

## QUELS SONT LES FACTEURS DU POLYMORPHISME DU SEXE FÉMININ CHEZ LES FOURMIS

Prédétermination et épigénèse ont part à l'évolution de l'individu. On peut dire que la première représente l'élément fixe dans l'ontogénèse, la dernière l'élément relativement instable, celui qui est sujet à varier et qui est cause que les individus sont plus ou moins différents entre eux. Ceci soit dit en général, car ces deux facteurs sont si intimement mêlés et coaptés qu'il est très difficile, et souvent impossible, de discerner, parmi les faits de l'ontogénèse, ce qui appartient à l'un ou à l'autre.

Le polymorphisme des insectes sociaux, par exemple, est-il du ressort de la prédétermination ou de l'épigénèse? Le plasma germinale est-il différent dans l'œuf qui donnera naissance à une ouvrière, ou à un soldat, ou à une femelle féconde; ou ces différences, dans les résultats finals de l'évolution des germes, sont-elles dues à l'influence de facteurs étrangers au germe même? C'est là le problème qui doit nous occuper.

\* \* \*

Chez les Guêpes d'Europe, comme l'a prouvé M. Marchal<sup>1</sup>, le facteur principal, sinon exclusif, du dimorphisme est la nutrition. Les premières filles de la mère fondatrice du guêpier sont de petites ouvrières, alimentées à peine suffisamment à l'état de larve par la mère. Plus tard, à mesure que la famille s'accroît, l'approvisionnement devient plus facile, les larves reçoivent une nourriture de plus en plus abondante; les ouvrières puînées sont sensiblement plus grandes et quelques-unes déposent des œufs parthénogénétiques, d'où éclosent des mâles. Enfin les derniers œufs de la fondatrice, déposés à une période où le guêpier est au maximum de sa prospérité, évoluent en femelles, semblables à la fondatrice. Sans doute, la température chaude de l'été a une influence favorable sur la nutrition.

Les femelles des Guêpes n'offrent pas de différences extérieures notables par rapport aux ouvrières, hormis qu'elles sont plus grandes.

La reine des Abeilles, au contraire, diffère des ouvrières par des caractères extérieurs très importants: je rappellerai ici le manque de l'appareil collecteur du pollen des tarsi postérieurs, la langue plus courte, l'aiguillon lisse. Et pourtant il est prouvé par l'expérience

1. P. MARCHAL: La reproduction et l'évolution des Guêpes sociales. *Arch. Zool. exp.*, 3, iv, p. 1-100; 1896.

qu'une larve jeune d'ouvrière peut être portée à évoluer en reine par un simple changement de régime alimentaire.

Je me suis appuyé surtout sur le fait fondamental, que la différence anatomique et physiologique entre la reine et l'ouvrière de l'Abeille ne repose incontestablement que sur un fait de nutrition, pour supposer que le polymorphisme des femelles, ouvrières et soldats des Fourmis avait un fondement analogue. C'est ce que j'ai soutenu en 1894<sup>1</sup> et notamment dans une conférence tenue au 3<sup>e</sup> Congrès international de Zoologie à Leyde en 1895<sup>2</sup>.

Je me fondais aussi sur les expériences de mon collègue Grassi, qui avait vu chez les Termites les individus sexués de substitution se développer, grâce au remplacement du régime de détritus végétaux par le régime salivaire. Mais, dans ce groupe d'insectes sociaux, les conditions du polymorphisme sont plus complexes et ont une autre base que chez les Hyménoptères (voir à la fin de cet article).

M. le prof. Bugnion<sup>3</sup> a publié en 1912 que le soldat d'*Eutermes lacustris*, au sortir de l'œuf, a déjà la corne frontale, caractère du genre *Eutermes*, et que le soldat de plusieurs espèces du genre *Termes*, à peine éclos, est reconnaissable de l'ouvrier par la forme des mandibules. Donc, chez certaines espèces de Termites, le soldat et l'ouvrier sont déjà distincts, c'est-à-dire qu'ils se développent d'œufs différents. C.-B. Thompson<sup>4</sup>, qui a étudié deux espèces de *Leucotermes*, trouve que les soldats ne peuvent être distingués des ouvriers, sinon dans les stades avancés, mais cet auteur a pu distinguer les formes larvaires qui deviendront des sexués d'avec les larves d'ouvriers-soldats.

D'où on devrait conclure, à mon avis, que les Termites présentent un polymorphisme congénital (prédéterminé), du moins en partie, tandis que la Guêpe et l'Abeille ont un polymorphisme acquis, par les circonstances dans lesquelles elles passent durant leur ontogénèse larvaire.

1. C. EMERY: Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiters bei den Ameisen. *Biol. Centralbl.*, xiv, p. 53-59; 1894.

2. Id.: Le polymorphisme des Fourmis et la castration alimentaire. 3<sup>e</sup> Congr. Internat. de Zool., Leyde, p. 395-410; 1895.

3. E. BUGNION: *Eutermes lacustris* n. sp. de Ceylan. *Rev. Suisse de Zool.*, xx, 487-505; 1912.

4. C. B. THOMPSON: Origin of the castes of the common Termite, *Leucotermes flavipes* Kol. *Journ. of Morphol.*, xxx, p. 83-136; 1917.

Mais mon ami et confrère en myrmécologie, M. Forel<sup>1</sup>, qui avait combattu mes vues dès 1894, a accueilli avec satisfaction la découverte de M. Bugnion et, dans son tout dernier livre<sup>2</sup>, il affirme que : « chez les fourmis le polymorphisme part de l'œuf » (p. 15 : les italiques sont dans le texte original).

L'auteur insiste sur son ancien argument de 1894, en disant que les Fourmis, contrairement aux Abeilles, « n'ont ni cases ni aliments spéciaux pour leurs larves ». Pour les cases, je suis d'accord. Pour les aliments, c'est différent. Et d'abord en sait-il quelque chose ? — Non. — Personne n'a fait des recherches sur ce point, excepté moi, et mes observations<sup>3</sup> sur l'*Aphænogaster testaceopilosa spinosa* Emery et sur le *Pheidole pallidula* Nyl. (1918) montrent que les larves, qui doivent devenir des femelles et des soldats, sont nourries différemment que celles des ouvrières.

La société d'*Aphænogaster* que j'ai tenue en observation comprenait trois femelles mères. J'avais observé que les larves, depuis l'éclosion jusqu'à l'âge où elles étaient encore réunies en paquets par les poils d'accrochage, étaient nourries par les ouvrières par dégorgeement ; plus tard les ouvrières apportaient aux larves isolées des morceaux d'insectes que ces larves grignotaient ou suçaient ; ainsi jusqu'à la métamorphose en nymphe d'ouvrière. Pendant deux ans, je n'avais vu élever que des ouvrières.

Après ce temps, dans les premiers jours d'avril 1915, j'enlevai les trois femelles du nid qui était abondamment pourvu de couvain : œufs, larves et nymphes d'ouvrière. A la fin de mai, je remarquai que trois larves étaient beaucoup plus grandes que les autres et une d'entre elles s'était transformée en nymphe de femelle ; elle se métamorphosait en imago ailée le 14 juin.

A cette époque tous les œufs étaient éclos : dans le courant de l'été, l'élevage de femelles continuait ; leurs larves n'étaient pas alimentées de débris d'insectes, ni d'autres corps solides, mais uniquement par dégorgeement.

Cette expérience montre :

1° Que l'élevage des femelles n'a commencé que depuis l'enlèvement des femelles mères, après que le nid était en observation depuis deux ans. Il est très probable, pour ne pas dire certain, que les œufs que les ouvrières ont élevés

en femelles étaient de nature identique à des œufs d'ouvrière.

2° Que l'alimentation par dégorgeement de matières ayant subi un commencement de digestion dans le jabot des ouvrières, par conséquent plus aisées à digérer et à assimiler que les débris d'insectes, a été la cause de l'accroissement rapide des larves et de leur métamorphose en femelles ailées et non en ouvrières.

Il est vraisemblable que l'absence de mère dans la fourmière a conduit instinctivement à l'élevage des femelles. Quels sont les moments qui guident cet instinct ? je ne saurais le dire.

En 1916, j'ai répété à peu près la même expérience sur une société de *Pheidole pallidula*, la seule espèce de Myrmicine européenne qui ait la caste des soldats nettement séparée, sans transition, de la caste des ouvrières. Ayant enlevé les femelles mères le 8 juillet, je m'aperçus, 20 jours après, que trois larves, plus grosses que les autres et gonflées comme des vessies, étaient littéralement couvertes d'ouvrières, de sorte qu'il fallait déranger ce monceau de fourmis pour voir les larves. Les trois larves vésiculeuses se sont métamorphosées en soldats dans la première décade d'août.

Donc chez *Pheidote* le mode d'élevage des soldats diffère foncièrement de celui des ouvrières. Que font les ouvrières lorsqu'elles couvrent et couvent les larves de soldats ? Je ne sais. J'ai observé qu'elles font de même pour les larves, également vésiculeuses, des mâles<sup>4</sup>, et je présume, quoique je n'aie pas eu l'occasion de le constater, pour celles des femelles. Pas d'apport de débris d'insectes dans ces élevages de larves vésiculeuses ; par conséquent, je suppose que c'est par dégorgeement que se fait leur alimentation.

Je pense avoir suffisamment prouvé que chez les fourmis, du moins dans certains genres, le polymorphisme du sexe féminin dépend de l'alimentation reçue à l'état de larve et que, si les Fourmis ne construisent pas de cellules de cire, de carton ou de terre, pour isoler leurs larves, elles peuvent fort bien leur servir des aliments adaptés à leur élevage, dans le but de les faire évoluer en femelles fécondes, en soldats ou en simples ouvrières. La conclusion légitime et prudente serait que : *Chez les Fourmis le polymorphisme ne part pas toujours de l'œuf*. En part-il jamais ?

\*  
\*  
\*

L'œuf fécondé ou parthénogénétique renferme

1. Ces larves provenaient d'œufs parthénogénétiques déposés par les soldats, en l'absence de la femelle mère.

1. A. FOREL : Ueber den Polymorphismus und Ergastomorphismus bei den Ameisen. *Vers. deutsch. Naturf., Wien*, p. 142-147 ; 1894.

2. ID. : Le monde social des Fourmis, tome I. Genève : 1921.

3. C. EMERY : Esperienze intorno alla produzione di individui sessuati nella società delle Formiche. *Rend. Acc. Sc. Bologna*, 1917-18, p. 65-72.

les éléments héréditaires de l'espèce et du sexe; mais tous les œufs d'une même mère ne sont pas identiques; ils contiennent les éléments d'hérédité des ascendants mâles et femelles de leur famille, en combinaisons différentes; ils peuvent contenir aussi des éléments individuels, qui ont dû leur genèse aux circonstances sous lesquelles leur plasma a évolué, avant ou après l'oviposition.

Ces caractères individuels, qui se manifestent après l'éclosion, ont plus ou moins d'importance pour la vie du jeune animal. Ainsi par exemple les individus les plus voraces de naissance et ceux qui assimileront mieux la nourriture, quelle qu'elle soit, auront un grand avantage sur ceux moins favorisés à cet égard. S'il s'agit d'insectes à métamorphose complète, la larve accumulera une plus ou moins grande quantité de corps adipeux et donnera un imago de grande ou de petite taille. Chez les insectes non sociaux, la production des individus de différentes tailles est due au hasard. Chez les insectes sociaux, au contraire, le soin d'élever les différentes catégories d'individus est confié aux neutres, chez les Hyménoptères aux ouvrières. Elles ont appris à pourvoir de vivres plus ou moins abondants les larves des femelles et des ouvrières, p. ex. les Guêpes d'Europe et probablement les Fourmis primitives (la plupart des Ponérines); les Fourmis que j'ai observées se servent d'aliments dégorgés par les ouvrières, pour provoquer le développement des soldats et des femelles<sup>1</sup>; les Abeilles préparent la gelée royale pour nourrir les larves des reines.

Les renseignements sur l'alimentation des larves des Hyménoptères sociaux se bornent donc à peu de chose et les facteurs diététiques de la différenciation des classes des ouvrières et des femelles sont à peu près inconnus. Les Abeilles dépourvues d'aiguillon des contrées tropicales, Trigones et Mélipones, ont des femelles ou reines qui sont, comme la reine de l'Abeille domestique, dépourvues de l'appareil qui sert à l'ouvrière à récolter le pollen. Chez les Trigones, les larves des reines habitent des cellules royales et sont pourvues de provisions abondantes, tandis que chez les Mélipones les larves des reines sont élevées dans des cellules fermées égales à celles des ouvrières et approvisionnées de la même quantité d'aliments. M. von

Jhering<sup>1</sup> conclut de ce dernier fait que ce n'est pas la nourriture de la larve qui a fait différencier la reine de l'ouvrière. C'est possible, mais cela est loin d'être certain. Il faudrait étudier la qualité de la provision de nourriture et ne pas se borner à en mesurer la quantité.

\* \* \*

En analysant le polymorphisme du sexe féminin des Fourmis et des Hyménoptères en général, je me suis convaincu que les diverses formes d'une espèce appartiennent à une série linéaire sans embranchements. Il va sans dire qu'il y a des exceptions, quoique très peu nombreuses dans certaines espèces<sup>2</sup>, sans compter les anomalies de nutrition (p. ex. les microgynes), qui peuvent devenir normales dans certains cas, les monstres (p. ex. les pseudogynes), les hermaphrodites, les individus parasités.

La série, réduite à sa plus simple expression, serait :

OUVRIÈRE — FEMELLE. Exemple, parmi les Fourmis: *Myrmica*, *Formica*; les Guêpes et Apides sociaux.

La forme la plus complexe serait, chez les Fourmis :

PYGMÉE — OUVRIÈRE — SOLDAT — FEMELLE AILÉE ou APTÈRE. Exemple: *Dorylus*, *Atta*.

Il peut y avoir des formes de transition entre ces classes ou n'y en avoir pas; ces formes sont communes ou rares ou exceptionnelles. Les intermédiaires entre la femelle et l'ouvrière ou le soldat sont dans ce dernier cas; on pourrait peut-être supposer que les ouvrières les suppriment lorsqu'elles apparaissent dans leurs élevages.

Pour moi, jusqu'à preuve du contraire, la femelle des Fourmis n'est en général que le stade extrême de la série qui conduit du pygmée à l'ouvrière et au soldat, bien qu'elle offre dans la plupart des cas de grandes différences d'avec la série stérile. Peut-être, dans certains groupes, quelques-unes de ces différences sont-elles congénitales, c'est-à-dire prédéterminées? On serait tenté de le croire lorsqu'on compare, par exemple, les femelles des *Doryles* ou des *Eciton* à leurs ouvrières et soldats, avec lesquels elles n'ont presque aucune ressemblance extérieure.

Certaines Fourmis parasites n'ont pas d'ouvrières, mais seulement des femelles et des mâles.

1. Chez les Fourmis qui alimentent leurs larves seulement par dégorgeement (même celles des ouvrières), le contenu du jabot des ouvrières est loin d'être uniforme; conséquemment elles peuvent varier l'aliment de leurs nourrissons, aussi bien dans la quantité que dans la qualité.

1. H. VON JHERING: Biologie der stachellosen Honigbienen Brasiliens. *Zool. Jahrb., Syst.*, XIX, p. 179-286, pl. 10-22; 1903.

2. Par exemple les femelles  $\alpha$  et  $\beta$  découvertes par M. Wheeler et Mc Glendon (1903, *Biol. Bull.*, vol. IV, p. 149-163) chez *Lasius latipes*. Dimorphisme congénital par mutation, ou hybridisme, ou retour stavique de la forme  $\alpha$  qui diffère peu de la femelle du *L. claviger*?

Faut-il penser que le parasitisme a conduit ces Fourmis à ne plus produire d'œufs d'ouvrières ? Je ne le crois pas. Je pense, au contraire, que la taille et la prolificité de ces espèces étant sensiblement moindres que celles de la femelle de l'espèce hôte, les larves femelles du parasite sont surnourries et évoluent exclusivement en femelles fécondes.

En décrivant<sup>1</sup> en 1904 les anomalies occasionnées par le parasitisme des Nématodes du groupe des Mermis chez les Fourmis, je formulais le principe du contraste entre les principales parties du corps, notamment entre la tête et l'abdomen, dans la métamorphose des Fourmis et des insectes métaboles en général. La larve a pour fonction principale d'accumuler des provisions pour le travail de la métamorphose, sous forme de corps adipeux, et de préparer les ébauches des plaques imaginaires et des organes internes. Ces ébauches s'approprient à la concurrence qui a lieu dans la période prénymphe, lorsque le corps de la Fourmi se divise en tête, thorax et abdomen. Les organes essentiels à la vie, notamment l'intestin qui siège dans l'abdomen, ont la préférence et la tête et le thorax se partagent le reste, avec préférence toutefois pour les organes de la tête (ouvrières à petite tête). Quand les provisions sont plus abondantes, les plaques imaginaires de la tête, qui sont plus voraces, tirent à elles le surplus (ouvrières à grosse tête, soldats). Enfin lorsque les provisions surabondent, les ébauches des ovaires et les plaques imaginaires des ailes entrent en jeu et le thorax et l'abdomen croissent aux dépens de la tête (femelle ailée).

Le Cerf-volant mâle n'a la tête armée de ses énormes mandibules que chez les exemplaires issus de larves surnourries, dont la tête a pu se développer avec luxe, en profitant de la surabondance des provisions.

Les individus de transition entre les ouvrières et les soldats parlent, à mon avis, en faveur de la thèse épigéniste et contre celle prédéterministe. Par exemple, les soldats à mandibules en hameçon des grands *Eciton* de l'Amérique tropicale ; les individus intermédiaires sont relativement rares, cependant j'ai pu en réunir des séries dans plusieurs espèces, qui montrent le passage graduel des mandibules dentées à celles en crochet.

De même que le Cerf-volant ne développe ses mandibules caractéristiques qu'à partir d'une certaine taille, les ouvrières d'*Eciton* ne commencent à modifier la forme de leurs mandibules qu'à une grandeur déterminée. J'ai l'impression

qu'il y a un moment critique dans l'évolution du Cerf-volant mâle et de l'*Eciton* ouvrière-soldat, où la croissance du corps s'arrête et l'excédent d'aliment de la nymphe s'épuise par la formation des mandibules et des parties qui sont en rapport avec leur fonctionnement. Quelque chose de pareil a lieu chez les Doryles, dans le passage des pygmées, à articles des antennes en nombre moindre, aux ouvrières à antennes normales.

Une crise pareille arrive probablement dans les larves surnourries, sous l'influence des ovaires et des hormones que ces organes produisent.

« La condition essentielle du polymorphisme des Fourmis et de son développement », écrivais-je en 1895 (p. 409), « doit être cherchée dans la structure du plasma germinal de ces insectes. Elle existe dans l'œuf sous forme de germe latent dont l'évolution est capable de produire, non seulement les caractères des différentes formes adultes, fécondes ou stériles, mais encore leurs propriétés biologiques, leurs instincts spéciaux. »

Mais il faut pour cela que ce plasma reçoive l'excitation spécifique de stimulus adaptés.

Aujourd'hui je ne serais pas aussi absolu dans mes affirmations : c'est que le doute est entré dans mon esprit au sujet de quelques points. Il faudra donc accumuler des faits nouveaux d'observation et faire de nouvelles expériences, pour éclairer les questions en litige.

\*\*

Le polymorphisme des Termites est organisé sur un tout autre plan que celui des Hyménoptères sociaux. Chez ceux-ci l'ouvrière, toujours femelle, est la forme fondamentale des formes stériles ; chez ceux-là, c'est le soldat qui peut être mâle ou femelle.

Chez les *Calotermes* il n'y a pas d'ouvriers différenciés ; leurs fonctions sont remplies par les larves, soit de soldats, soit de sexués. C'est le plus simple état social connu chez les Termites. Si l'on admet que le soldat de *Calotermes* est prédéterminé dans l'œuf, les espèces de ce genre seraient dimorphes dans les deux sexes.

L'œuf de *Calotermes* aurait la constitution d'un œuf d'hybride entre le sexué et le soldat ; son développement se ferait tantôt dans l'une, tantôt dans l'autre forme. La forme soldat serait toujours stérile, chez les Termites vivant actuellement.

Mais en était-il toujours ainsi ? Les soldats de *Calotermes flavicollis* ont parfois, dans leur jeune âge, des ébauches d'ailes qui se résorbent

<sup>1</sup> C. EMERY: Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen. *Zool. Jahrb.*, suppl. 7, p. 587-610 ; 1904.

ensuite. Ne seraient-ce pas des rudiments significatifs d'une forme passée de soldats ailée et féconde, qui pourrait avoir pris part à la fondation des Termitières, dans les temps géologiques ? Je formule cette hypothèse bien risquée, je l'avoue, mais qui expliquerait à merveille la constitution d'hybride de l'œuf des Termites.

Les groupes de Termites supérieurs (*Leucotermes*, *Termes*, *Eutermes*, etc.), avec leur organisation sociale compliquée et leurs ouvriers très différents des soldats et des sexués, seraient des différenciations infiniment variées de la condition primitive de *Calotermes*. Dans ces grou-

pes, la constitution de l'œuf a subi, sans doute, une évolution parallèle à celle de la constitution sociale.

Mais la diète xylophage, mycophage, coprophage, ptialophage, etc., et le parasitisme des Trichonymphides et autres Protozoaires exercent sans doute une grande influence sur l'évolution larvaire des Termites de toutes les castes. C'est ce que prouvent les expériences de Grassi et Sandias, qui mériteraient d'être reprises sous un nouveau jour.

C. Emery,

Professeur émérite de l'Université de Bologne.

## LES RÉCENTS PROGRÈS DE LA GÉOLOGIE AU MAROC

(A PROPOS DE LA NOUVELLE CARTE AU 1.500.000 DE M. LOUIS GENTIL)

Sous le haut patronage de M. le Maréchal Lyautey vient de paraître, chez l'éditeur Émile Larose, une nouvelle Carte Géologique du Maroc, œuvre du savant professeur de la Sorbonne, M. Louis Gentil. Une précédente édition avait été publiée par les *Annales de Géographie* en 1912; elle était à l'échelle du 1/2.500.000. Celle qui la remplace aujourd'hui, et marque un progrès considérable, est au 1/1.500.000: une notice non encore publiée en formera incessamment le texte explicatif.

La carte, qui vient de sortir des presses de la maison Gaillac-Monroc, se fait immédiatement remarquer par l'agréable harmonie des coloris: l'ensemble forme un tout heureusement fondu, que ne viennent pas déparer ces contrastes violents qui heurtent si souvent l'œil au simple examen de nombreuses cartes géologiques.

Le fond, au lieu d'être emprunté aux cartes classiques, en général médiocres et très en retard sur les dernières données recueillies par les explorateurs, a été dessiné spécialement en vue du tirage géologique; il constitue de beaucoup la meilleure mise au point de la topographie du Maroc, telle qu'elle résulte de l'ensemble des levés effectués.

La comparaison des deux cartes, l'ancienne et la nouvelle, met en relief le grand pas accompli depuis dix ans par la Géologie du Maroc. Les récents progrès, dont les tracés de M. Louis Gentil sont la fidèle image, se traduisent de manières différentes pour les diverses régions de l'empire Chérifien.

\*  
\*  
\*

Dans l'Extrême-Sud, notamment dans toute la zone qui s'étend du Tafilalet et du Guir à Tabelbala et à la Saoura, les raids hardis des officiers de nos compagnies sahariennes permettent de se faire désormais une idée, forcément encore imprécise, de la constitution géologique d'un pays précédemment laissé en blanc sur les cartes. Le Dévonien des plissements anthracolithiques du Sahara septentrional s'y prolonge par la kahal Tabelbala et les reliefs de la hammada de Beni Abbès en une série d'alignements NNO-SSE qui viennent s'envoyer sous les chaînons OSO-ENE du Tafilalet et de Kenadsa, témoins de raccordement des djebels Sarro et Bechar au pied du Haut-Atlas: le houiller, productif à Kenadsa en Oranie, se révélera peut-être un jour riche en charbon au Tafilalet.

L'avance de nos colonnes jusqu'à Kasbet et Maghzen, et au delà, a fait connaître la présence, dans le Maroc central, entre Meknes et le Moyen Atlas, de trois groupes de volcans: l'un au nord, d'âge probablement pliocène, chez les Beni Mtir, l'autre au Sud, remontant au Quaternaire, chez les Beni Mguild, tous deux de nature basaltique; un troisième, situé plus à l'ouest, en plein Zaïan, dans la région d'Oulmes, est de nature alcaline et formé de néphéline et de phonolite à haüyne remontant sans doute au Néogène. Les appareils éruptifs des Beni Mtir et des Beni Mguild reposent sur des terrains oolithiques; ceux d'Oulmes, qui encadrent un noyau elliptique de