

NOTICE
SUR LA VIE ET L'ŒUVRE
DE
PAUL MARCHAL
(1862 - 1942)

déposée en la séance du 24 juillet 1944,

PAR
M. LOUIS FAGE
Membre de l'Académie des sciences.

Rendre hommage à la mémoire de Paul Marchal est, pour son successeur à l'Académie, plus qu'un devoir, c'est l'occasion de donner en exemple aux biologistes une œuvre de qualité exceptionnelle, une vie de labeur, tout entière consacrée à la recherche de la vérité. La méthode impeccable qui présidait aux travaux de notre regretté Confrère, la précision qu'il apportait dans l'observation, l'habileté que révèlent toutes ses expériences donnent à cette œuvre une solidité et une élégance rares. Elle a été accomplie dans le

silence, par un savant modeste, voire timide, se complaisant dans un isolement qui favorisait sa méditation; mais elle eut un tel rayonnement que grande fut son influence en France et à l'Étranger.

Né à Paris le 27 Septembre 1862, Paul Marchal fit ses études au lycée Condorcet. Durant ses vacances il accompagnait souvent son grand-père maternel, M. Filleul qui, après avoir, durant de longues années, professé en Angleterre, s'adonnait en amateur à la Géologie. Le jeune Marchal revenait de ces excursions avec sa charge de fossiles et de cailloux qu'il rangeait minutieusement, et peut-être serait-il devenu lui-même géologue s'il n'avait été davantage attiré par la nature vivante, par les Insectes surtout qu'il rencontrait à chaque pas, jusque dans les carrières et les pentes sableuses vers lesquelles le conduisait le zèle du grand-père. Peu à peu, en effet, les récoltes d'Insectes se faisaient plus nombreuses que celles de cailloux, bientôt abandonnées, tandis que la lecture des *Souvenirs entomologiques* de Fabre achevait de décider d'une vocation à peine hésitante au début et qui devait s'affirmer magistralement dans la suite.

Aussitôt ses études classiques terminées, P. Marchal s'inscrivait, par goût, à la Faculté des Sciences et, par prudence, à la Faculté de Médecine. Il fut à la Sorbonne l'élève de Lacaze-Duthiers, dont les premiers travaux avaient bien été de pure Entomologie, mais dont l'activité était, depuis longtemps déjà, exclusivement dirigée vers les recherches de Zoologie marine. Le Maître estimait avec raison que le séjour au bord de la mer était indispensable à la formation des jeunes naturalistes. L'élève, licencié depuis deux ans, s'en fut donc, durant l'été 1885, au laboratoire de Roscoff. Il y trouva Y. Delage, G. Pruvot, L. Joubin, se lia d'amitié avec eux et, en leur compagnie, fit connaissance avec la faune marine.

Son premier contact avec la côte Bretonne fut marqué par un incident qui faillit lui coûter la vie. Parti avec G. Pruvot, à bord d'une frêle embarcation, pour une excursion dans les parages de l'île de

Batz, il fut surpris par le mauvais temps. En vue de Roscoff, la barque chavira et P. Marchal ne sachant pas nager, eut infailliblement péri, si Pruvot, qui bien que Bourbonnais était né marin, ne l'eut sauvé. De retour sur la grève en assez piteux état, P. Marchal retrouva sa jeune fiancée qui, avec l'émotion que l'on devine, avait assisté de loin au naufrage et suivi les péripéties du sauvetage.

Celle qui l'accueillait ainsi avec un sourire, mais les yeux encore humides de larmes, et qui fut la compagne la plus dévouée et la plus attentive à faire douce, jusqu'à la fin, sa vie de savant, il l'avait connue durant ses dernières années de Condorcet. M. Rumeau, père de la jeune fille, y enseignait le grec et le latin et recevait chez lui quelques disciples parmi lesquels le jeune Marchal était un des plus assidus.

Certes, ce séjour à Roscoff qui l'avait mis en présence d'un monde nouveau, les conseils du Maître, l'émulation des camarades, tous occupés à des recherches de biologie marine exercèrent un vif attrait sur Marchal. Mais il désirait, à ce moment, poursuivre certaines observations déjà entreprises sur les Insectes et, l'année suivante, délaissant la mer, il était à Borant, dans l'Oise, où il achevait son premier mémoire consacré à un Hyménoptère paralyseur, le *Cerceris ornata*. On verra la maîtrise avec laquelle ce jeune naturaliste de vingt-quatre ans aborda, pour son coup d'essai, et résolut, un des cas les plus difficiles de l'instinct, devant lequel avaient échoué et Fabre de Sérignan, et Romanes, le disciple de Darwin.

Cette même année 1887 fut celle où les élèves et admirateurs de Lacaze-Duthiers manifestaient en une fête intime leur reconnaissance au créateur des stations de Roscoff et de Banyuls. P. Marchal était de la fête et, une fois encore, entendit l'appel de la Sirène qui conviait les jeunes zoologistes à explorer la faune marine. Il y céda avec joie. Dès lors, il fréquenta plus assidûment les deux laboratoires maritimes où il prépara sa thèse de doctorat ès-sciences sur l'appareil excréteur des Crustacés décapodes (1892). Entre temps, il avait achevé ses études de médecine par une thèse, élaborée sous les auspices d'Armand Gauthier, sur la fonction rénale chez les In-

vertébrés (1889) et qui est une préface, ou, mieux, un complément à l'étude précédente.

On aurait pu croire que P. Marchal, abandonnant les Insectes et suivant en cela l'exemple de son Maître, se serait orienté définitivement, comme tant d'autres, vers la Zoologie marine. En vérité, la curiosité de son esprit, ses talents d'observation trouvaient partout matière à s'exercer; mais il est certain que l'Entomologie, par laquelle il avait si heureusement débuté, gardait ses préférences. Il confesse que, tandis qu'il rédigeait sa thèse à Guerchy, dans l'Yonne, il trouvait, chaque jour, dans une promenade entomologique, quelques instants de diversions à ses études d'Anatomie comparée. C'est au cours de ces excursions qu'il observa l'instinct si remarquable de l'Ammophile des sables.

L'été de 1893 se passa de même en pleine campagne, aux environs de Poitiers, et fut mis à profit pour étudier la reproduction et l'évolution des Guêpes sociales. Pendant ce séjour dans la petite commune d'Iteuil, il arriva à P. Marchal, si doux, si pacifique, si habituellement silencieux, d'être arrêté pour... tapage nocturne. Il lui fallait capturer des guêpiers souterrains avec leurs habitants. L'opération, dangereuse, se faisait de nuit. Son aide, affublé, comme lui, d'un étrange costume, se munissait par surcroît de précaution d'une vieille casserole qui, frappée avec frénésie, devait, pensait-il, servir à étourdir les Guêpes affolées et les rendre moins agressives. En fait, les habitants du voisinage étaient seuls étourdis et se plaignirent.

On voit que jamais P. Marchal n'avait abandonné l'étude des Insectes et l'on devine avec quel empressement il dut accepter, en 1894, le poste de chef de travaux de la station entomologique de Paris nouvellement créée et placée sous la direction de Brocchi. Cette station dépendait de l'Institut national agronomique et quand, en 1900, devint vacante la place de professeur titulaire de Zoologie de cet Établissement, P. Marchal fut candidat.

Ses travaux l'avaient déjà classé comme biologiste hors de pair. A ceux que nous avons cités étaient, en effet, venus s'ajouter, entre

autres, ceux relatifs aux Cécidomyies, et il avait déjà annoncé la découverte qui devait lui assurer une célébrité mondiale, celle de la polyembryonie spécifique chez les Hyménoptères parasites. Aussi n'eût-il affaire à aucun concurrent. Le concours sur titre comportait, néanmoins, une leçon à l'amphithéâtre. La timidité, dont il eut à souffrir toute sa vie, fut, ce jour là, à ce point paralysante que le jury dut se retirer sans faire de proposition. Mais, peu de temps après, il fut nommé et prit possession de la chaire qu'il devait illustrer pendant trente-trois ans.

A dater de cette époque, toutes ses recherches ont pour unique objet l'étude des Insectes dans leurs rapports avec l'agriculture. Dans cette direction, que commandait, pour un esprit aussi consciencieux que le sien, l'exercice de ses nouvelles fonctions, il sut faire œuvre de génie. Étudiant les parasites des végétaux, il fut conduit à l'étude de leurs propres parasites dont le comportement, les particularités de reproduction lui permirent de jeter une lumière éclatante sur les plus hauts problèmes de la Biologie générale. Nous aurons à dire comment la découverte des ennemis naturels des Cécidomyies des céréales l'amena à celle de la polyembryonie; comment, à propos du Puceron lanigère, fléau de nos Pommiers, il expliqua la parthénogenèse de toute une série d'Eriosomiens privés de leur hôte normal définitif; comment il reconnut l'importance de la nature de la plante nourricière dans la variation et la formation des espèces. Et, pour apprécier son rôle dans la *lutte biologique* dont il fut, sinon l'initiateur — qui serait peut-être Erasme-Darwin, — du moins un des plus actifs partisans, rappelons seulement l'introduction en France, par ses soins, de l'ennemi (*Opius concolor*) de la mouche des Olives, d'une Coccinelle australienne (*Novius cardinalis*) destinée à combattre une redoutable Cochenille de nos agrumes (*Icerya Purchasi*), du petit Chalcidien (*Aphelinus mali*) qui s'attaque au Puceron lanigère, et de bien d'autres auxiliaires. Au surplus, l'important mémoire sur *l'Utilisation des Insectes auxiliaires entomophages dans la lutte contre les Insectes nuisibles à l'agriculture*, qu'il publia comme conclusion pratique de

ses recherches sur l'évolution des Hyménoptères parasites et dont le succès fut si considérable dans les deux mondes, et le magnifique rapport qu'il écrivit sur *Les Sciences biologiques et appliquées à l'Agriculture et à la lutte contre les ennemis des plantes aux États-Unis* marquent exactement la place qui lui revient dans cette nouvelle croisade.

Les honneurs étaient venus, nombreux, récompenser tant de labeur fécond: Membre de l'Académie des Sciences depuis 1912, membre de l'Académie d'Agriculture et de nombreuses Sociétés et Académies étrangères, Commandeur de la Légion d'Honneur. Mais il était demeuré la modestie, la simplicité mêmes, et le chercheur passionné des premiers jours.

Quand, en 1933, survint sa mise à la retraite, P. Marchal était en plein travail. Il poursuivait ses observations sur les curieuses migrations du Puceron de l'Orme et mettait la dernière main à la rédaction de son magistral mémoire sur ces Hyménoptères entomophages, les Trichogrammes, dont il suivait l'évolution, patiemment, depuis de nombreuses années. Puis, dans son jardin d'Antony, qui lui avait si souvent servi de champ d'expérience, il entreprit de nouvelles recherches sur les Cynipides, s'efforçant d'oublier dans le travail les angoisses de l'heure présente, que rendait plus amères encore le souvenir, jamais effacé, de la mort glorieuse de son fils en Août 1914. C'est là que se manifestèrent brusquement les premières atteintes du mal qui, le 2 mars 1942, devait l'enlever à l'affection des siens et mettre en deuil le monde savant.

De l'œuvre entomologique considérable de Paul Marchal, et qui mériterait d'être commentée en totalité tant elle est partout riche d'enseignement, émergent toutefois quelques sommets qui dominent l'ensemble par l'importance biologique des problèmes traités et la portée générale des conclusions qui s'en dégagent. Telles sont ses recherches sur l'évolution de l'instinct des Hyménoptères paralyseurs et la reproduction des Guêpes sociales, sur les Cécidomyies des cé-

réales et les Hyménoptères entomophages et celles aussi sur les Pucerons.

Mais, avant d'exposer les résultats obtenus dans ces différentes directions, il nous faut dire quelques mots de ses travaux de biologie marine et spécialement de ceux concernant l'appareil excréteur des Crustacés supérieurs. C'est à décrire sa structure et à montrer son fonctionnement que P. Marchal s'attacha. La structure de ces organes excréteurs n'avait été étudiée en détail que chez l'Écrevisse qui constitue précisément un type aberrant ou, pour le moins, très particulier à ce point de vue. Il reconnut que le tube transparent contourné qu'on y avait décrit et le cordon blanc pelotonné qui lui fait suite sont remplacés chez les Décapodes marins par un organe spécial, le labyrinthe, interposé entre le saccule terminal et la vessie. Ce saccule, comparable à un glomérule géant de Malpighi, fonctionne tantôt comme une glande holocrine et tantôt comme une glande mérocrine, tandis que dans le labyrinthe la sécrétion se fait toujours par séparation de petites vésicules d'excrétion. Il fit connaître les énormes réservoirs vésicaux des Crabes et des Pagures dont les diverticules pénètrent dans toutes les régions du corps et que, malgré leur volume extraordinaire — la vessie d'un *Maia* peut contenir 18 centimètres cubes — la minceur et la transparence de leurs parois avaient dérobés à l'attention de ses devanciers. Il les mit en évidence par un procédé original consistant à injecter à l'intérieur de l'appareil une masse de celloïdine colorée par l'asphalte. Cette masse reproduit avec une parfaite netteté le moule des cavités où elle a pénétré, en donnant une image fidèle et aussi facilement lisible qu'un simple schéma. L'énorme capacité de cette vessie a permis à P. Marchal de recueillir à l'état pur d'importantes quantités du liquide excrété et de le soumettre à l'analyse. Il s'est montré à peu près de même salure que l'eau de mer, dépourvu d'urée et d'acide urique. Les produits essentiels de désassimilation y sont représentés par une leucomaïne et par un acide organique spécial, l'acide carcinurique dont il indiqua les caractéristiques.

Toutes ces données anatomiques et physiologiques, aujourd'hui classiques, mais qui étaient à l'époque entièrement nouvelles, ne furent obtenues que par le soin méticuleux et la technique habile que P. Marchal apportait dans ses recherches. Rien ne lui échappait, témoin l'observation suivante, en apparence insignifiante, et qu'il note cependant comme s'il en eût connu, par une sorte d'intuition, la véritable portée. Examinant une Langouste mise hors de l'eau et couchée sur le dos, il vit sortir à plusieurs reprises des orifices excréteurs pairs un double jet de liquide s'élevant avec force à une hauteur de cinq centimètres environ. « Il est à remarquer, dit-il, que la Langouste précédente venait de muer; or, je n'ai jamais observé d'émission de jet d'urine chez aucune autre Langouste ni même chez aucun Macroure. Il est probable que, dans cette période, l'excrétion d'eau est plus active que dans tout autre moment ». On sait, en effet, mais depuis quelques années à peine, que la quantité d'eau nécessairement absorbée par l'animal au moment de la mue est considérable, de l'ordre de 130 0/0 du poids du corps pour un *Maia*.

Ces qualités d'observateur, que l'on retrouve tout au long de son œuvre, P. Marchal les avait acquises de bonne heure dans ses promenades en pleine nature, à la recherche de l'Insecte et elles vont s'affiner, se développer, dans ce domaine de l'Entomologie qui fut réellement son domaine favori.

La rencontre des Hyménoptères paralyseurs, « la manière dont ils capturent leurs proies, dont ils les immobilisent par un coup d'aiguillon pour les donner en pâture à leurs larves qu'ils ne connaissent pas, qu'ils ne connaîtront jamais puisque la mort les surprendra avant l'éclosion de leur progéniture; cet instinct qui, par une série d'actes si bien ordonnés, assure la propagation de la race, sans que l'Insecte puisse avoir la moindre conscience du but à atteindre » furent, sans doute, un de ses premiers sujets d'émerveillement. Mais, cette admiration d'un instinct « parfait de tout temps » dans laquelle

se complaisait Fabre, qui, dans des pages célèbres, en avait décrit les manifestations comme les preuves les plus convaincantes que l'on puisse donner contre l'idée d'évolution, ne satisfait nullement notre jeune entomologiste. Le merveilleux, il le comprend comme un stimulant de la recherche, comme un problème dont il faut s'efforcer de trouver la solution; il le comprend à la façon de Buffon qui, dans son *Discours sur la nature des animaux*, écrit ces lignes dont il semble s'être inspiré à la lettre: «C'est la morale, c'est la théologie des Insectes que je ne puis entendre prêcher; ce sont les merveilles que les observateurs y mettent et sur lesquelles ensuite ils se récrient comme si elles y étaient en effet, qu'il faut examiner; c'est cette intelligence, cette prévoyance, ces connaissances, même de l'avenir qu'on leur accorde avec tant de complaisance et que cependant on doit leur refuser rigoureusement, que je vais tâcher de réduire à sa simple valeur».

Telle est, en tout cas, la ligne de conduite, que Marchal s'est tracée. Il s'adresse à une espèce, le *Cerceris ornata*, qui chasse une petite Abeille du genre Halicte. Et il montre que le *Cerceris* ne se borne pas à frapper à coups d'aiguillon, avec une précision qu'on a d'ailleurs fortement exagérée, les centres nerveux de sa victime, ce qui aurait, en effet, pour simple résultat de la paralyser; mais que, obéissant à son propre intérêt, il en perfore la nuque de ses mandibules et se repaît du sang et du miel qui s'échappent des blessures. A bref délai l'Halicte périt et ce n'est en définitive qu'un cadavre qui est ainsi abandonné à la larve.

Ce cas relativement simple une fois éclairci, il étudie celui en apparence beaucoup plus complexe de l'Ammophile des sables et constate là aussi la même succession de manœuvres identiques. Mais les coups d'aiguillon sont plus précis et, surtout, il suffit à l'Ammophile de comprimer, sans la perforer, la région cervicale de la Chenille capturée pour faire dégorger la sève contenue dans l'estomac et dont il se régale. La victime n'est donc pas tuée, mais demeure paralysée et est ainsi laissée toute fraîche et inoffensive à la disposition des

larves du prédateur. En vérité, l'on ne voit qu'une différence de degré entre les habitudes du *Cerceris* et l'« instinct merveilleux » de l'Ammophile qui, en fait, se laisse ramener à une question d'intérêt individuel, de conservation de l'individu, c'est-à-dire aux choses les plus naturelles du monde.

Ces mémoires, datés respectivement de 1887 et de 1892, eurent un certain retentissement; les observations impeccables et les expériences décisives sur lesquelles s'appuyaient leurs conclusions montraient la voie qui seule pouvait conduire à une interprétation rationnelle des manifestations de l'instinct, considérées jusque là le plus souvent comme justiciable d'un finalisme stérile. P. Marchal lui-même eut l'occasion de revenir, à propos des parasites de la Galéruque de l'Orme et de certaines Cochenilles, sur l'importance de l'intérêt individuel comme facteur de l'évolution et de la spécialisation des instincts liés à la conservation de l'espèce. Il fut suivi par Samuel Doten qui fit en Amérique des observations analogues sur différentes espèces d'Hyménoptères parasites.

Les recherches que P. Marchal entreprit ensuite sur les Guêpes sociales aboutirent à des résultats de la plus haute importance sur la différenciation des sexes et des castes chez ces Hyménoptères. Les ouvrières sont, on le sait, normalement stériles et la pauvreté de la nourriture donnée aux larves est un des éléments importants — le seul croyait-on — de cette différenciation. C'est le phénomène connu sous le nom de castration alimentaire. Or, P. Marchal établit qu'en réalité la principale cause de la stérilité des jeunes femelles réside dans la fonction de nourrice qu'elles exercent vis-à-vis des larves de la colonie. Il se produit une sorte de *castration nutritive* qui entraîne chez elles la régression des œufs. Il en donne la preuve évidente par des expériences précises en rendant notamment la fécondité à ces ouvrières par la simple suppression de la reine ou par l'arrêt de sa ponte. N'ayant plus, alors, de jeune couvain à nourrir, il les vit résorber les liquides nutritifs destinés aux larves et fai-

re retour au type primitif. Leur fécondité devient même telle que, la place leur manquant pour abriter leur ponte, on peut trouver de nombreux œufs dans une seule cellule et parfois aussi dans les interlignes qui séparent les opercules. Ces œufs, parthénogénétiques, donneront uniquement des mâles.

Ce phénomène, spécialement étudié chez les Guêpes du genre *Vespa*, se produit également chez l'Abeille domestique et fait justice de cette assertion, un peu partout répandue, que, dans une ruche orpheline, afin de remplacer la reine absente, une ouvrière serait choisie par ses compagnes, soignée et alimentée d'une façon spéciale pour déterminer sa fécondité.

S'appuyant sur ces faits solidement établis, P. Marchal expose alors par quel processus évolutif a pu arriver à se constituer une société d'Hyménoptères, telle que celle des Guêpes ou des Abeilles. Au début, la reine est seule pour assurer à la fois la ponte et la nourriture des larves issues de ses œufs. Aussi, les premières éclosions ne donnent-elles que des individus de petite taille et stériles, les ouvrières. Mais, la ponte continuant sans interruption, celles-ci augmentent de nombre et les larves, qui s'en trouvent de mieux en mieux nourries, vont donner des individus plus volumineux, faisant retour à l'état initial et devenant féconds. Tantôt, toutes les larves bénéficient indistinctement de ce surplus de nourriture, c'est le cas des Polistes, tantôt seulement, comme chez certaines Guêpes, quelques-unes d'entre elles, et il s'établira alors deux états d'équilibre : l'état d'ouvrière et l'état de reine, en même temps que se différencient deux types de cellules distincts. Cette différenciation est enfin poussée au plus haut point chez les Abeilles où une seule larve, habitant une cellule d'un troisième type, la cellule royale, reçoit une nourriture qualitativement différente. Ainsi, était mise en évidence, d'une façon lumineuse, la part extrêmement importante qui revient aux soins donnés aux larves et au régime alimentaire dans la formation des castes chez les Insectes sociaux.

Ces travaux furent achevés alors que P. Marchal était depuis quelques années à la Station entomologique de Paris. Ses débuts à ce poste avaient coïncidé avec un véritable désastre agricole survenu dans le Bocage vendéen : les champs de Blé y étaient attaqués par une larve de Diptère, la Cécidomyie destructive, qui ne s'était jusque-là que rarement signalée en France. Dans la région des Sables-d'Olonne, les Avoines étaient également contaminées et celles du Poitou très sévèrement atteintes. P. Marchal se rendit sur place et, relevant certaines différences morphologiques entre les larves évoluant d'une part sur le Blé et d'autre part sur l'Avoine, soupçonna l'existence de deux espèces distinctes. Il institua immédiatement une série d'expériences qui montrèrent, en effet, que si les femelles des deux espèces peuvent pondre à la fois sur le Blé et sur l'Avoine — bien qu'avec une préférence marquée pour l'un ou l'autre, suivant le cas — le développement des larves ne peut s'achever que sur la plante originelle. Un critérium biologique de haute valeur venait s'ajouter aux données imprécises de la morphologie pour justifier la séparation de ces deux espèces et permettait d'envisager, comme premier procédé de lutte, la pratique de cultures alternées.

Puis, l'étude du développement larvaire lui montra que, maintenue sur la plante nourricière dans des conditions d'humidité favorables, la Cécidomyie du Blé peut présenter jusqu'à six générations annuelles. Beaucoup d'éclosions se font alors à contre-temps, c'est-à-dire à un moment où la continuation du cycle évolutif ne peut plus être assurée. Mais parmi les réserves que constituent les autres générations s'échelonnant à des dates variables, il en est toujours qui arrivent à coïncider avec une époque favorable et à assurer la continuation du cycle. C'est avec raison, néanmoins, que P. Marchal cite cet Insecte en exemple des immenses hécatombes qui frappent certaines espèces. Aucun individu n'est mieux adapté qu'un autre pour résister aux obstacles qu'opposent les conditions climatiques à cette espèce qui ne se perpétue que par son extrême fécondité et la grande variabilité de son cycle biologique. Durant les périodes d'extrême

sécheresse, tous les individus cependant ne sont pas tués, mais il se produit un retard considérable dans le développement; de telle sorte que les récoltes conservées à l'abri des intempéries peuvent, au bout d'un an et même plus, héberger des larves menant une vie ralentie, mais encore susceptibles de se transformer si les conditions redevennent favorables. La dissémination au loin du parasite s'en trouve facilitée et cela rend très vraisemblable l'opinion de ceux qui considèrent la Cécidomyie destructive comme ayant été importée avec de la paille, d'Europe en Amérique, par les troupes hessiennes pendant la guerre de Sécession, d'où le nom de Mouche de Hesse qu'on lui a donné.

Après le désastre causé dans la Vendée, en 1894, par la pullulation de cette Cécidomyie et les ravages qu'avait produits, la même année, en Poitou, la Cécidomyie de l'Avoine, on était en droit de s'attendre à une large contamination des Céréales, l'année suivante, dans les mêmes régions. Il n'en fut rien; les parasites naturels de ces deux fléaux avaient fait leur œuvre et P. Marchal eut là, pour la première fois, l'occasion de constater dans la nature combien est efficace cette *lutte biologique* qu'il ne cessera de favoriser et de préconiser.

C'est en étudiant certains de ces parasites, petits Hyménoptères appartenant aux familles des Chalcidides et des Proctotrupides, qu'il fut mis sur la voie qui devait le conduire à une de ses plus belles découvertes, celle de la polyembryonie spécifique. Il avait en effet constaté, dans le développement de ces parasites, certains faits inexplicables qui l'incitèrent à profiter d'une invasion importante, sur les Pommiers et les Fusains, des Chenilles fileuses de l'Hyponomeute pour étudier le Chalcidien qui les parasite, l'*Encyrtus fuscicollis*. De même qu'il avait trouvé, assemblées dans l'estomac de la larve de la Cécidomyie destructive de nombreuses larves du Proctotrupide *Polygnotus minutus*, on avait signalé, dans la lymphe de la Chenille d'Hyponomeute des chaînes de cinquante à cent larves d'*Encyrtus fuscicollis*, et l'on pensait que, dans ce cas, la ponte de l'Hyménoptère

avait eu lieu dans la Chenille et que chaque embryon correspondait à l'éclosion d'un œuf. S'entourant de précautions convenables, P. Marchal réussit à observer la ponte de l'*Encyrtus* et constata qu'elle se faisait, non dans la Chenille, mais dans l'œuf du Papillon. Il constata, de plus, que la durée de la ponte était si courte, une demi-minute à deux minutes, qu'il était matériellement impossible que fut déposé dans chaque œuf de l'hôte un nombre d'œufs égal à celui des embryons composant une des chaînes dont nous avons parlé. Des coupes permirent immédiatement de vérifier qu'un seul œuf était en effet déposé dans chacun de ceux de l'Hyponomeute; il fallait donc supposer que cet œuf unique devait se dissocier en un grand nombre d'embryons. L'étude de la suite du développement montra l'exactitude de cette hypothèse et révéla toutes les phases du phénomène. La présence de cet œuf n'apporte nulle entrave au développement de la Chenille qui, ayant achevé sa diapause hivernale, gagne les rameaux du Pommier ou du Fusain et commence à se nourrir. C'est alors que l'œuf d'*Encyrtus* entre, par contre-coup, dans sa phase active et se transforme en un complexe polyembryonnaire qui s'allonge au point de constituer un véritable cordon flottant, à côté du tube digestif de la Chenille. Les cellules se multiplient, se groupent en une multitude de masses muriformes qui vont chacune donner un embryon distinct. A la fin de Juin, les larves sont constituées, rompent le kyste qui les enveloppent, tombent dans la cavité générale de la chenille et en quelques jours en dévorent l'intérieur. Puis, sous l'enveloppe tégumentaire de celle-ci, qui seule persiste, elles se transforment en nymphes qui donnent en Juillet environ une centaine de petits Hyménoptères, tous du même sexe.

Cette découverte d'un mode de reproduction dans lequel de nombreux individus proviennent d'un œuf unique par dissociation de cet œuf dès le début du développement — mode de reproduction, dont un autre Chalcidien et un Protoctrupide, celui précisément de la Cécidomyie destructive, fournirent à P. Marchal de nouveaux exemples — eut un énorme retentissement. A l'époque où elle fut connue,

on ne pouvait rapprocher des faits signalés que le cas d'un Bryozoaire du genre *Lichenopora* chez lequel S. F. Harmer avait décrit la dissociation de l'embryon primitif en un grand nombre d'embryons secondaires. Em. Yung en Suisse, Howard en Amérique commentèrent élogieusement le travail de P. Marchal tandis que Silvestri, en Italie, s'appliquait à retrouver chez d'autres Chalcidiens le phénomène signalé. A. Giard pouvait dire devant les membres de la Société entomologique assemblés: « Comme toutes les découvertes capitales, l'admirable observation de notre collègue P. Marchal sur l'évolution d'*Encyrtus fuscicollis* peut éclaircir une série de faits auparavant obscurs. »

Mais P. Marchal sut dégager lui-même les conséquences biologiques de sa découverte. Il montra la grande analogie existant entre la polyembryonie spécifique et la polyembryonie ou plutôt la blastotomie expérimentale que l'on obtient chez quelques animaux en isolant artificiellement les blastomères. Il souligna même que certains procédés expérimentaux qui conduisent à ce résultat — modification brusque de la pression osmotique, secouage — sont du même ordre que ceux dont on peut reconnaître l'action dans la polyembryonie naturelle des Hyménoptères et en particulier du *Polygnotus minutus*.

Puis, rappelant que tous les individus issus du même œuf sont du même sexe, il conclut que la détermination de celui-ci se fait dans l'œuf d'une façon très précoce, avant même le début du développement embryonnaire. Il a fourni ainsi à Cuénot des arguments pour étayer l'hypothèse, confirmée depuis, que les vrais jumeaux des Mammifères qui sont tous mâles ou tous femelles, proviennent également d'un seul œuf ayant une vésicule germinative unique.

L'étude des Hyménoptères parasites, Platygasters, Trichogrammes, devaient lui réserver encore bien des joies et bien des surprises. Chez les Platygasters, dont beaucoup subissent au cours de leur évolution une hypermétamorphose et ont une larve primaire cyclopoïde, il observa une curieuse localisation du parasite dans l'hôte. C'est

ainsi, par exemple, que l'*Inostoma piricola*, qui pond dans l'œuf de la Cécidomyie des poires, poursuit invariablement son développement dans le cerveau de la larve, sur laquelle il détermine des kystes énormes.

Quant à son mémoire sur les Trichogrammes, paru en 1936, et la dernière en date de ses publications, ce n'est pas sans émotion qu'on le relit. En y retrouvant toutes les qualités qui font si belle et si profonde son œuvre entière, on déplore le destin qui a fauché en pleine activité une intelligence aussi vive, dont on pouvait tant espérer encore.

Ces Trichogrammes sont de petits Chalcidiens qui pondent dans des œufs de Papillons et y accomplissent tout leur développement. L'espèce plus spécialement étudiée par P. Marchal (*Trichogramma cacaecia*) parasitait sur de vieux Cognassiers de son jardin d'Antony, les œufs réunis au nombre de 30 à 60 en amas lenticulaires, d'une Tortricide fort commune *Cacaecia rosana*. Se reproduisant parthénogénétiquement, elle offre la particularité d'avoir annuellement deux générations d'adultes du sexe femelle: l'une post-hivernale et à ailes courtes, l'autre estivale dont les ailes sont bien développées. Ce dimorphisme saisonnier retient d'abord l'attention de Marchal. En effet, si les individus microptères de première génération, dès leur éclosion et sans quitter la ponte dont ils sont issus, peuvent pondre à leur tour dans les œufs non encore parasités du Papillon, il n'en est plus de même pour la seconde génération, dont les femelles n'ont à leur portée, dans cette ponte épuisée, que des coques vides. Elles sont donc obligées de prendre leur vol à la recherche de nouvelles ponte de *Cacaecia* dans lesquelles elles déposeront leurs œufs. Précisément cette génération est ailée, alors que la précédente était incapable de voler! Cette conjoncture harmonieuse, que P. Marchal se refuse, bien entendu, à croire préétablie, lui suggère des expériences qui prouvent que le microptérisme des individus de première génération est simplement dû au ralentissement du métabolisme, ralentissement dont leur évolution durant la saison froide est la cause. Toutefois, le rôle des facteurs génétiques n'est point nié; seulement dit-

il: «ce qui est transmis par hérédité, ce n'est pas le caractère d'une régression alaire apparaissant dans une génération du cycle annuel, mais la propriété que présente l'organisme de répondre par un arrêt de développement de l'aile à l'action de la période froide, combinée à divers facteurs ralentisseurs de la nutrition». L'alternance de ces deux générations est si nettement sous la dépendance des conditions saisonnières et du rythme évolutif de l'hôte que si l'on fait pondre le Trichogramme dans les œufs d'un Lépidoptère à cycle polyvoltin, comme la Piéride du Chou, on constate que le cycle du parasite, s'accéléralant comme celui de l'hôte, peut comporter non plus seulement deux générations, mais jusqu'à neuf, toutes normalement ailées, sauf la dernière, post-hivernale.

P. Marchal insiste sur le fait que la possibilité de faire évoluer les représentants d'une espèce donnée, à un stade très précoce du développement, dans un milieu biologique qui diffère suivant la nature de l'hôte, est extrêmement précieuse pour faire la part de ce qui revient, dans la conduite du développement, à l'hérédité et aux facteurs externes ou internes.

En signalant ainsi l'intérêt de cette étude pour la phénogénétique, P. Marchal suivait une ligne de conduite dont il ne s'est jamais départi et qui rend si suggestive la lecture de ses travaux sur les Insectes: «analyser ou expliquer, sans idée préconçue, les phénomènes dont la connaissance est réellement utile soit pour l'histoire évolutive de l'espèce, soit pour la connaissance en elle-même d'un grand fait biologique».

Ses recherches sur les Pucerons et en particulier sur les Chermes, obéissent aux mêmes directives, et lui fournissent l'occasion d'étudier la régression de la reproduction sexuée et l'établissement de la parthénogenèse indéfinie, la formation de races ou d'espèces physiologiques.

Les Chermes sont des Pucerons qui vivent sur les Conifères. Leur cycle s'accomplit en deux années successives et présente des migrations périodiques entre l'Epicea qui héberge la reproduction

sexuée, joue le rôle de plante nourricière et d'hôte définitif, et un autre Conifère qui n'héberge que des générations parthénogénétiques et joue le rôle d'hôte intermédiaire.

Étudiant le Chermes du Pin, P. Marchal réalise dans son jardin de Fontenay-aux-Roses, où il habitait alors, un dispositif expérimental qui lui permet de contrôler ses observations faites en pleine nature aux environs de Paris et d'assister à la migration du Puceron du Pin silvestre sur l'Épicea. Analysant le phénomène, il en tire sur la différenciation de la sexualité des conclusions importantes. La fondatrice, issue de la génération sexuée, donne par parthénogenèse une abondante descendance dont les représentants perdent peu à peu leur pouvoir de reproduction parthénogénétique jusqu'au moment où apparaissent sur le Pin des ailés de deux sortes: les uns sexupares, c'est-à-dire destinés à faire retour sur l'Épicea pour y produire des sexués, les autres restant sur le Pin où ils se reproduisent parthénogénétiquement. Si l'apparition de la sexualité chez les individus de la première catégorie se montre comme en grande partie régie par des causes internes, une condition externe est néanmoins nécessaire à sa réalisation, l'acte même de la migration: chez les sexupares maintenus captifs la maturation sexuelle ne se produit pas.

Marchal décrit en termes enthousiastes, mais précis, un de ces essaimages particulièrement nombreux auquel il lui fut donné d'assister un jour de Mai ensoleillé. L'énergie dépensée, les phénomènes physiologiques qui en sont la conséquence, l'abondante absorption de sève au moment de l'arrivée sur les jeunes pousses de l'Épicea lui apparaissent comme autant de facteurs indispensables à l'achèvement de la différenciation sexuelle de ces ailés.

Cette migration, du Pin sur l'Épicea, ne se produit que s'il s'agit de l'Épicea du Caucase (*Picea orientalis*). Notre espèce indigène, *Picea excelsa*, n'opère aucune attraction sur le Chermes et les égarés qui pourraient y aboutir ne survivent pas. Or, l'Épicea du Caucase fait défaut dans nos forêts; et là s'est formée une race de ce Chermes pi-

ni dont le cycle est incomplet et qui reste en permanence sur le Pin, s'y multiplie uniquement par parthénogenèse.

Cette race indigène ne se distingue pas morphologiquement de la race orientale. Mais chez les Chermes des Abiés (*Chermes piceæ* et *Nusslini*) à des différences physiologiques analogues à celles qui séparent les deux races du Chermes du Pin s'ajoutent des caractères morphologiques distinctifs qui légitiment d'autant mieux une séparation spécifique que, malgré les essais répétés de P. Marchal, les deux formes se sont toujours montrées irréductibles l'une à l'autre.

Des faits du même ordre, et au moins aussi importants pour la genèse des espèces, ont été découverts par P. Marchal sur le Puceron lanigère et d'autres Eriosomiens. Originnaire d'Amérique, l'*Eriosoma lanigerum* y accomplit son cycle complet avec migration du Pommier sur l'Orme. En France, l'Orme américain manque et une nouvelle race de Pucerons est apparue qui se perpétue indéfiniment sur le Pommier par parthénogenèse. Cependant, au milieu des colonies d'aptères qui se reproduisent ainsi sur le Pommier, se voient à l'automne des ailés, quelques-uns sexupares; mais les femelles qui en sont issues ne trouvant après fécondation pour déposer leurs œufs que des arbres ou des supports impropres au développement d'une fondatrice, celui-ci infailliblement avorte.

Il est donc manifeste que, dans ce cas comme dans celui du Chermes du Pin, il s'est constitué en Europe une race biologique particulière dont la génération sexuée n'aboutit pas. Mais, dans le cas du Puceron lanigère, cette race est définitivement fixée: elle a en effet perdu le pouvoir de compléter son cycle, même en présence de l'Orme américain que P. Marchal lui a vainement offert.

Envisageant alors le processus par lequel a pu se produire la suppression progressive de la reproduction sexuée, dont le Chermes du Pin, le Puceron lanigère, les Chermes de l'Abies sont autant d'étapes, P. Marchal note que, chaque année, les ailés sexupares quittent l'hôte intermédiaire, Pin, Pommier ou Abies, suivant le cas, tandis que seuls les aptères à reproduction parthénogénétique y demeurent.

S'il apparaît parmi ces derniers des individus susceptibles d'hiverner ces aptères auront de grandes chances de former une souche qui aura les mêmes tendances évolutives qu'eux-mêmes. Alors se trouvera ouverte la voie qui conduit, chez une même espèce à la formation de deux races, puis à la formation de deux espèces, l'une évoluant sur l'hôte intermédiaire avec cycle à parthénogenèse exclusive, l'autre à cycle alternant sur deux hôtes différents. Ainsi faite la part qui revient à des facteurs internes-héréditaires, il faut ajouter que l'absence de l'hôte définitif, Epicea ou Orme, peut suffire à imposer une évolution exclusivement parthénogénétique sur l'hôte intermédiaire.

Dans quelque direction que P. Marchal ait travaillé, plus on approfondit son œuvre, plus on est frappé de sa haute portée. De tels résultats ne s'obtiennent que par le concours des plus belles qualités du Naturaliste. Observateur remarquable, c'est au cours de ses promenades à travers champs, à travers bois, qu'il trouve ses sujets d'étude. Patiemment, il se penche sur l'Insecte et le suit dans son milieu naturel, cherchant à déchiffrer les raisons de son comportement. De cette observation minutieuse, mais souvent insuffisante, naît bientôt la nécessité de l'expérience. Celle-ci, longuement pensée, mûrit peu à peu. Quelles que soient les difficultés rencontrées, P. Marchal y fait face avec une ténacité et une ingéniosité surprenantes. Le plus souvent, c'est son propre jardin, à Fontenay-aux-Roses d'abord, plus tard à Antony, qui lui sert de Laboratoire. C'est là qu'il élève les hôtes et fait des plantations qui seront nécessaires à ses élevages, qu'il construit et répartit les cages destinées à obtenir les milliers et les milliers de Pucerons dont il étudie et compare la descendance; c'est là aussi qu'il organise ses vastes dispositifs qui lui permettent d'observer les migrations de retour des Chermes sur l'Epicea oriental. Entourées de toutes les précautions indispensables, répétées aussi souvent qu'il est utile, ses expériences, admirablement conduites, entraînent la certitude. Si le moindre résultat lui

est apparu douteux, il indique comment lever le doute ou s'emploie, s'il le peut, à le lever lui-même. C'est ainsi qu'après avoir constaté l'indifférence de notre Puceron lanigère pour les Ormes américains qu'il se procure en France, il est pris de scrupule sur la portée de ses expériences et se demande s'il n'aurait pas eu affaire à des Ormes hybrides. Mais son ami et admirateur L. O. Howard, chef du Bureau d'Entomologie des États-Unis, lui expédie de jeunes *Utmus americana* de race pure; l'expérience recommencée est concluante.

P. Marchal vivait uniquement pour la recherche et quand on songe à l'étendue de son œuvre (1), à la difficulté des problèmes auxquels il s'est attaqué, à la précision qu'il a mise à les résoudre, on conçoit mieux l'air distrait, absent, qu'il avait souvent dans la vie courante. En réalité, ce «rêveur» ne paraissait tel que parce qu'il pensait fortement et qu'une timidité native l'avait habitué à cultiver cette vie intérieure. P. Marchal, qui cependant vous accueillait volontier d'un sourire, était un solitaire. Ne s'est-il pas dépeint lui-même quand il parle de «l'heureux contemplatif qui, s'isolant aux champs ou dans les bois, se passionne pour l'observation de plein air»? Il ne se livrait guère que dans ses écrits, où l'on retrouve, bien que parfois encore voilées, les traces de l'enthousiasme avec lequel, toute sa vie, il marcha dans la voie de la vérité.

(1) On trouvera la liste complète des publications de P. Marchal dans l'article que lui a consacré P. Vayssière: *Ann. Soc. Ent. France*, 1942, vol. 111, p. 149.