

## FICHE TECHNIQUE

# LA LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES ESPECES INTRODUITES ENVAHISSANTES : SOLUTION MIRACLE OU METHODE RISQUEE ?

## I/ LE PRINCIPE DE LA LUTTE BIOLOGIQUE

### Définition

La lutte biologique (« *biological control* » ou « *biocontrol* » en anglais) consiste à utiliser des organismes vivants\* pour contrôler des espèces introduites devenues envahissantes dans les écosystèmes naturels ou devenues des « **ravageurs des cultures** » dans les agrosystèmes, afin d'en réduire les impacts écologiques et/ou les dommages économiques.

\* il peut s'agir de micro-organismes (champignons, bactéries, virus), d'animaux invertébrés (acariens, insectes, nématodes) ou de vertébrés (reptiles, amphibiens, oiseaux, poissons, mammifères).

Cette méthode de lutte repose sur le postulat qu'une espèce envahissante se multiplie sans limite dans une aire d'introduction car elle n'y a pas été introduite avec son cortège d'**ennemis naturels** (organismes prédateurs, parasites, pathogènes) qui régulent naturellement ses populations dans son aire d'origine. C'est la théorie du « **relâchement écologique** » (« *ecological release* » en anglais)

On distingue plusieurs types de lutte biologique :

- La « lutte biologique classique » par l'**introduction** et l'**acclimatation** de prédateurs (qui chassent et tuent leurs proies), de parasites (qui se développent et se nourrissent au dépend de leur hôte causant une mort rapide ou différée), ou de pathogènes (qui infectent et tuent leurs hôte). Ceux-ci sont appelés « **agents de lutte biologiques** » ou « **auxiliaires des cultures** » dans les agrosystèmes.
- La « lutte autocide » par l'introduction d'un individu de la même espèce, mais modifié (en général stérilisé). Suite à un lâcher massif d'insectes ravageurs **mâles stérilisés** par irradiation ou par des produits chimiques est réalisé, ceux-ci entrent en compétition avec les mâles normaux déjà présents et sont responsables d'accouplements stériles avec les femelles. Il en résulte une baisse du potentiel de reproduction et une décroissance rapide des effectifs de l'insecte ravageur de génération en génération. Cette méthode a été appliquée avec succès en 1962 dans le Sud des Etat-Unis et au Mexique contre la Lucilie bouchère *Cochlyomyia hominivorax* (Diptères), une mouche dont les asticots se développent dans les plaies du bétail et des animaux sauvages, avec le lâcher de 6 milliards de mâles stériles.
- La « lutte inondative » par des **lâchers massifs et saisonniers** d'espèces auxiliaires indigènes ou introduites. Des lâchers de 200 000 à 350 000 guêpes trichogrammes *Trichogramma* (Hyménoptères, Trichogrammatidae) par hectare sont effectués pour la lutte contre la Pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptères, Pyralidés) en France.

- La « lutte microbiologique » par l'utilisation de micro-organismes souvent conditionnés comme des insecticides, appelés également insecticides microbiens ou « **biopesticides** ». *Bacillus thuringiensis* (connu sous le nom « Bt ») qui produit une protéine toxique contre les insectes est cultivé artificiellement et commercialisé dans le monde à grande échelle. Il possède plusieurs souches (appelés « pathotypes ») spécifiques contre les larves de Lépidoptères (notamment la Pyrale du maïs), Coléoptères et Diptères (notamment les moustiques et les simulies). En Nouvelle-Zélande, la variété *B. thuringiensis* var. *kurstaki*, commercialisée sous le nom « Foray 48B », a été utilisée en pulvérisation massive aérienne pour éliminer le papillon ravageur *Orgyia thyellina* (« *white-spotted tussock moth* », Lépidoptères, Lymantriidés) originaire d'Asie et détecté précocement à Auckland en 1996.

## Objectifs

La lutte biologique ne **conduit pas à une éradication (élimination totale)** de l'espèce introduite envahissante ou du ravageur des cultures (dite « espèce-cible »). Son objectif est de réduire durablement leurs effectifs de manière à ramener les dommages à un niveau écologiquement ou économiquement tolérable, c'est-à-dire en dessous de ce que l'on appelle un **seuil écologique ou économique acceptable**. Il s'agit de rétablir une sorte d'équilibre durable entre l'agent de lutte biologique et l'espèce-cible.

L'aspect le plus important de la lutte biologique est la sélection d'agents de lutte biologique qui sont **hautement spécifique à l'espèce-cible** afin qu'ils ne s'attaquent pas à d'autres espèces et ne deviennent pas à leur tour des pestes végétales ou animales.

## Déroulement

Un programme de recherche en lutte biologique classique se déroule en plusieurs étapes (cf. Cronk & Fuller, 1995) :

- 1- **Trouver l'aire d'origine** de l'espèce-cible envahissante. Cela implique des recherches bibliographiques et taxonomiques sur l'espèce-cible ;
- 2- **Etudier l'écologie** de l'espèce-cible dans son aire d'origine ;
- 3- **Rechercher et identifier les ennemis naturels** de l'espèce-cible dans son aire d'origine ;
- 4- **Obtenir les autorisations nécessaires** du pays d'origine afin de collecter et d'expédier les ennemis naturels ;
- 5- **Cultiver ou élever** les ennemis naturels dans un laboratoire de quarantaine ;
- 6- **Effectuer des tests de viabilité, d'efficacité et de spécificité (ou innocuité)** des ennemis naturels en laboratoire pour s'assurer qu'ils survivent, qu'ils contrôlent efficacement l'espèce-cible et surtout qu'ils soient hautement spécifiques à l'espèce-cible sans attaquer d'autres espèces. Cette phase nécessite plusieurs années d'études intensives, selon le nombre d'ennemis naturels à tester ;
- 7- **Approuver** l'introduction des agents de lutte biologique sélectionnés : les résultats d'efficacité et de spécificité sont évalués par un comité d'experts composés de scientifiques, de gestionnaires et d'agents des services gouvernementaux (environnement, agriculture, autres).
- 8- **Introduire** le ou les agents de lutte biologique sélectionné dans la zone où l'on veut contrôler l'espèce-cible. Un plan d'introduction (choix des lieux et des dates

d'introduction) doit être établi afin de maximiser les chances d'établissement des agents de lutte ;

- 9- **Mener un suivi scientifique** sur le terrain afin de s'assurer de la réussite de l'introduction, de l'acclimatation et de l'impact des agents de lutte biologique pendant une durée de 5 à 10 ans.

### Les tests de spécificité

Les différents types de tests effectués en laboratoire sont :

- des tests de « non choix » avec une seule espèce testée, appelés également « tests de famine » (« *starvation tests* » en anglais). Les ennemis naturels sont exposés à des espèces différentes de l'espèce-cible et ont le choix entre se nourrir (s'ils sont non-spécifiques) ou mourir de faim s'ils sont spécifiques de l'espèce-cible ;
- des tests à « choix multiples » avec l'espèce-cible et d'autres espèces à tester ;
- des tests à « choix unique » avec l'espèce-cible et une autre espèce à tester ;

Le choix des espèces à tester dans le cadre de la lutte biologique contre des pestes végétales (plantes envahissantes ou mauvaises herbes des cultures) s'effectue selon la « méthode phylogénétique centrifuge » définie par Wapshere (1989) :

- 1- tester les plantes indigènes et cultivées apparentées à la peste végétale, appartenant à la même famille botanique ;
- 2- puis tester les plantes indigènes et cultivées apparentées à la peste végétale appartenant à des familles voisines dans le même Ordre botanique ;
- 3- éventuellement tester les plantes indigènes et cultivées phylogénétiquement non apparentées mais ayant des caractéristiques morphologiques ou physiologiques similaires (structure foliaire, composés biochimiques).

## **II/ LES INCONVENIENTS ET AVANTAGES DE LA LUTTE BIOLOGIQUE**

### Les inconvénients

- Il y a initialement une dépense en temps, efforts humains et financière importante (coût et durée parfois élevés du programme de recherche).
- Dans le cas où des résultats rapides sont exigés, la lutte biologique agit trop lentement.
- Les effets varient selon les conditions du milieu et ne sont pas garantis.
- Il existe un nombre limité d'ennemis naturels pour chaque espèce-cible.
- Les agents se disséminent le plus souvent seul et le contrôle ne peut pas être localisé.
- C'est une **méthode irréversible**.

Le taux de succès d'un programme de lutte biologique varie entre 0% à 100% selon les cas. Au niveau mondial, environ 5000 introductions de plus de 1000 espèces d'agents de lutte biologique pour contrôler des insectes nuisibles ont été effectués, avec un taux de **succès moyen de 10-15%** ; environ 1100 relâchés de 365 espèces d'insectes et de champignons sur 133 espèces de plantes envahissantes et mauvaises herbes, avec un taux de **succès moyen de 25%** (Follett & Duan 2000, Perrings *et al.* 2000).

Le taux de succès moyen des programmes de lutte biologique dans les îles du Pacifique était estimé à 39% dans les années 1980 (Hokkanen 1985).

A Hawaii, entre 1890 et 1985, sur un total de 679 agents de lutte biologiques introduits, seul 243 (36%) se sont acclimatés (Funasaki *et al.* 1988). Sur les 17 pestes végétales-cibles, 10 sont contrôlées totalement ou partiellement soit un succès de 59% ; sur les 114 arthropodes nuisibles, 51 sont contrôlés totalement ou partiellement soit 45% de succès ; 33 espèces (13%) introduites comme agents de lutte biologique se sont attaqués à des espèces indigènes ou cultivées non-cibles.

En Nouvelle-Zélande, sur les 6 programmes de lutte contre les mauvaises herbes et plantes envahissantes, un seul a été un succès total, 4 ont été des succès partiel et un seul a échoué. Sept autres programmes actuellement en cours n'ont pas encore été évalué (Fowler *et al.* 2000).

En Australie, 76% des agents de lutte biologique introduits pour lutter contre les pestes végétales n'ont pas été efficaces (Low 1999).

Parmi les multiples causes d'échec recensées : l'ennemi naturel ne supporte pas le transfert de son aire d'origine vers le laboratoire de quarantaine ; il ne survit pas en laboratoire ou son cycle de vie n'est pas maîtrisé ; il se révèle être peu efficace en laboratoire ; il n'est pas hautement spécifique de l'espèce-cible et est donc éliminé des tests ; il ne survit pas lorsqu'il est introduit dans la zone à contrôler ; il n'arrive pas à se reproduire ou se disséminer dans l'aire d'introduction pour des raisons abiotiques (climat) ou biotique (prédateurs, parasites) ; il n'est pas efficace sur le terrain et ne contribue pas à réduire significativement les populations de l'espèce-cible.

La durée moyenne d'un programme de lutte biologique varie entre **5 et 10 ans** avant d'obtenir des résultats concluants (positifs ou négatifs) et son coût moyen est estimé à **100 000 dollars US par an** (environ 2 M CFP/an). Selon d'autres études, un programme de lutte biologique complet coûte en moyenne entre **1 à 2 millions de dollars US** par espèce-cible.

### Les avantages

- Effets permanents une fois que les ennemis naturels sont bien établis.
- Pas d'effets secondaires nocifs (absence de résidus chimiques, de pollution chimique).
- L'agent est sans danger pour l'environnement ou les cultures car il est spécifique à l'espèce-cible.
- L'agent se développe, se reproduit et se dissémine seul. Il peut s'étendre à tous les habitats et répondre aux fluctuations en nombre de l'espèce-cible.
- Pas de phénomènes de résistance d'insectes ravageurs comme pour l'utilisation d'insecticides.
- L'effet est souvent graduel et ne cause pas de perturbation forte sur l'environnement.
- Les dépenses ne sont pas renouvelables car une fois le système bien établi, aucun frais supplémentaire n'est nécessaire\*.

\*Une analyse coût/bénéfice pour le programme de lutte biologique contre *Lythrum salicaria* (« purple loosestrife », famille botanique des Lythracées), originaire d'Australie et introduite comme ornementale aux Etats-Unis où elle est devenue une plante envahissante dans les zones humides, a montré que si le coût initial des recherches scientifiques s'est monté à 1,7 millions de dollars US par an, le bénéfice économique réalisé est estimé à 46 millions de dollars US par an. La lutte biologique

contre la mauvaise herbe *Chondrilla juncea* (« *skeleton weed* », Composées) en Australie entre 1975 et 2000 a coûté 3,1 millions de dollars US et le bénéfice économique est estimé à 13,9 millions de dollars (Greathead in Hokkanen & Lynch 1995).

### III/ EXEMPLES DE LUTTE BIOLOGIQUE DANS LE MONDE

La lutte biologique s'est développée à partir de la seconde moitié du XIX<sup>ème</sup> siècle pour protéger l'agriculture des espèces phytophages, pathogènes, parasites « ravageurs des cultures ». En 1873, Jules Planchon essaye d'utiliser des acariens prédateurs *Tyroglyphus phylloxerae* (Acaridés, Tyroglyphidés) originaires d'Amérique du Nord pour lutter contre le phylloxéra *Viteus (Dactylosphaerae) vitifoliae* (Homoptère, Phylloxeridés), un insecte qui détruit les vignes françaises en s'attaquant à leurs racines ; en 1888, le premier succès remarquable est obtenu avec l'introduction de la coccinelle d'Australie *Rodolia (Vedelia) cardinalis* (ou « *Vedalia beetle* » en anglais, Coléoptères, Coccinellidés) prédatrice de la cochenille des agrumes *Icerya purchasi* (Homoptères, Margarodidés) dans les vergers de Californie. Dans le Pacifique, l'un des tous premiers programmes de lutte biologique a été initié en 1902 à Hawaï'i avec l'introduction de 23 espèces d'insectes en provenance du Mexique pour éliminer l'arbuste épineux envahissant *Lantana camara* (Verbénacées).

#### Exemples de réussite

- Les cactus *Opuntia inermis* et *Opuntia stricta* (« *prickly pear cactus* », Cactacées) ont envahi l'Australie au XIX<sup>ème</sup>, avec plus de 24 millions d'hectares dans le Queensland et dans la Nouvelle-Galles du Sud recouverts par des fourrés épineux impénétrables. L'introduction en 1925 d'un petit papillon ou pyrale *Cactoblastis cactorum* (Lépidoptères, Pyralidés) originaire d'Argentine, dont la chenille se nourrit de jeunes pousses des cactus, a réduit de façon considérable les populations de cactus. Aux îles Hawaï'i, les surfaces envahies par *Opuntia ficus-indica* ont été considérablement réduites grâce à l'introduction de cet agent de lutte biologique, passant de 26 400 ha à 3 080 ha de 1949 à 1965.
- La fougère aquatique *Salvinia molesta* (Salviniacées) originaire du Brésil a envahi dans les années 1930 de nombreux lacs et rivières tropicaux d'Afrique, d'Asie, Inde, Malaisie, Papouasie Nouvelle-Guinée et Australie, bloquant les transports fluviaux, obstruant les canaux et systèmes d'irrigation et étouffant les écosystèmes aquatiques. Son contrôle a été effectué par un petit charançon phytophage *Cyrtobagous salviniae* (Coléoptères, Curculionidés) de 2 mm de long, très spécifique, dont les adultes se nourrissent des bourgeons, et les larves creusent des tunnels dans les tiges et racines. En Nouvelle-Guinée, *Salvinia molesta* fut ainsi réduite de 200 km<sup>2</sup> à 2 km<sup>2</sup> entre 1983 et 1985 après l'introduction des charançons qui ont détruits deux millions de tonnes de salvinies.
- Contrôle de l'aleurode floconneux des agrumes (*Aleurothrixus floccosus*, Homoptères, Aleyrodidés) signalé dans le Sud de la France en 1966, par l'introduction d'une guêpe parasitoïde *Cales noacki* (Hyménoptères, Aphelinidés) originaire du Chili et relâchée en 1971. En trois ans, elle s'était répandue à 150 km du point de lâcher initial, et la réduction de l'insecte nuisible a été de l'ordre de 99%.

- Introduction en Australie en 1971 d'un champignon pathogène ou « rouille » *Puccinia chondrillina* (Urédinales, Pucciniacées) pour contrôler la mauvaise herbe *Chondrilla juncea* (« skeleton weed », Composées) originaire d'Europe, avec la réduction à 1% de sa densité initiale.
- Introduction et acclimatation dans l'île de Saint-Hélène (Océan Atlantique) en 1993-1994 d'une coccinelle *Hyperaspis pantherina* (Coléoptères, Coccinellidés) comme prédateur de la cochenille *Orthezia insignis* (Homoptères, Ortheziidés) originaire d'Amérique du Sud et introduite accidentellement dans les années 1980, afin de sauvegarder les plantes indigènes, notamment l'arbre endémique *Commidendrum robustum* (Composées) qui a commencé à être attaqué en 1991 et dont les effectifs avaient diminué de 10% (soit 400 arbres morts) suite à l'attaque de cette cochenille.
- Dans le Pacifique, utilisation à partir de 1966 d'un virus *Baculovirus oryctes* découvert en Malaisie pour la lutte contre le scarabé-rhinocéros du cocotier *Oryctes rhinoceros* (Coléoptères, Scarabéidés) introduit avec des plants d'hévéa aux îles Samoa entre 1909 et 1919 qui s'est ensuite répandu à Wallis, Palau, Tonga, Papouasie Nlle Guinée, Fiji, mais pas en Polynésie française. Une diminution des populations d'*Oryctes* de 80% a été observée à Wallis après que le virus y a été introduit en 1970.

### Exemples d'échecs

- Tentatives répétées en France dans les années 1930-50 pour lutter contre le Doryphore *Leptinotarsa decemlineata* (Coléoptères, Chrysomélidés) originaire du Colorado et dévoreur des feuilles et tiges de la pomme de terre (Solanacées), notamment avec une Punaise *Perillus bioculatus* (Hétéroptères, Pentatomidés). Le prédateur, s'il peut juguler temporairement une pullulation de Doryphore, ne peut s'acclimater définitivement faute d'une coïncidence chronologique entre le cycle de l'hôte et de la punaise.
- L'insecte *Teleonemia scrupulosa* (Hémiptères, Tingidés) introduit en Ouganda (Afrique) dans les années 1950 pour lutter contre *Lantana camara* (Verbénacées), s'est attaqué aux champs de sésame (*Sesamum indicum*, Pédaliacées) causant des dommages économiques importants.
- L'introduction de la mangouste carnivore *Herpetes auropunctatus* (Viverridés), originaire d'Inde, en Jamaïque, aux Antilles, dans les îles Fidji, à Maurice et Hawai'i (vers 1883) pour contrôler les rats dans les plantations de canne à sucre, a eut un impact désastreux sur les oiseaux indigènes et endémiques dans ces îles.
- La chouette-effraie (*Tyto alba*, Tytonidés) introduite dans les îles de Lord Howe (1922-1930), Seychelles (1951-1952) et Hawaii (1958-1963) pour lutter contre les rats s'est également attaquée aux oiseaux indigènes et endémiques.
- Le crapaud géant *Bufo marinus* (« cane toad », Bufonidés) originaire d'Amérique du Sud a été introduit en Australie en 1935 pour lutter contre un insecte ravageur de la canne à sucre (« grey backed cane beetle », Coléoptères). Plus de 62 000 jeunes crapauds ont été introduits dans la région du nord Queensland. Ils se sont ensuite propagés à la vitesse de 30 à 50 km par an dans toute la région et les Territoires du Nord. Prédateur redoutable

d'invertébrés indigènes, d'insectes aquatiques et même de grenouilles indigènes, ce crapaud produit également un poison toxique pour l'homme.

- Le petit papillon *Cactoblastis cactorum* (Lépidoptères, Pyralidés) qui a réussi à contrôler les *Opuntia* envahissants en Australie, a été également introduit en 1957 dans les îles Caraïbes et a atteint en 1989 la Floride où il menace 6 espèces de cactus indigènes dont le très rare cactus sémaphore *Opuntia spinosissima*, espèce protégée aux Etats-Unis. L'impact économique de ce papillon sur les cactus *Opuntia* du Mexique où ils sont localement utilisés (alimentation pour le bétail et fruits consommés par l'homme) n'a pas encore été évaluée.
- Les poissons *Gambusia affinis* et *G. holbrooki*, *Poecilia litipinna* et *P. mexicana* (Poeciliidés) introduits dans les cours d'eau pour contrôler les moustiques ont causé le déclin de nombreux poissons et d'insectes aquatiques indigènes et endémiques en Australie et à Hawaii, notamment la régression d'une demoiselle endémique du genre *Megalagrion* (Odonates) (Englund 1999).
- Les tentatives pour contrôler la jacinthe d'eau *Eichhornia crassipes* envahissante dans les cours d'eau aux Etats-Unis par l'introduction dès 1972 de charançon phytophages d'Amérique du Sud, *Neochetina eichhorniae* et *N. bruchi* (Coléoptères, Curculionidés) n'ont pas été concluantes dans toutes les zones d'introduction en raison de facteurs abiotiques (température, qualité de l'eau).
- Les charançons *Rhinocyllus conicus* (Coléoptères, Cucurionidés) d'Europe ont été introduits au Canada en 1968 et Virginie en 1969 pour contrôler des populations de chardons envahissants du genre *Carduus*. Dans les années 1980, on s'aperçoit qu'ils s'attaquent également à des chardons indigènes du genre *Cirsium* protégées aux Etats-Unis.
- La mouche parasitoïde *Bessa remota* (Diptères, Tachinidés) introduite en 1925 aux îles Fidji pour contrôler le papillon du cocotier *Levuana iridescens* (Lépidoptères, Zyganidés) est souvent citée comme exemple de succès dans la lutte biologique. Or cet insecte aurait causé l'extinction de plusieurs espèces endémiques de papillons Zyganidés (Howarth 1991).
- La guêpe parasitoïde d'oeuf *Trissolcus basalis* (Hyménoptères, Scelionidés) et la mouche *Trichopoda pilipes* (Diptères, Tachinidés) introduites dans les années 1960 à Hawaii comme agents de lutte biologique contre la punaise verte *Nezara viridula* (Hétéroptères, Pentatomidés) attaquent également la plus grande punaise endémique *Coleotichus blackburniae* (« koa bug », Hémiptères, Scutellaridés).
- Une étude scientifique récente montre que plus de 120 espèces de guêpes et mouches parasitoïdes ont été introduite aux îles Hawaii pour lutter contre les papillons nuisibles pour l'agriculture depuis un siècle. De nombreuses espèces de parasitoïdes sont retrouvées dans les forêts humides et les marais d'altitude à Kauai où 20% des chenilles de papillons Lépidoptères indigènes ou endémiques est attaqué (Henneman & Memmott, 2001).
- La mouche parasitoïde *Compsilura concinnata* (Diptères, Tachinidés) introduite pour contrôler le Bombyx disparate *Lymantria dispar* (« Gypsy moth », Lépidoptères, Lymantridés) aux Etats-Unis – 92 millions de parasites lâchés à diverses reprises et

différents sites entre 1906 et 1986 - attaquent également des larves de papillons de nuit indigènes (« *Silk moth* »).

- En 1995, des chercheurs australiens du CSIRO ont inoculé un virus mortel à des lapins dans une île isolée au Sud de l'Australie, le RCD (« *Rabbit Calicivirus Disease*»), sorte d'hépatite virale. Le virus a décimé 7 millions de lapins après sa libération, mais des mouches ont propagé le virus RCD sur le continent voisin en Australie méridionale, puis en Nouvelle Galles du Sud et au Queensland à une vitesse de 8 km par jour. Le virus de la myxomatose relâché en Australie dans les années 50 pour lutter contre ces mêmes lapins avait été lui un échec en raison de l'apparition de phénomènes de résistance à la maladie.

De nombreux échecs passés ont résulté de l'introduction d'agents de lutte biologique non-spécifiques à l'espèce-cible. Pour éviter de nouvelles catastrophes écologiques ou économiques, un protocole de lutte biologique intitulé « **Code de conduite pour l'importation et le lâcher d'agents de contrôles exotiques** » a été établi en 1996 par la Convention Internationale de la Protection des Végétaux des Nations Unies (« *International Plant Protection Convention* » ou IIPC). Il fournit une approche la plus sécurisée et la moins coûteuse possible pour résoudre les problèmes causés par les espèces étrangères envahissantes ([www.fao.org/ag/agp/agpp/pq/default.htm](http://www.fao.org/ag/agp/agpp/pq/default.htm)).

## IV/ HISTORIQUE DE LA LUTTE BIOLOGIQUE A TAHITI

### Des résultats mitigés

- Le Busard de Gould ou Busard des roseaux *Circus approximans* (Accipitridés) a été introduit vers 1885 pour lutter contre les rats à Tahiti, et le Merle des Moluques ou Martin triste *Acridotheres tristis* (Sturnidés) entre 1908-1915 pour lutter contre les guêpes introduites (*Polistes spp.*). Le premier a contribué au déclin d'oiseaux indigènes et endémiques comme la Sterne blanche *Gygis alba* (Sternidés), la fauvette (*Acrocephalus caffer*, Muscicapidés) ou le Ptilope de la Société (*Ptilinopus purpuratus*, Colombidés), et l'extinction du lori-nonnette (*Vini peruviana*, Psittacidés) et du Carpophage du Pacifique (*Ducula pacifica aurorae*, Colombidés) à Tahiti ; le second au déclin de la fauvette des Marquises (*Acrocephalus caffer mendanae*, Muscicapidés), la salangane des Marquises (*Aerodramus ocistus*, Apodidés), et du Ptilope des Marquises (*Ptilinopus dupetitthouarsii*, Columbidae) à Hiva Oa où il a été introduit.
- Introduction en 1916 au Jardin d'Essai de Mamao et dans la vallée de la Fautaua de 150 mouches *Ophiomyia lantanae* (Diptères, Agromyzidés) dont les larves mineuses s'attaquent aux graines de *Lantana camara* (Verbénacées) qui envahit les pâturages depuis son introduction en 1853 à Tahiti comme plante ornementale. Le lantana est toujours l'une des plantes envahissantes les plus agressives en Polynésie française.
- Le Grand Duc de Virginie *Bubo virginianus* (Strigidés) introduit à Hiva Oa en 1927 par Mgr Le Cadre, en provenance de San Francisco, pour lutter contre les rats a contribué à la diminution voire la disparition des Ptilopes des Marquises (*Ptilinopus dupetitthouarsii* et *P. mercieri*, Columbidae).



- Essai d'introduction en 1927 par le Dr. Wilder, botaniste américain, d'insectes parasites de la mouche des fruits. La centaine de parasites introduits en provenance de Hawaii et donnés au directeur de l'agriculture de l'époque n'ont pas survécu.
- Introduction par Harrison W. Smith, fondateur du jardin botanique de Papeari, de l'insecte *Ploesius javanus* (Coléoptères, Histéridés) originaire de Java puis ramené aux îles Fidji, pour lutter contre le charançon *Cosmopolites sordidus* (Coléoptères, Curculionidés) originaire de Malaisie dont les larves creusent des galeries dans les troncs des bananiers. La larve de *Ploesius* se nourrit des larves du charançon ravageur. Depuis l'introduction de cet insecte prédateur à Tahiti, les peuplements de fe'i (*Musa fehi*, Musaceae) se serait reconstitué peu à peu dans les vallées où des lâchers ont été effectués (Millaud 1952).
- Introduction par Boubée en 1948 de la coccinelle prédatrice *Rodolia (Novius) cardinalis* (Coléoptères, Coccinellidés) à l'occasion d'une mission qu'il effectua en Nouvelle-Zélande pour lutter contre la cochenille ou « pou blanc » *Icerya seychellarum* (Homoptères, Margarodidés) qui recouvre les fruits d'une couche cireuse appelée fumagine. Selon R. Millaud (1952), *Rodolia (Novius) cardinalis* ne serait pas un bon prédateur d'*Icerya seychellarum* et c'est la raison pour laquelle cette coccinelle n'a pas été retrouvée trois ans après son introduction.
- Introduction en 1977 de l'euglandine ou escargot carnivore *Euglandina rosea* (Gastéropodes pulmonés, Spiraxidés) originaire d'Amérique latine et de Floride pour lutter contre l'achatine herbivore *Achatina fulica* (Achatinidés), escargot géant introduit en 1967 et causant des dégâts sur les cultures. L'euglandine a provoqué l'extinction des 7 espèces d'escargots arboricoles endémiques de Moorea *Partula spp.* (Partulidés) en l'espace de 10 ans et menace de faire disparaître toutes les autres espèces de Polynésie française qui ont fortement régressé. Auparavant introduite en 1955 à Hawaï'i, l'euglandine est tenue responsable de la disparition de 15 à 20 espèces d'escargots endémiques *Achatinella*.
- Introduction entre 1963 et 1979 d'un Hyménoptère parasite *Tetrasticus brontispae* (Hyménoptères, Eulophidés) pour lutter contre l'Hispine mineuse *Brontispa longissima* (Coléoptères, Chrysomélidés). Cet insecte ravageur originaire d'Indonésie et Java, a été introduit vers 1961 à Tahiti en provenance de Nouvelle-Calédonie vraisemblablement avec certains palmiers ornementaux, et s'attaque aux jeunes feuilles de cocotiers et autres palmiers. L'installation du parasitoïde a nécessité un très grand nombre de lâchers. Cependant si celui-ci s'est bien acclimaté, il ne s'est pas révélé localement très efficace contre l'Hispine (Cochereau 1972, Paulian 1988: 161). On peut en effet toujours observer des dégâts non négligeables sur les jeunes cocotiers (Hammes & Putoa 1986).
- Introduction dans les années 1960 de plusieurs coccinelles prédatrices (notamment *Rhyzobius satelles* Coléoptères, Coccinellidés) pour lutter contre le pou du cocotier *Aspidiotus destructor* (Homéoptères, Diaspididés) introduit vers 1889 et pouvant provoquer le dessèchement des feuilles de cocotier et de bananier. Des lâchers plus récents de coccinelles *Rhyzobius (Lindorus) lophantae*, *Rodolia pumila* d'Asie et *Rodolia (Novius) cardinalis* d'Australie (Coléoptères, Coccinellidés) ont été effectués dans les atolls des Tuamotu pour lutter contre le pou du cocotier et la cochenille *Icerya seychellarum* (Homoptères, Margarodidés).

- Introductions successives dans les îles de la Société (Tahiti, Moorea, Maïao) et Mangareva (Gambiers) en 1975, Rangiroa en 1980, les Marquises en 1981, d'un moustique non hématophage (c.-à-d. non piqueur) *Toxorhynchites amboinensis* (Diptères, Culicidés) dont les larves sont des prédateurs de moustiques piqueurs *Aedes aegypti* et *A. polynesiensis* vecteurs de la dengue et de la filariose. Le *Toxorhynchites* n'a pas donné de résultats tangibles, et ne diminue les populations de moustiques que d'environ 10 à 20% (Rivière 1988).
- Projet d'introduction à Tahiti en 2002 de la guêpe *Fopius arisanus* (Hyménoptères, Braconidés), parasitoïde des œufs des mouches des fruits des Téphrididés auquel appartient le genre *Bactrocera*. Selon le Secrétariat de la Communauté du Pacifique, cet insecte parasitoïde originaire d'Asie introduit aux îles Fidji en 1951, dans les Etats fédérés de Micronésie en 1997 et également présent aux îles Cook, Palau, Samoa et Tonga, n'a pas donné de résultats satisfaisants. Introduit dans les années 50 en Australie pour lutter contre la mouche des fruits du Queensland *Bactrocera tryoni*, il a parasité sept autres espèces de Dacynés et de Trypétinés sans avoir d'action tangible sur l'espèce-cible (Allwood *et al.* 2001).

## V/ LE PROGRAMME DE LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LE MICONIA

La mise au point d'une méthode de lutte biologique pour contrôler l'arbre introduit envahissant *Miconia calvescens* (Mélastomatacées) à Tahiti avait été proposée dès 1989 (Hammes & Birnbaum 1989) en raison de l'importance de l'impact écologique de l'invasion, de la surface envahie (plus de 80 000 ha), et du relief abrupt de Tahiti. La lutte manuelle par arrachage des plantules et jeunes plants et par coupe des arbres adultes n'est en effet possible que dans des îles où les zones envahies sont peu nombreuses, de petite surface, bien localisées et facilement accessibles (comme à Raiatea et Tahaa dans la Société, ou Nuku Hiva et Fatu Hiva aux Marquises). Le contrôle chimique à grande échelle n'est pas envisageable à cause du risque de pollution chimique des rivières et nappes phréatiques, et d'élimination des espèces végétales endémiques du fait qu'il n'existe pas d'herbicide spécifique au miconia.

Des ennemis du miconia ont été observés à Tahiti, mais ceux-ci ne sont pas spécifiques: le hanneton défoliateur ou scarabé chinois (*Lepadoretus sinicus*, Coléoptères, Scarabéidés) introduit accidentellement à Tahiti en 1974 en provenance d'Hawaii, et qui transforme parfois les feuilles de miconia en dentelle, s'attaque en effet à plus de 50 autres plantes cultivées. De même, on trouve sur les feuilles de miconia une algue pathogène *Cephaleuros virescens* qui forme des lésions de couleur orangée, et un champignon pathogène *Phoma sp.* qui s'attaque aux tiges et aux branches, mais ce sont des agents pathogènes généralistes qui s'attaquent à d'autres plantes (E. Killgore, comm. pers.). Des insectes xylophages (mangeurs de bois) de la famille des Lathridiidés (Coléoptères) ont été identifiés sur miconia (R. Putoa, comm. pers.), mais uniquement sur des arbres déjà sénescents. Un champignon pathogène *Phytophthora* a été également isolé sur des tige dépérissantes de miconia (L. Mu, comm. pers.), mais son identification, son efficacité et surtout sa spécificité n'ont pas été testés.

## Déroulement du programme

- Premières missions d'exploration menées au Costa Rica et au Brésil entre 1993-1995 par l'entomologiste Robert Burkhart du HDOA (Hawaii Department of Agriculture) avec la découverte d'environ 50 espèces d'insectes phytophages ou xylophages et de 6 champignons pathogènes. Il s'agit essentiellement de chenilles de Lépidoptères, de larves de Coléoptères Chrysomélidés et Curculionidés, d'insectes Homoptères causant des galles, et également de fourmis coupeuses de feuilles (« *leaf cutter ant* ») ;
- Envoi entre 1995-1996 des ennemis naturels au laboratoire de quarantaine du Plant Pest Control Branch du HDOA basé à Honolulu. La majorité des insectes n'a pas survécu au transfert ou ne s'est pas développée dans les conditions d'élevage au laboratoire ;
- Signature d'une convention de collaboration entre le Gouvernement de la Polynésie française et le Hawaii Department of Agriculture en 1997 (montant alloué de 3 M CFP pour un programme d'un total de 23 M CFP) ;
- Exploration au Costa Rica et Guatemala en 1997-1998 par l'entomologiste Moshen Ramadan du HDOA et envoi de 3500 adultes d'insecte Chrysomélidés phytophages, ainsi que des spécimens de Lépidoptère Lasiocampidés aux larges grégaires et de petits Coléoptères Curculionidés s'attaquant aux fruits et aux fleurs de miconia ; aucun de ses ennemis naturels n'ont survécu ou passé les tests de spécificité avec succès.
- Découverte par le phyto-pathologue Robert W. Baretto de l'Université Fédérale de Viçosa au Brésil de plusieurs champignons pathogènes causant des maladies foliaires sur miconia : *Pseudocercospora miconiae*, *Coccodiella miconiae* (syn. *Coccostroma myconiae*), *Phomopsis miconiae* et *Colletotrichum gloeosporioides* forma specialis *miconiae* (ou *Cgm*)\*.

\* Il existe de nombreuses souches de *Colletotrichum gloeosporioides* (Coelomycètes, Mélanconiales) spécifiques à des espèces de plantes ou à des familles botaniques. *Colletotrichum gloeosporioides* forma specialis *clidemiae* en provenance du Panama a été introduit en 1986 à Hawaii pour lutter contre une autre Mélastomatacée envahissante à Hawaii, *Clidemia hirta*. *Colletotrichum gloeosporioides* forma specialis *aeschynomene* est connu pour avoir contrôlé la peste végétale *Aeschynomene virginica* (Légumineuse) dans les cultures de riz et soja en Arkansas aux Etats-Unis. Un mycoherbicide (« Collego ») a été mis au point avec cette souche de champignon et est restreint aux espèces de la sous-famille des Faboidées (Légumineuses).

- Envoi et culture du Cgm en laboratoire au HDOA par la phyto-pathologue Eloise Killgore ; le champignon cause une anthracnose sur le miconia, c'est-à-dire des lésions foliaires (tâches sur les feuilles) suivie d'une défoliation complète et d'un dépérissement des tiges. La défoliation est totale au bout de 30 jours et entraîne la mort des plantules au laboratoire;
- Les tests de spécificité menés sur une trentaine de plantes cultivées ou indigènes de la famille des Melastomatacées et des autres familles voisines appartenant à l'ordre des Myrtales (Myrtacées, Lythracées, Onagracées, Combrétacées et Thymélaécées). Des Mélastomatacées endémiques des îles de la Société ont été envoyées par la Délégation à la Recherche entre 1997 et 1999, puis testées par le HDOA. Les résultats finaux des tests répétés démontrent que **le Cgm est hautement spécifique et ne s'attaque qu'au miconia** ;
- Introduction du Cgm à Hawaii par le HDOA en 1997 après autorisation des autorités fédérales américaines (US Department of Agriculture, US Department of the Interior, Fish & Wildlife Service)

- Introduction du Cgm à Tahiti par la Délégation à la Recherche en collaboration avec le HDOA le 14 avril 2000 après avis favorables du Comité de la Protection des Végétaux, de la Commission des Sites et Monuments Naturels et du Conseil des Ministres ;
- Suivi scientifique mené entre 2000 et 2002 par la Délégation à la Recherche dans la zone-test où le Cgm a été introduit à Tahiti.

### **Le suivi scientifique**

Il s'agit d'une phase du programme de lutte biologique souvent négligée, mais d'importance primordiale : elle permet en effet de déterminer si les agents de lutte biologiques sont efficaces après leur introduction, c'est-à-dire de voir si les populations de l'espèce-cible diminuent, et donc d'évaluer le succès du programme.

Dans le cas du Cgm utilisé contre le miconia à Tahiti, il fallait vérifier :

- 1- son acclimatation dans la zone-test ;
- 2- sa reproduction (sporulation) ;
- 3- sa dissémination hors de la zone-test ;
- 4- son impact sur le miconia.

La zone-test a été installée sur le plateau de Taravao au dessus du lac artificiel de Vaiufaua, vers 620-640 m d'altitude (lat. 17°46'49''S, long. 148°15'06''W). Plusieurs raisons ont guidé le choix de ce site :

- sa facilité d'accès par la route ;
- il s'agit d'un domaine territorial géré par le Service du Développement Rural ;
- la pluviométrie moyenne y est supérieure à 3300 mm/an (données Météo-France) ;
- il s'agit d'une zone complètement envahie par le miconia, avec des densités variant entre 4 et 7 plants/m<sup>2</sup>.

Un total de 110 plantules et jeunes plants de miconia de taille comprise entre 20 cm et 1,5 m de hauteur a été marqué et inoculé par pulvérisation d'une solution de Cgm. Les plants sont mesurés (hauteur totale, diamètre à la base, dbh, nombre total de feuilles, longueur et largeur des plus grandes feuilles) et les dégâts causés par le Cgm estimés (nombre de feuilles infectées, nombre de tâches foliaire par feuille, pourcentage de dégâts foliaires par feuille) au cours du temps.

### **Résultats du suivi scientifique entre 2000 et 2002**

#### **Mai-novembre 2000**

- En 3 semaines, apparition des premières tâches foliaire. 97% des plantules et jeunes plants « traités » (c.-à-d. inoculés par pulvérisation) sont « infectés » par le Cgm (c.-à-d. présentant des tâches foliaires) ;
- Après 2 mois, 100% des plants traités sont infectés ; observation d'une première plantule complètement défeuillée ; 16% des plants traités présentent des dommages multiples (feuilles déchirées ou tordues, apex de tiges pourris) ;
- Après 4 mois, 85% des feuilles par plant sont attaquées avec entre 30 et 40 tâches foliaires par feuille et des dégâts foliaires sur 20 à 30 % de leur surface ;
- Après 5 mois, on assiste à une baisse du nombre de feuilles attaquées à 35% en raison de la production de nouvelles feuilles saines par les plants de miconia traités, et par la chute des vieilles feuilles attaquées. La non-contamination des jeunes feuilles démontre que le

champignon ne semble pas se reproduire, ni se disséminer. Cette absence de reproduction est attribuée à la période de sécheresse particulièrement prononcée entre septembre et novembre 2000 avec seulement entre 144-216 mm de pluie tombée à Taravao contre 212-355 mm en moyenne dans les 10 dernières années (Météo-France, comm. pers.).

#### Avril 2001

1 an après l'introduction du Cgm dans la zone-test, très peu de nouvelles tâches foliaires sont observées sur les plants de miconia traités. Elles sont uniquement notées sur des jeunes plantules situées sous les plants infectés, ce qui suppose une dissémination locale par gravité du Cgm mais toujours pas de reproduction, ni de dissémination (E. Killgore, comm. pers.).

#### Octobre 2001

Apparition de nouvelles tâches foliaires sur les plantes inoculées dans la zone-test mais également en dehors de la zone-test, signe d'une reproduction effective et d'un début de dissémination (E. Suhas, comm. pers.).

#### Juillet 2002

- 100% des plantules et jeunes plants inoculés par pulvérisation sont infectés dans la zone-test ;
- 10% d'entre eux sont morts (il s'agit de plantules, d'une hauteur moyenne de 60 cm) ;
- 50% des plants infectés encore vivants présentent des dommages multiples (dégâts foliaires, feuilles pendantes, déchirées ou tordues, ou attaquées par des insectes, apex de tiges morts ou pourris, tiges pourries ou attaquées) c'est-à-dire une croissance fortement ralentie ;
- 98% des feuilles par plant sont attaquées et présentent des tâches foliaires avec des dégâts foliaires moyens de 25% ;
- les feuilles des grands arbres adultes de miconia situés au-dessus des plantes infectées sont également touchées, mais leur difficulté d'accès ne permet pas d'estimer les dommages foliaires ;
- aucune espèce végétale indigène ou introduite autre que le miconia n'est infectée par le Cgm dans la zone-test et hors de la zone-test ;
- la dissémination du Cgm s'est effectuée sans intervention humaine dans un rayon d'au moins 2 km (c.-à-d. toutes les plantules et jeunes plants de miconia dans ce rayon sont infectés) entre 450 m et 950 m d'altitude. Les plants de miconia isolés en forêt naturelle d'altitude encore peu envahie sont tous infectés.

#### Perspectives

- Poursuite du suivi scientifique dans la zone-test de Taravao pour avoir une estimation réelle de l'impact du Cgm sur les populations de miconia. Le taux de mortalité des plants peut en effet s'accroître avec le temps ou se stabiliser à un seuil maximal. Si les conditions climatiques sont favorables, la dissémination du champignon sur l'ensemble de la presqu'île de Tahiti Iti devrait se faire en 5 années.
- Installation d'une seconde zone-test, située au centre de l'île de Tahiti Nui au-dessus du lac Vaihiria et avant le col Urufau vers 600 m d'altitude. La pluviométrie y dépasse les 7000 mm/an (Atlas de la Polynésie française, 1993) et la zone est très fortement envahie par le miconia. L'introduction du Cgm se fera au début d'octobre 2002, juste avant la saison des pluies afin de favoriser l'acclimatation, la reproduction et la dispersion du

Cgm. Le même protocole expérimental de mesures et de suivi scientifique sera utilisé pendant au moins deux années, ce qui permettra de comparer les résultats avec ceux obtenus précédemment à Taravao (situation qui n'a pas été la plus favorable au développement du Cgm). Un total de 110 plantules et jeunes plants entre 10 cm et 2,5 m de hauteur ont été marqués et seront infectés par pulvérisation.

- Culture en laboratoire à Tahiti de la souche du champignon pathogène de pouvoir produire de façon autonome des quantités importantes de solution de Cgm et l'envoyer dans toutes les îles actuellement envahies par le miconia.
- A long-terme, poursuite de la collaboration sur la recherche et l'étude d'autres ennemis naturels du miconia menés dans sa zone d'origine. Des insectes de la famille des Psyllidés sont actuellement en cours d'étude par l'équipe du Dr. Paul Hanson de l'Université du Costa Rica, en relation avec l'Université de Hawaii. En effet, en matière de lutte biologique, l'association de plusieurs agents de lutte biologique s'avère plus efficace que l'utilisation d'un seul ennemi naturel.

## CONCLUSIONS

La lutte biologique **n'est pas une solution miracle**. Coûteuse et longue dans sa phase initiale de recherche des ennemis naturels dans la zone d'origine de l'espèce-cible, puis dans la phase de tests d'efficacité et de spécificité des agents de lutte, elle est néanmoins **économiquement rentable** sur un long-terme puisqu'elle permet de contrôler d'une manière permanente une peste végétale sur de vastes surfaces envahies, notamment dans des zones inaccessibles pour l'homme.

La lutte biologique **n'est pas une méthode dangereuse** si les agents de luttés biologiques ont été correctement testés au préalable et s'ils se révèlent être hautement spécifiques à l'espèce-cible que l'on veut contrôler. La lutte biologique n'exclut pas l'utilisation de plusieurs agents. Au contraire, leurs actions complémentaires et additives permettent souvent d'obtenir des résultats plus satisfaisants.

Bien que son **succès ne soit pas garanti** (entre 15 et 50% de succès selon la nature animale ou végétale de l'espèce-cible), la lutte biologique reste parfois le seul et meilleur moyen de lutter contre les pestes végétales et animales dans le cadre d'une gestion durable de l'environnement et le maintien de la biodiversité. Il est souvent nécessaire de mener une **lutte intégrée** qui associe des méthodes de contrôle manuel ou mécanique, chimique, ou « écologique » (sélection de variétés résistantes, rotation des cultures, etc...).

Jean-Yves MEYER (Dr.)  
Chargé de Recherche

## PRINCIPALES SOURCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allwood, A. J., Leblanc, Tora Vueti, E. & Bull, R. 2001. *Méthodes de lutte contre les mouches des fruits dans les pays et territoires insulaires du Pacifique*. Secrétariat général de la Communauté du Pacifique, Section Protection des végétaux, Fiche technique N°40.
- Cochereau, P., 1972. *La lutte biologique dans le Pacifique*. Cahiers ORSTOM, sér. Biol. n°16: 89-104.
- Cronk, Q. C. B. & Fuller, J. L., 1995. *Plant Invaders. The Threat to Natural Ecosystems*. Chapman & Hall, London.
- Englund, R. 1999. The impact of introduced poeciliid fish and Odonata on the endemic *Megalagrion* (Odonata) damselflies of Oahu island, Hawaii. *Journal of Insect Conservation* 3: 225-243.
- Follett, P. A. & Duan J. J. (ed.), 2000. *Non-target Effects of Biological Control*. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Fowler, S. V., Syrett, P. & Hill, R. L., 2000. Success and safety in the biological control of environmental weeds in New Zealand. *Austral Ecology* 25: 553-562.
- Funasaki, G. Y., Lai, P.-Y., Nakahara, L. M., Beardsley, J. W. & Ota, A. K., 1988. A review of biological control introductions in Hawaii: 1890 to 1985. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 38: 105-160.
- Hammes, C. & Putoa, R., 1986. *Catalogue des insectes et acariens d'intérêt agricole en Polynésie française*. ORSTOM, Service de l'Economie Rurale, Entomologie agricole, Notes et documents n°2.
- Henneman, M. L. & Memmott, J. 2001. Infiltration of a remote, endemic Hawaiian community by introduced biological control agents. *Science* 293 : 1314-1316.
- Hokkanen, H. M. T., 1985. Success in classical biological control. *Critical reviews in Plant Sciences* 3(1) : 35-72.
- Hokkanen, H. M. T. & Lynch, J. M., 1995. *Biological Control: Benefits and Risks*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Howarth, F. G., 1983. Classical biocontrol: panacea or Pandora's box ? *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 24 (2 & 3): 239-244.
- Howarth, F. G., 1991. Environmental impact of classical biological control. *Ann. Rev. Entomol.* 36: 485-509.
- INRA, 1999. *Lutte Biologique II*. Les Dossiers de l'Environnement de l'INRA. INRA, Editions, Paris.
- IUBS/WPRS, 1999. *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. An International Symposium of the IOBS, Montpellier, France, 17-20 October. *IOBC/WPRS Bulletin* 22(2).
- Julien, M. H., 1992. *Biological Control of Weeds. A World Catalogue of Agents and their Targets Weeds*. 3<sup>rd</sup> Edition. CAB International, Wallingford.
- Low, T. 1999. *Feral Future. The Untold Story of Australia's Exotic Invaders*. Viking, Melbourne.
- Millaud, R. 1952. Insectes parasites des plantes utiles des Etablissements Français de l'Océanie. *Agronomie tropicale* 7(6): 589-598.
- Paulian, R., 1998. *Les Insectes de Tahiti*. Société Nouvelle des Editions Boubée, Paris.
- Perrings, C., Williamson, M. & Dalmazzone, S. (eds.), 2000. *The Economics of Biological Invasions*. Edward-Elgar Publishing, Cheltenham.
- Rivière, F. 1988. Ecologie de *Aedes (Stegomyia) polynesiensis* Marks 1951, et transmission de la filariose de Bancroft en Polynésie. Thèse, Université de Paris-Sud, Centre Orsay.

- Simberloff, D. & Stiling, P., 1996. Risks of species introduced for biological control. *Biological Conservation* 78 : 185-192.
- Strong, D. R. & Pemberton, R. W., 2000. Biological control of invading species-risk and reform. *Science* 288: 1969-1970.
- Tardieu, V., 1999. Les risques méconnus de la lutte biologique en agriculture. *Le Monde*, 17 novembre.
- Waage, J. 1998. Controlling invasives: biology is best. *World Conservation* 4/97-1/98 : 23-25.
- Wapshere, A. J., 1989. A testing sequence for reducing rejection of potential biocontrol agents for weeds. *Annals of Applied Biology* 114 : 515-526.
- Waterhouse, D. F. & Norris K. R., 1987. *Biological Control. Pacific Prospects*. Australian Centre for International Agricultural Research, Inkata Press, Melbourne.
- Waterhouse, D. F. 1993. Biological control in the oceanic West Pacific. *Micronesica*, Suppl. 4: 1-9.