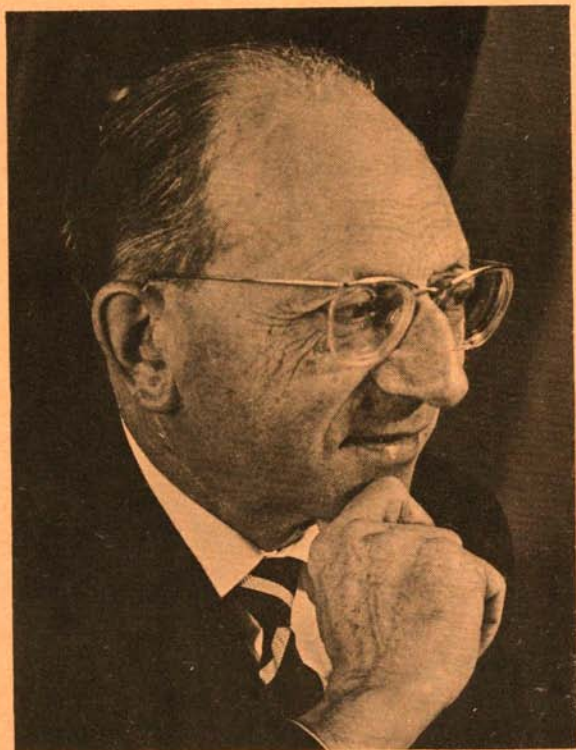


ACTES DES COLLOQUES INSECTES SOCIAUX

Edités par l'Union Internationale pour l'Etude des Insectes Sociaux
Section française

VOL.3 -COMPTE RENDU COLLOQUE ANNUEL ,

VAISON LA ROMAINE 12-14 Sept. 1985



(photo A.DEVEZ)

Pierre-Paul GRASSÉ

ETUDE MORPHOLOGIQUE DES GLANDES TARSALES
CHEZ LA GUÊPE *POLISTES ANNULARIS* (L.)
(Vespidae, Polistinae)

par

Johan BILLEN

*Limburgs Universitair Centrum, SBM,
B-3610 Diepenbeek (Belgique)*

et

*Zoölogisch Instituut K.U. Leuven,
Naamsestraat 59,
B-3000 Leuven (Belgique)*

Résumé : Une glande tarsale se trouve dans le dernier article tarsal de chaque des 6 pattes chez tous les individus de *Polistes annularis* examinés. L'épithélium glandulaire est formé d'une invagination de l'épithélium épidermique vers l'intérieur du basitarse. Le réservoir de la glande se poursuit dans l'arolium, qui est une structure entièrement cuticulaire. Cette glande sécrète probablement des substances permettant l'adhérence sur des substrats lisses. L'ultrastructure révèle des cellules denses aux électrons avec de nombreuses mitochondries, et un ergastoplasme assez bien développé dans la région basale et périnucléaire. La membrane plasmique apicale montre de nombreuses microvillosités. La cuticule s'est probablement séparée par délamination, la partie endocuticulaire couvrant l'épithélium de la glande, la partie épicuticulaire formant un sac cuticulaire ventral en relation avec l'articulation entre le tarse et l'arolium.

Mots-clés : *morphologie, ultrastructure, glande tarsale, Polistes annularis, organe adhésif.*

Summary : Morphology of the tarsal glands in the Wasp, *Polistes annularis* (L.) (Vespidae, Polistinae)

Tarsal glands are found in the last tarsal segment of all 6 legs in the wasp *Polistes annularis*. Each gland consists of a large sac lined with an epithelium of secretory cells. The glandular epithelium is to be considered as an infolded extension of the epidermis. Its reservoir is continuous with the lumen of the arolium, which itself is an entirely cuticular structure. Therefore, the tarsal glands most probably are the source of substances secreted to enhance successful adhesion to smooth surfaces. Thousands of tenent hairs covering the arolium are believed to contribute in providing the adhesive forces involved.

(*) : chargé de recherches du F.N.R.S. (Belgique)

Ultrastructurally, the electron-dense secretory cells contain many small mitochondria along with a fairly well developed rough endoplasmic reticulum. The apical cell membrane is modified into a distinct microvillar border. Cuticular delamination probably occurs during the pupal stage and results in the endocuticular layers only to cover the glandular epithelium. The epicuticular layers constitute the cuticular sac which is associated with the ventral articulation slit between the last tarsal segment and the arolium.

Key-words : *morphology, ultrastructure, tarsal gland, Polistes annularis, adhesive organ.*

INTRODUCTION

Les glandes exocrines des insectes sociaux jouent un rôle primordial dans la communication par la production des phéromones. Conformément à leur fonction dans la digestion tant individuelle que sociale ("primer pheromones"), ou dans la production des phéromones d'alarme ou de piste, on retrouve ces glandes surtout dans la tête et dans l'abdomen. Des glandes thoraciques sont beaucoup plus rares : la glande métapleurale est une particularité existant seulement chez les fourmis, tandis que la glande labiale ou salivaire, malgré sa position dans le prothorax, sensu stricto doit être considérée comme une glande céphalique.

Les structures glandulaires dans les pattes chez les insectes sociaux ont été peu étudiées jusqu'à présent. Parmi les fourmis, des glandes tibiales n'ont été signalées que chez des espèces du genre *Crematogaster* (PASTEELS *et al.*, 1970; BILLEN, 1984). Parmi les abeilles, des glandes tarsales ont été décrites par ARNHART (1923) chez *Apis mellifera* et par CRUZ LANDIM & STAURENGO (1965) chez les abeilles méliponines. Des travaux très récentes par LENSKY *et al.* (1984, 1985), parus au cours de la rédaction de la présente contribution, nous renseignent sur la biologie et l'ultrastructure des glandes tarsales de l'abeille mellifère. Parmi les guêpes, nos recherches ont révélé indépendamment l'existence de glandes tarsales, dont nous présentons ici la morphologie chez *Polistes annularis* (L.).

MATERIEL ET METHODES

La reine et les ouvrières examinées proviennent d'un petit nid de *Polistes annularis* récolté tout près du campus de l'université de Georgia à Athens (U.S.A.). Les guêpes ont été tuées par submersion instantanée dans l'azote liquide. Les tarsi des 6 pattes ont été fixés dans le glutaraldéhyde à 2% dans du tampon cacodylate 0.15 M à pH 7,4 pendant 4 heures à 4°C. Une post-fixation (1 heure à 4°C) suit, dans le tétroxyde d'osmium à 2% dans le même tampon. Les coupes incluses dans l'araldite sont

contrastées à l'acétate d'uranyle puis au citrate de plomb, et examinées à l'aide d'un microscope électronique Philips EM 400. Les dessins présentés ici sont basés sur des sections semi-fines colorées au bleu de méthylène.

RESULTATS

1. morphologie générale de la glande tarsale

Chez toutes les guêpes examinées, aussi bien chez la reine que chez les ouvrières, les glandes tarsales se trouvent dans le dernier article tarsal des 3 paires de pattes, sans aucune différence de taille ou de développement entre ces 3 localisations. Des sections semi-fines du dernier article du tarse montrent la glande assez étendue, comme un grand sac dont la paroi épaisse correspond à l'épithélium glandulaire. Une couche cuticulaire constitue le revêtement apical de l'épithélium. Dans la région la plus distale, qui s'étend le plus loin du côté dorsal, l'épithélium se recourbe et rejoint l'épithélium épidermique (Fig. 1). L'aspect de la glande en coupes transversales par conséquent peut varier considérablement selon le niveau de la section : circulaire dans la région proximale du

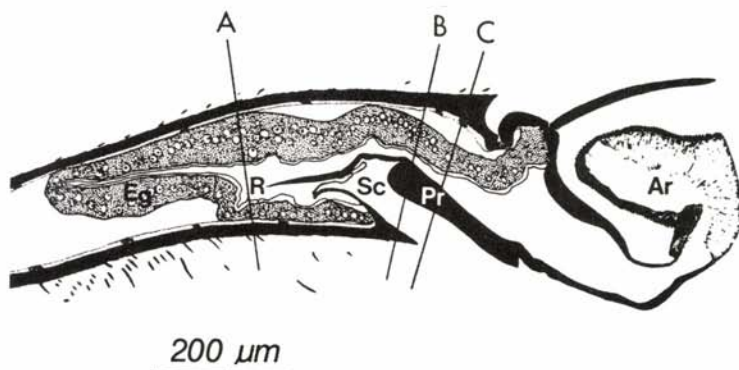


Fig. 1. Section longitudinale du dernier article tarsal chez l'ouvrière de *Polistes annularis* dessinée d'après une coupe semi-fine (patte médiane). Ar = arolium ; Eg = épithélium glandulaire ; Pr = plaque retractrice de l'arolium ; R = réservoir ; Sc = sac cuticulaire. A, B et C indiquent le niveau des sections transversales des figures 2 et 3.

tarse (Fig. 2A), ou seulement avec l'épithélium glandulaire du côté dorsal dans la région distale (Fig. 2B et 3). Dans cette dernière région, la partie ventrale du tarse est occupée par la large plaque retractrice de l'arolium sous laquelle se trouve d'ailleurs le sac cuticulaire associé avec l'articulation ventrale entre le dernier article du tarse et l'arolium (Fig. 1).

La continuité entre l'épithélium de la glande tarsale et l'épithélium épidermique décrite ci-dessus fait de l'arolium une structure exceptionnelle, vu qu'elle est entièrement cuticulaire et dépourvue de cellules épidermiques (confirmé par microscopie électronique à transmission). La lumière de la glande se prolonge dans l'intérieur de l'arolium (Fig. 1). De cette manière, il apparaît que la glande tarsale n'a pas de contact direct avec le milieu extérieur : d'une part, il n'existe pas de micropores dans l'arolium, d'autre part il y a la barrière cuticulaire continue entre la plaque retractrice de l'arolium et la partie distale et ventrale du tarse.

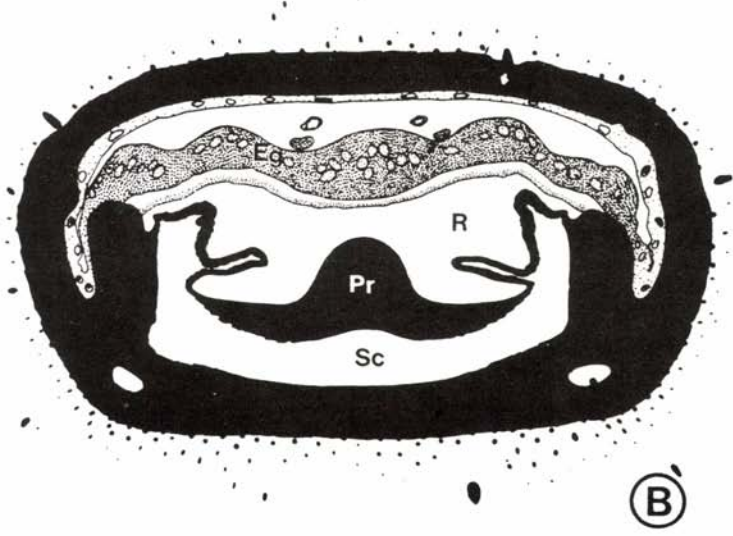
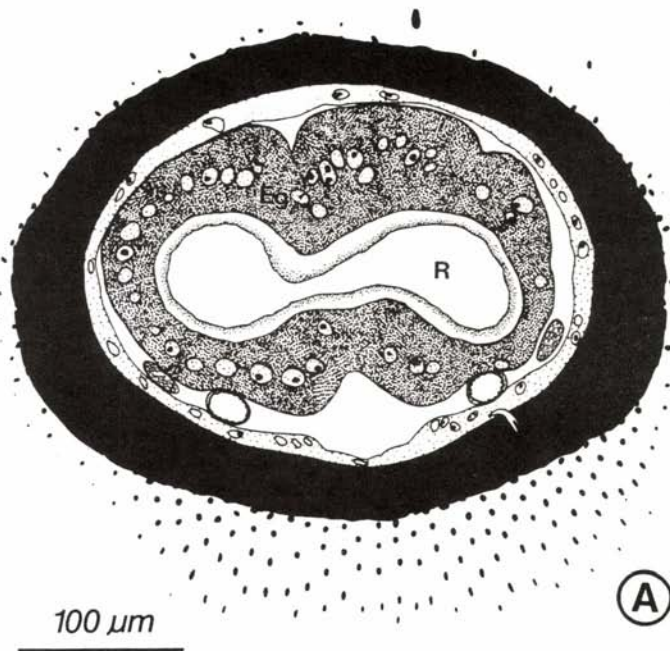
2. ultrastructure de l'épithélium glandulaire

L'épithélium de la glande tarsale est composé de cellules cylindriques d'environ 40 μm de hauteur. Leur cytoplasme est dense aux électrons. Les noyaux arrondis ou allongés, d'un diamètre moyen de 7,5 μm , sont situés un peu au dessous du centre des cellules (Fig. 4). Ils contiennent souvent des nucléoles très nets. Les cellules se caractérisent par la présence de nombreuses mitochondries de petite taille et arrondies ainsi que par de très nombreuses petites vésicules peu denses aux électrons, qu'on rencontre surtout dans la région apicale (Fig. 5). L'ergastoplasme assez bien développé est localisé autour du noyau et dans la région basale de la cellule.

La membrane plasmique apicale se différencie en de nombreuses microvillosités serrées qui se poursuivent le long des plis locaux qui pénètrent dans l'épithélium (Figs. 4, 5). La cuticule couvrant l'épithélium ne contient que des fibrilles endocuticulaires sans délimitation apicale très nette. Dans la partie basale des cellules, la membrane plasmique forme des invaginations assez nombreuses. Dans cette région se trouvent des citernes d'ergastoplasme ainsi que des petites mitochondries (Fig. 6).

Quelques fines trachéoles sont observées sous la membrane basale très mince qui entoure l'épithélium, leur nombre étant pourtant très limité. Des fibres musculaires n'ont jamais été décelées dans cette partie des tarse.

Fig. 2. (+) Sections transversales à travers la glande tarsale aux niveaux indiqués (pattes postérieures de l'ouvrière). Abréviations, voir fig. 1.



DISCUSSION

La présence de glandes tarsales et leur rôle dans la production des substances adhésives ont été étudiées particulièrement chez les Diptères (HASENFUSS, 1977; STORK, 1983; WALKER *et al.*, 1985). L'organe adhésif chez ces insectes se compose essentiellement de milliers de soies microscopiques qui se trouvent sur les deux pulvilles, et dans lesquelles sont sécrétées les substances lipidiques produites par la glande tarsale.

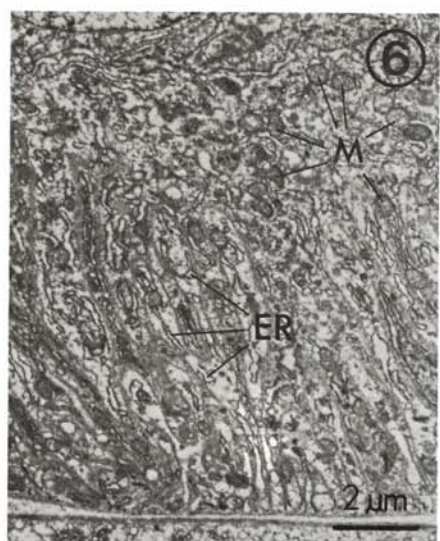
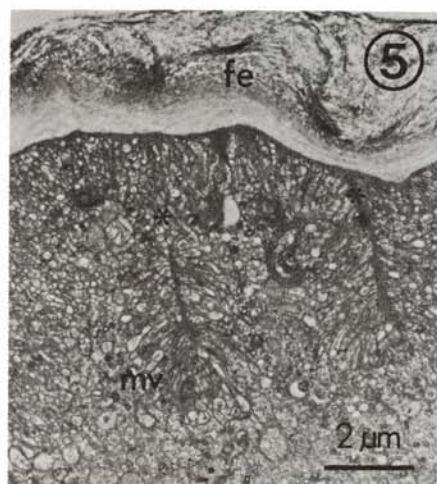
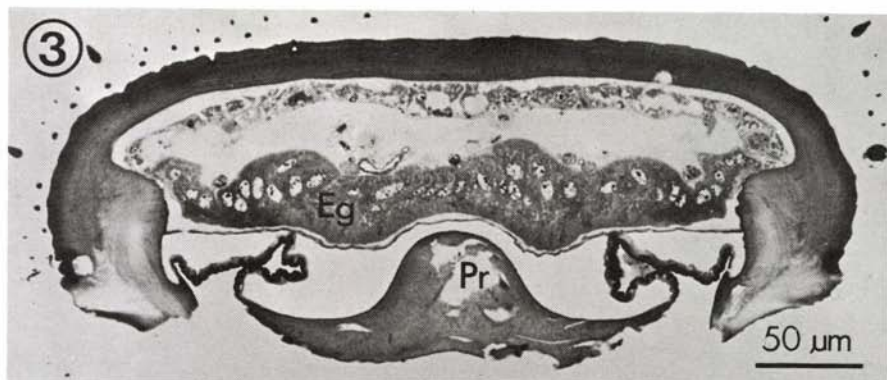
Parmi le Hyménoptères, et jusqu'à présent, des glandes tarsales ont été signalées seulement chez les Apidae (ARNHART, 1923; CRUZ LANDIM & STAURENGO, 1965; LENSKY *et al.*, 1985). Nous les avons trouvées également chez les guêpes sociales (Vespidae) ainsi que solitaires (Sphecidae, Chrysididae, Eumenidae, Mutillidae, Pompilidae). L'organisation morphologique du dernier article tarsal des Hyménoptères ressemble beaucoup à celle des Diptères, l'arolium étant l'homologue des pulvilles. Un rôle des glandes tarsales dans le système adhésif semble d'autant plus évident qu'elles sont présentes dans les 6 pattes tant chez les ouvrières et les reines que chez les mâles. Leur sécrétion chez *Apis mellifera* pourrait indiquer une fonction comme glande cirière (CHAUVIN, 1962). Le dépôt de substances huileuses au cours des déplacements des abeilles a été observé par LENSKY *et al.* (1984). En outre, la sécrétion des glandes tarsales de la reine chez *A. mellifera* révèle un effet inhibitoire synergique avec celui des glandes mandibulaires sur la construction des cupules et des loges royales (LENSKY & SLABEZKI, 1981). Aucun autre rôle dans le comportement social de l'abeille mellifique n'a pu être indiqué (LENSKY *et al.*, 1984).

Fig. 3. Section transversale à travers la région distale d'une patte postérieure de l'ouvrière (niveau C de la fig. 1). Eg = épithélium glandulaire ; Pr = plaque retractrice de l'arolium. (coupe semi-fine) (x 330)

Figs. 4 à 6. Aspects ultrastructuraux de la glande tarsale chez l'ouvrière de *Polistes annularis* :

4. Détail de l'épithélium glandulaire. (x 3.250)
5. Détail de la région apicale avec les microvillosités entourant les plis locaux (*). La cuticule ne contient que des fibres endocuticulaires. (x 7.000)
6. Vue de la région basale montrant les nombreuses mitochondries petites et quelques citernes d'ergastoplasme. (x 6.600)

ER = ergastoplasme ; fe = fibres endocuticulaires ; M = mitochondries ; mv = microvillosités ; N = noyau.



La glande, que nous avons examinée chez *Polistes annularis*, consiste en un sac qui occupe la plus grande partie du dernier article tarsal. Sa paroi est formée par les cellules glandulaires qui ont l'aspect d'un tissu sécréteur : les nombreuses mitochondries, les invaginations basales et les microvillosités apicales suggèrent un transport de substances tandis que le développement de l'ergastoplasme indique que la sécrétion serait au moins partiellement de nature protéique. Les aspects ultrastructuraux en général correspondent aux descriptions de la structure fine des glandes tarsales d'*Apis mellifera* (LENSKY *et al.*, 1985).

Une particularité de ces glandes, tant chez *Apis* que chez *Polistes*, est la composition de la cuticule couvrant l'épithélium glandulaire, qui ne contient que des fibres endocuticulaires. Selon LENSKY *et al.* (1985), l'épicuticule se serait séparée de l'endocuticule par délamination après la mue imaginale, formant ainsi le sac cuticulaire qui s'ouvre par la fente articulaire entre le dernier article tarsal et l'arolium. Une telle délamination en effet peut expliquer cette formation car il n'existe pas de cellules épidermiques associées à ce sac - et à l'arolium en général - comme on aurait pu l'attendre. Chez *Polistes*, pourtant, le sac cuticulaire existe déjà avant la mue imaginale. Une délamination cuticulaire chez *Polistes* se déroulerait donc plus tôt que chez l'abeille.

LENSKY *et al.* (1985) considèrent le sac cuticulaire comme le réservoir de la glande tarsale chez *A. mellifera*. Nous préférons plutôt considérer l'espace très étendu et entouré par l'épithélium glandulaire comme le réservoir, du moins d'un point de vue fonctionnel. Même si la sécrétion quitte la glande par la fente articulaire ventrale, elle a été stockée dans cette espace, qui se continue d'ailleurs dans l'intérieur de l'arolium. En plus, cette disposition est conforme à une fonction comme organe adhésif. La sécrétion glandulaire adhésive serait éliminée à travers les milliers de soies adhésives qui tapissent la surface externe de l'arolium (CRUZ LANDIM & STAURENGO, 1965). Le mécanisme précis de ce processus reste pourtant à découvrir, car il n'existe pas de pores cuticulaires qui permettent une sécrétion directe (LENSKY *et al.*, 1985; WALKER *et al.*, 1985). De plus, les forces qui font passer la sécrétion dans l'arolium - ou dans le sac cuticulaire - sont inconnues car il n'y a pas de fibres musculaires entourant la glande. De cette manière, aussi le dépôt de sécrétion à travers la fente articulaire semble plus au moins incontrôlable à cause de la taille considérable de celle-ci. Une telle sécrétion existe néanmoins chez l'abeille mellifique, où les taux de sécrétion des reines sont 13 fois plus élevés que chez les ouvrières (LENSKY *et al.*, (1984). Le dépôt continu de sécrétion semble conforme à son rôle de marquage chez la reine, qui s'ajouterait à son rôle dans l'adhérence à des surfaces lisses (LENSKY & SLABEZKI, 1981).

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma gratitude à E. Plaum pour l'aide dans la préparation des coupes microscopiques, au Prof. M. Van Poucke et au Dr. G. Delye pour la discussion du manuscrit, et à H. Zurings qui a dactylographié ce texte.

REFERENCES

- ARNHART L., 1923. Das Krallenglied der Honigbiene. *Arch. Bienenk.*, 5, 37-86.
- BILLEN J.P.J., 1984. Morphology of the Tibial Gland in the Ant *Crematogaster scutellaris*. *Naturwissenschaften*, 71, 324-325.
- CHAUVIN R., 1962. Sur l'Epagine ϵ et sur les Glandes Tarsales d'Arnhart. *Ins. Sociaux*, 9, 1-5.
- CRUZ LANDIM C., STAURENGO M.A., 1965. Glande Tarsale des Abeilles sans Aiguillon. *Proc. 5th Intern. Congress IUSSI*, Toulouse, 219-225.
- HASENFUSS I., 1977. Die Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit bei Insekten. *Zoomorphologie*, 87, 51-64.
- LENSKY Y., SLABEZKI Y., 1981. The Inhibiting Effect of the Queen Bee (*Apis mellifera* L.) Foot-print Pheromone on the Construction of Swarming Queen Cups. *J. Insect Physiol.*, 27, 313-323.
- LENSKY Y., CASSIER P., FINKEL A., TEESHBEE A., SCHLESINGER R., DELORME-JOULIE C., LEVINSONN M., 1984. Les Glandes tarsales de l'abeille mellifique (*Apis mellifera* L.) reines, ouvrières et faux-bourçons (Hymenoptera, Apidae). II. Rôle biologique. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris, 6, 167-175.
- LENSKY Y., CASSIER P., FINKEL A., DELORME-JOULIE C., LEVINSONN M., 1985. The fine structure of the tarsal glands of the honeybee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera). *Cell Tissue Res.*, 240, 153-158.
- PASTEELS J.M., CREWE R.M., BLUM M.S., 1970. Etude histologique et examen au microscope électronique à balayage de la glande sécrétant la phéromone de piste chez deux *Crematogaster* nord-américains (Formicidae, Myrmicinae) *C.R. Acad. Sc. Paris*, 271D, 835-838.
- STORK N.E., 1983. How does the housefly hold on to your window ? *Antenna*, 7, 20-23.
- WALKER G., YULE A.B., RATCLIFFE J., 1985. The adhesive organ of the blowfly, *Calliphora vomitoria* : a functional approach (Diptera : Calliphoridae). *J. Zool., Lond.* (A), 205, 297-307.