérales des cellules principales sont nettement plus réduites, et notamment les associations de mitochondries avec les canaux intercellulaires étroits; l'espèce désertique Psammotermes hybostoma possède des papilles plus importantes que Schedorhinotermes vivant en région beaucoup plus humide, mais la différenciation est beaucoup moins marquée que chez les formes primitives.

Chez les Termites supérieurs (Termitidae), la régression des papilles rectales s'accroît encore, surtout en ce qui concerne les différenciations latérales. Même chez Trinervitermes geminatus, récolté dans les steppes du nord du Sénégal, les papilles ont au maximum 20 µ de hauteur; la régression est maximum chez les espèces de la zone tropicale humide (Cephalotermes rectangularis, Pericapritermes urgens).

Au total, les papilles rectales, tout en gardant la même

organisation, paraissent avoir subi une évolution surtout régressive; ce fait peut être mis en parallèle avec l'évolution du comportement fouisseur, permettant aux espèces évoluées d'aller chercher l'eau dans le sol, souvent à grande profondeur. L'étude d'espèces plus nombreuses permettra sans doute d'aller plus loin, et peut être de dégager des caractères propres à un phylum déterminé: ainsi les fibres d'allure neurosécrétrice n'ont été observées jusqu'ici que chez les Termites inférieurs, mais manquent chez les Termitidae étudiés. Les mitochondries associées aux membranes latérales sont placées en alternance dans les cellules adjacentes chez les Termites inférieurs (comme chez les Blattes), mais face-à-face chez les Termites supérieurs (Noirot-Timothee et Noirot, 1967); mais des observations plus nombreuses sont nécessaires pour établir définitivement ces conclusions.

II - Les glandes sternales.

Ces glandes, qui produisent des phéromones de piste, mais aussi sans doute d'autres phéromones (cf. Stuart 1969, Pasteels 1972), ont subi une évolution beaucoup plus considérable. Nous avons montré (Noirot et Noirot-Timothee, 1965) que des trois glandes que possède Mastotermes, respectivement sur les 3^o, 4^o et 5^o sternites abdominaux, seule subsistait la glande du 4^o sternite chez les Hodotermitidae et les Termopsidae (2) et celle du 5^o sternite chez les Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Termitidae. Après les premières études ultrastructurales de Noirot et Noirot-Timothee (1965) et de Stuart et Satir (1968), A. Quennedey a entrepris l'étude comparative de ces glandes, une partie des résultats seulement étant déjà publiés (Quennedey, 1969, 1971a et b, 1972).

Chez Mastotermes, les trois glandes sternales apparaissent comme de simples épaissements de l'épiderme; on n'observe qu'un seul type de cellules, hautes et étroites, dont de pôle apical est différencié en une bordure en brosse faite, de microvilli réguliers (cellules glandulaires de classe 1, Noirot et Quennedey, 1974); la cuticule est percée de pores très fins, mais à cela près n'est pas très différente de la cuticule banale. Quelques sensilles campaniformes sont présents dans chaque glande. Des fibres nerveuses d'allure neurosécrétrice se terminent à la base des cellules glandulaires: il y a donc déjà réunis les éléments pour un contrôle efferent et afferent de la sécrétion.

Chez les Kalotermitidae (Kalotermes et Cryptotermes), la glande sternale possède, en plus des éléments précédents, de grosses cellules d'allure glandulaires, mais sans contact avec la cuticule; disposées entre les hautes cellules épithéliales à bordure en brosse.

(2) Pasteels (1972) a montré que la glande sternale de Zootermopsis est bien située sur le 4^o sternite abdominal.

Ces cellules glandulaires doivent faire transiter leur sécrétion à travers les cellules épithéliales (cellules glandulaires de classe II, Noirot et Quennedey, 1974).

Les sensilles campaniformes sont présents, une innervation efferente de type neurosécréteur a été observée (Quennedey 1969, 1971a).

Chez Zootermopsis (Termopsidae), les travaux de Satir et Stuart (1968) montraient une organisation analogue, avec en plus des cellules basales de signification incertaine, mais les travaux récents de Quennedey montrent que les grosses cellules glandulaires ont en réalité un canalicule évacuateur (cellule glandulaire de classe III, Noirot et Quennedey 1974). L'innervation de type neurosécréteur est encore présente.

Nous n'avons aucune étude ultrastructurale portant sur les Hodotermitidae, mais des observations histologiques semblent indiquer, chez Anacanthotermes ochraceus, une structure très particulière (Noirot, 1969).

Les Rhinotermitidae présentent le maximum de complexité car on y trouve quatre types distincts de cellules glandulaires (dont 2 types de cellules de classe III à canalicule); la structure paraît très constante dans les différentes sous familles (Heterotermitinae: Reticulitermes, Psammotermitinae: Psammotermes, Rhinotermitinae: Schedorhinotermes). Les sensilles campaniformes sont très nombreux, mais l'innervation neurosécrétrice semble manquer (Quennedey 1971b et observations inédites).

Les Termites supérieurs (Termitidae) présentent, par rapport aux Rhinotermitidae, une tendance plus ou moins marquée à la simplification. En général, il existe 3 types de cellules glandulaires, dont 1 type à canalicule; ce dernier peut disparaître chez des formes très évoluées comme Trinervitermes (Quennedey, 1972); on revient alors à une organisation proche de celle des Kalotermes, mais sans fibres neuro-sécrétrices.

L'évolution structurale des glandes sternales a donc d'abord été progressive et montre ensuite une tendance à simplifications secondaires chez les Termites supérieurs. Malgré le petit nombre d'espèces étudiées, il existe une corrélation très nette entre la position systématique et la structure des glandes sternales, particulièrement nette dans la famille des Rhinotermitidae, où l'organisation, très complexe, est remarquablement constante chez les représentants des trois sous-familles étudiées (Quennedey 1971b, Noirot et Quennedey, 1974). Cette complexité des glandes sternales, ainsi que leurs variations, permettent de supposer pour ces glandes des fonctions plus complexes et plus variables que ce qui est généralement admis.

REFERENCES

- FAIN-MAUREL, M.A., CASSIER, P. (1972). J. Ultrastructure Res. 39: 222-238.
- GRASSE, P.P. et NOIROT, Ch. (1954). Ann. Sc. Nat. (Zool.) (11) 16: 345-388.
- NOIROT, Ch. (1969). Biology of Termites K. Krishna et F. Weesner edit., vol. 1: 89-123. Academic Press.
- NOIROT, Ch. et NOIROT-TIMOTHEE, C. (1965). Insectes Soc. 12: 265-272.
- NOIROT, Ch. et NOIROT-TIMOTHEE, C. (1969). Biology of Termites 1: 49-88. K. Krishna et F. Weesner edit., Academic Press, New York and London.
- NOIROT, Ch. et QUENNEDEY, A. (1974). A. Rev. Ent. 19: (sous presse).
- NOIROT -TIMOTHEE, C. et NOIROT, Ch. (1967). J. Microscopie 6: 87-90.
- OSCHMAN, J.L. et B.J. WALL (1969). J. Morph., 127: 475-510.
- PASTEELS, J.M. (1972). Experientia 28: 105-106.
- QUENNEDEY, A. (1969). J. Insect Physiol., 15: 1807-1814.
- QUENNEDEY, A. (1971a). Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 121: 27-47.
- QUENNEDEY, A. (1971b). C.R. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris 273: 376-379.
- QUENNEDEY, A. (1972). Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 130: 205-218.
- SANDS, W.A. (1972). Bull. British Mus. (Nat. Hist.) Entomol. Suppl. 18: 244p.
- STUART, A.M. (1969). Biology of Termites 1: 193-232. K. Krishna et F. Weesner edit. Academic Press.
- STUART, A.M. et SATIR, P. (1968). J. Cell. Biol. 36: 527-549.