

QUESTION 4

Les conséquences d'une politique de non gestion des espèces envahissantes

Hervé JOURDAN¹, Lloyd LOOPE²

¹ IRD – UMR 022 CBGP (Centre de Biologie et Gestion des Populations), Laboratoire Zoologie appliquée, BP A5 - 98848 Nouméa Cédex –Nouvelle-Calédonie – Courriel : Herve.jourdan@noumea.ird.nc

² US Geological Survey, Pacific Island Ecosystems Research Center, Haleakala Field Station, P.O. Box 369 Makawao - Maui, Hawaï 96768 USA – Courriel : Lloyd-loope@usgs.gov

Résumé

Nous présentons ici quelques exemples d'espèces envahissantes non gérées et qui constituent aujourd'hui des problèmes environnementaux et économiques majeurs dans la région Pacifique : Miconia calvescens (le miconia), les espèces dont la propagation est liée à la filière horticole à Hawaii (Eleutherodactylus coqui, la grenouille coqui), Quadrastichus erythrinae (la guêpe des érythrines), Wasmannia auropunctata (la fourmi électrique), Bufo marinus (le crapaud marin) au Queensland ou Boiga irregularis (le serpent brun arboricole) à Guam.

Nous présentons ensuite une étude de cas appliquée à la Nouvelle-calédonie : l'expansion et les conséquences de la fourmi électrique (données sur la biologie et l'écologie de l'espèce, analyse des nuisances et les stratégies de lutte). Cet envahisseur illustre des nuisances qui concernent aussi bien l'homme que ses activités agricoles ou l'environnement.

Introduction

Une absence de gestion ou une gestion non efficace des espèces envahissantes peut avoir des conséquences dévastatrices sur les îles océaniques. Sur la base d'exemples touchant certaines des îles du Pacifique, on peut facilement envisager un « scénario catastrophe » pour la Nouvelle-Calédonie pour le milieu du XXI^e siècle, lorsque des invasions majeures auront eu un effet négatif sur l'économie du pays, sur la santé et la qualité de vie de ses habitants, et auront déclenché la dégradation des processus des écosystèmes.

Quelques exemples

En 2005, la Nouvelle-Calédonie est malheureusement déjà un exemple sans équivalent d'une nation insulaire où la petite fourmi feu (*Wasmannia auropunctata*) est responsable d'importantes nuisances pour les populations humaines et d'une dégradation écologique majeure dans une grande partie de l'archipel (Jourdan, 1997 ; Le Breton et *al.*, 2005), nous y reviendrons ultérieurement.

De bons exemples d'une gestion insuffisante des invasions proviennent de l'archipel d'Hawaï. Si les États-Unis ont un formidable programme de protection de leur agriculture, il n'y a quasiment pas de traitement spécifique pour Hawaï (OTA, 1993). Le Gouvernement hawaïen a pourtant développé une des meilleures réglementations parmi tous les États américains pour prévenir l'émergence de nouveaux ravageurs. De plus, cet État possède théoriquement un avantage en terme de protection de ses frontières, puisque l'archipel est entouré de grandes étendues océaniques. Pourtant, cet État doit se battre (sans succès jusqu'à aujourd'hui) contre une réalité : ses écosystèmes sont exceptionnellement sensibles aux invasions, ils montrent (par unité de surface) un taux d'introduction et d'établissement d'espèces allochtones 500 fois supérieur à celui du reste des États-Unis (McGregor, 1973 ; Sheppard et *al.*, ce volume).

La communauté des biologistes de la conservation, concernés par la préservation de la biodiversité hawaïenne, considère que la diversité des biotopes rencontrés participe non seulement à la beauté et au mystère de l'archipel, mais constitue un patrimoine de valeur mondiale parce que ce groupe d'îles forme un microcosme sans égal (y compris aux Galápagos) de processus évolutifs uniques (Juvik et Juvik, 1998). De plus, l'archipel compte un nombre impressionnant de zones protégées, soient fédérales, soient locales (Juvik et Juvik, 1998). Les découvertes d'espèces étonnantes (Rubinoff et Haines, 2005) ou de processus évolutifs inédits (Gillespie, 2004 ; Vitousek, 2004) sont presque aussi fréquentes que la détection de nouveaux envahisseurs nuisibles. D'autre part, l'archipel présente une industrie du tourisme qui pèse 10 milliards de dollars (par an) mais qui, pour beaucoup, dépend du fait que l'environnement de Hawaï reste relativement intact (Choo, 2004).

***Miconia calvescens* à Hawaii**

Miconia calvescens est un arbre d'origine néotropicale, dont les graines sont dispersées par les oiseaux. Cette plante a été introduite en Nouvelle-Calédonie au cours des années 1970. À Tahiti, qui offre une certaine similitude écologique avec une partie des habitats de la Nouvelle-Calédonie, *M. calvescens* a été introduite en 1937 et s'est étendue pour couvrir les deux-tiers de l'île dans les années 1980, jusqu'à des altitudes atteignant 1 200m (Meyer, 1996). Cet arbre a des feuilles de très grande taille (1 m de longueur) ; les rayonnements lumineux qui atteignent le sol de la forêt sous sa canopée sont très faibles, ainsi toutes les autres espèces se trouvent dans l'ombre et périclitent. À Tahiti, on estime qu'entre 40 et 50 espèces parmi les 107 espèces végétales endémiques de l'île sont au bord de l'extinction, essentiellement du fait de l'invasion de *Miconia* (Meyer et Florence, 1996). En outre, la dispersion des graines est accélérée par certains oiseaux, eux-mêmes introduits, en particulier *Pycnonotus cafer*, espèce également présente en Nouvelle-Calédonie.

Lorsque F.R. Fosberg, botaniste spécialiste du Pacifique, a constaté l'infestation de *M. calvescens* à Tahiti en 1971, il a prévenu les autorités hawaïennes : « *c'est LE végétal qui pourrait vraiment détruire les forêts hawaïennes indigènes* » (Altonn, cité dans Medeiros et al., 1997).

Dès cette époque, cet arbre était déjà naturalisé sur des terrains privés en plusieurs points de l'île de Hawaii et était vendu par au moins une pépinière. Malgré des rapports réguliers de botanistes hawaïens alertant sur le problème à Tahiti, et quelques mobilisations ponctuelles de personnes ou de groupes pour éliminer cet envahisseur, il n'y a eu aucun effort de contrôle continu encouragé au niveau gouvernemental avant les années 1990. Ce n'est qu'après la découverte de *M. calvescens* sur l'île de Maui que des actions d'éradication ont été engagées, à partir de mi-1991. Conant et ses collaborateurs (1997) ont tenté d'en comprendre les raisons : « *Malgré le fait que Hawaii souffre d'invasions végétales dans une proportion largement supérieure à toutes les autres régions du monde, il n'existe aucun système coordonné définissant les responsabilités administratives. Les administrations responsables de la gestion des nuisibles connaissent un manque chronique de financements, et chacune a ses propres priorités. Le fait que l'État de Hawaii soit constitué de huit grandes îles tend à décourager les campagnes unifiées contre une espèce nuisible particulière. Chaque île a ses propres problèmes perçus avec les végétaux envahissants. Et sur chaque île, les maigres ressources disponibles pour la gestion des nuisibles sont typiquement attribuées à quelques espèces considérées comme des priorités essentielles sur l'île considérée.* » Des agences et des personnes de Maui ayant initié une tentative d'éradication (sans succès, parce que la détection de *M. calvescens* a eu lieu alors que l'espèce était déjà présente sur des terrains privés dans une zone isolée de l'île depuis peut-être 20 ans), ont contacté le botaniste J.-Y. Meyer à Tahiti, et adressé un signal d'alarme dans tout l'État à propos de *M. calvescens*.

Miconia calvescens a été classé le 22 août 1992 comme un **végétal nuisible** aux termes du Chapitre 68 des Statuts Révisés de Hawaii par le ministère hawaïen de l'Agriculture (HDOA). Ce classement a autorisé le HDOA (sans le financer) à effectuer des contrôles sur des terrains privés (Medeiros et al., 1997). Un financement a fini par être alloué, en provenance du comté, de l'État et de différentes sources fédérales. Ces

efforts ont abouti à un confinement au moins provisoire sur Maui, Oahu et Kauai, mais sont restés insuffisants pour enrayer l'extension sur l'île de Hawaii. Les efforts de lutte contre le miconia à Hawaii coûtent à l'heure actuelle 2 à 3 millions de dollars par an, et le succès n'est que modeste. Selon Conant et ses collaborateurs (1997) : « *Le contrôle biologique doit faire l'objet de recherches, mais c'est pour dans au moins 10 ans. Les contrôles mécaniques et chimiques doivent être considérés comme les seules méthodes de contrôle éprouvées dans l'avenir immédiat* ». À la mi-2005, les efforts de biocontrôle ont progressé, mais n'en sont qu'au stade des essais. Ce qui est positif, c'est que cela fait plus de dix ans que l'on parle de *Miconia calvescens* à Hawaii. La menace que fait peser cette invasion sur la biodiversité mais aussi sur les bassins versants est maintenant largement reconnue ; si l'invasion s'étend, une érosion et des glissements de terrain sont à craindre sur les pentes raides en cas de fortes pluies, du fait de la capacité de *M. calvescens* à constituer une formation végétale monospécifique, sans sous-étage et de son système racinaire peu profond. La découverte récente d'une infestation en Nouvelle-Calédonie nécessite une réaction urgente tant en terme d'inventaire des surfaces touchées, que d'actions concrètes d'éradication avec un fort volet d'information et d'adhésion du public pour recenser toute station.

Une industrie des pépinières « non gérée » à Hawaii

L'État d'Hawaii a développé une solide industrie de production de fleurs et de produits de pépinières, qui présente un chiffre d'affaire total en constante progression : de 88 597 000 dollars en 2001, à 94 525 000 dollars pour 2004. Au cours de cette même période, les ventes de végétaux paysagers ont progressé et sont passées de 12 996 000 dollars en 2001, à 18 519 000 dollars en 2004 (HDOA, 2005). Comme les principales cultures agricoles de Hawaii (canne à sucre et ananas) stagnent, l'industrie des pépinières est généralement considérée comme l'espoir de l'agriculture hawaïenne. Pourtant, cette industrie est considérée par certains comme, au mieux, une épée à double tranchant du point de vue de la protection de l'environnement.

Le développement de l'industrie des pépinières à Hawaii par rapport à la capacité du ministère hawaïen de l'Agriculture (HDOA) à la gérer est frappant. Sur les 790 pépinières de l'État, 360 sont sur la Grande Île, 220 sur Oahu, 150 sur Maui et 60 sur Kauai ; parmi celles-ci, 367 (223 sur la Grande Île) sont agréées par l'État, ayant contractuellement convenu de mettre en œuvre les procédures nécessaires pour éviter la dispersion d'un petit nombre de végétaux nuisibles spécifiés (Leone, 2003). Le HDOA effectue des inspections périodiques pour contrôler que ces pépinières sont conformes aux règles d'agrément. Les pépinières agréées sont autorisées à exporter vers les autres États continentaux et vers des destinations étrangères, au travers d'un accord avec le ministère américain de l'Agriculture (USDA).

Malheureusement, au cours de ces dernières années, quelques espèces envahissantes majeures sont passées à travers les mailles des filets de la protection aux frontières du HDOA et de l'USDA (essentiellement dans le port d'Honolulu) : la petite fourmi de feu (*W. auropunctata*), la grenouille Coqui (*Eleutherodactylus coqui*) et la chenille urticante *Darna pallivitta* (Loope et Pascal, ce volume). Ces espèces ne sont pas faciles à détecter, elles ne figurent pas dans le protocole d'agrément (qui ne

s'applique de toute façon qu'aux pépinières agréées), alors qu'elles sont dispersées quotidiennement par l'intermédiaire des ventes des produits de pépinières (au même titre que d'autres nuisibles, dont une espèce apparemment nouvelle de limace qui atteint une longueur de 80 mm). Beaucoup de pépiniéristes essayent consciencieusement d'éviter une telle pollution biologique, mais d'autres restent récalcitrants (Leone, 2003). Même pour les pépiniéristes les plus consciencieux, la détection de ces nuisibles est difficile : par exemple, les œufs de grenouille sont si petits qu'ils voyagent sous les feuilles et dans les fentes entre le pot et la terre (Leone, 2003). Les œufs de la chenille urticante sont petits et translucides, attachés aux plantes.

Lorsque la petite fourmi de feu a été détectée pour la première fois à Hawaii en 1999, il a été publié une résolution initiale d'éradication. Cette espèce se propage en association avec la vente de produits de pépinières, en particulier les palmiers allochtones. Krushelnicky et ses collaborateurs (2005) expliquent : « *Les efforts du HDOA ont concerné la détection, des expériences d'éradication de populations locales et la mise en place d'une quarantaine inter-îles. L'action du ministère a été ralenti par un manque d'effectif humain, par un manque d'accès aux registres des ventes des pépinières, par la difficulté de détection de cette fourmi, par l'absence d'un produit agréé pour le contrôle de cette fourmi dans les vergers et les plantations de légumes, par un défaut de prise de conscience de la part du public et des vendeurs, et par la probabilité que la fourmi était présente depuis au moins une dizaine d'années avant sa découverte. Le HDOA s'est refusé à un plan d'éradication global et à la mise en œuvre d'une quarantaine intra-île, pour éviter que les pépinières infectées ne vendent leurs végétaux. Alors que trois populations d'une taille totale de 12 ha étaient connues sur l'île d'Hawaii en septembre 1999, ce nombre était passé à 31 populations sur un total de 76 ha en janvier 2004. Huit populations en janvier 2004 provenaient d'infestations par des pépinières, et ces pépinières continuaient à vendre* ». En juillet 2005, il y a plus de 50 populations distinctes de petites fourmis rouges (P. Conant, communication personnelle), et l'on commence à signaler des chats domestiques ayant les yeux voilés (apparemment aveugles) du fait des piqûres répétées de petites fourmis rouges, de façon similaire à ce qui a été rapporté pour les mammifères dans certaines parties d'Afrique de l'Ouest par Walsh et ses collaborateurs (2004).

Kraus et Campbell (2002) ont décrit les conditions malheureuses qui ont conduit à une situation désespérée en ce qui concerne les grenouilles *coqui* sur la Grande Île de Hawaii. (Pour des détails complémentaires sur la grenouille *coqui*, voir la contribution de Loope et Pascal, ce volume.) Bien que cette grenouille originaire des Caraïbes constitue probablement une menace sérieuse pour la biodiversité, du fait de sa consommation d'insectes endémiques et des insectes qui constituent la nourriture des oiseaux endémiques, l'aspect qui a reçu la plus grande attention, frôlant parfois l'hystérie, est le problème du bruit (pour l'homme) et celui de la baisse des valeurs immobilières associées (McAvoy, 2005). De trois colonies connues sur Maui et cinq sur la Grande Île en 1999, la *coqui* est passée en juin 2003 à plus de 200 colonies sur la Grande Île, 40 ou plus sur Maui, cinq sur Oahu et une sur Kauai (Leone, 2003). Kraus avait déclaré à cette époque que les populations de Kauai et Oahu « *[étaient] très similaires à celles qu'il y avait sur la Grande Île cinq ou six auparavant. La Grande Île est perdue, mais il reste probablement un espoir pour toutes les autres îles de se débarrasser des populations présentes* » (Leone, 2003). En juillet 2005, la Grande Île comptait 300 populations de *coqui* sur une surface totale de 2 500 à 3 000 ha (McAvoy, 2005).

Il est difficile d'imaginer comment le HDOA, bien qu'en restant optimiste, puisse éventuellement doubler son effectif et travailler en étroite collaboration avec le public et les groupes inter-administrations, et même en imaginant une forte coopération de 90 % des pépinières, pourrait prendre un quelconque contrôle des populations de petites fourmis rouges, des grenouilles *coqui* et des chenilles urticantes. Mais pire encore, Hawaii semble condamnée à un flux continu d'invasions biologiques – compte tenu de sa haute vulnérabilité à l'établissement (McGregor, 1973) et de la forte probabilité de la pérennité d'une situation de *statu quo* militant contre une limitation des voies commerciales internationales, particulièrement en ce qui concerne l'industrie horticole. Ainsi, les pépinières de Hawaii importent des semis de palmiers d'Asie parce qu'elles obtiennent ces semis d'importation plus rapidement et à un prix inférieur par rapport à la production locale, et car elles y sont autorisées. Les végétaux sont « pré-débarrassés » par le pays exportateur des nuisibles spécifiés, mais pas nécessairement des nuisibles inattendus et non spécifiés, particulièrement s'ils sont difficiles à détecter (ce qui est apparemment souvent le cas). Cowie et Robinson (2003) citent certaines des données les plus intéressantes qui montrent le rôle prédominant des mouvements des produits horticoles dans les introductions de végétaux nuisibles.

Compte tenu que les envahisseurs parcourent de grandes distances, notamment sur des produits de pépinières, Hawaii n'a que peu d'espoir de parvenir à développer des évaluations de risques et de limiter les risques aux termes de la rigueur scientifique demandée par l'OMC et par la communauté internationale (Sheppard *et al.*, ce volume). Un exemple très récent concerne le cynips *Quadrastichus erythrinae*, une espèce d'origine incertaine, décrite pour la première fois en 2004 à Taïwan, où elle est envahissante. Elle a été découverte à Hawaii en avril 2005, et dès juillet 2005 elle causait de gros dommages à *Erythrina sandwicensis*, un arbre endémique de basse altitude encore commun aujourd'hui (Heu *et al.*, 2005).

Les dommages potentiels pour les îles du Pacifique si la menace des serpents envahissants reste sous-évaluée

L'île de Guam, dans le Pacifique Ouest, illustre un exemple dramatique des conséquences que peut avoir sur les habitats insulaires un défaut de vigilance vis-à-vis de serpents potentiellement envahissants (Kraus et Cravalho, 2001). Depuis les années 1950, l'île de Guam est soumise à l'invasion du serpent brun arboricole (*Boiga irregularis*, *Brown Tree Snake* ou BTS). Fritts et Rodda (1998) notent que le BTS, qui atteint aujourd'hui une biomasse moyenne de 3 kg / ha sur Guam, a éliminé toutes les espèces de proies endothermes (à sang chaud), à l'exception du rat polynésien (*Rattus exulans*) (0,2 kg / ha) et du rat noir (*Rattus rattus*) (3,0 kg / ha). Les proies principales du BTS incluent trois espèces allochtones de geckos (5,5 kg / ha) et deux espèces allochtones de scinques des litières (22 kg / ha). Il n'existe virtuellement pas d'oiseaux qui ne puissent contribuer de façon significative à l'alimentation du BTS. La disparition de populations d'oiseaux indigènes et non indigènes de Guam, due à l'invasion du BTS, a probablement eu pour conséquence, bien qu'elle ne soit pas encore documentée, une cascade d'effets écologiques sur l'écosystème forestier : défaut de dispersion de graines, défaut de pollinisation, et perte de la régulation des populations insectes herbivores par prédation. Par exemple, certaines observations permettent de suggérer une augmentation

dramatique des populations d'araignées due à la disparition de l'avifaune insectivore (Rodda *et al.*, 1999). Ce type d'explosion démographique a également été illustré par les travaux expérimentaux de Gruner (2005) à Hawaii. Au cours d'une expérience d'exclusion de l'avifaune des forêts indigènes pendant une période de 33 mois, cet auteur a montré que l'exclusion d'oiseaux avait pour conséquence une augmentation de 25 à 80 fois de la densité d'une espèce d'araignée allochtone, *Achaearanea cf. riparia* (Theridiidae). La progression de ce reptile se solde donc par une transformation profonde des écosystèmes. C'est une menace très sérieuse. En effet, cette espèce est régulièrement interceptée à Hawaii, ce serpent se comportant comme un « auto-stoppeur » utilisant les possibilités de déplacement offertes par les cargaisons aériennes, mais également, par exemple, par les espaces disponibles dans les trains d'atterrissage des avions.

Un agent de contrôle biologique échappé dans le Pacifique : le crapaud de la canne à sucre, ou crapaud marin

Le crapaud marin *Bufo marinus* (Linné, 1758), originaire d'Amérique tropicale, a été dispersé au cours du XX^e siècle à des fins de lutte biologique, pour gérer principalement des problèmes d'insectes ravageurs dans les plantations de canne à sucre, voire de bananiers. Cette espèce est aujourd'hui largement répandue dans le Pacifique : Australie, Papouasie, Nouvelle-Guinée, Hawaii, îles Cook, Micronésie, Fidji, Guam, îles Mariannes du Nord, Samoa américaines, Kiribati, îles Marshall, Palau, îles Salomon, Tuvalu mais également au Japon (Okinawa).

Malheureusement, ce prédateur généraliste, à l'activité nocturne, ne s'est pas cantonné aux plantations. Il s'est répandu dans une large gamme d'habitats : zones agricoles, zones perturbées, lacs, forêt naturelle, zones humides, zones urbanisées, etc., où il exerce une prédation à l'égard d'un grand nombre de proies. Le régime alimentaire comprend principalement des insectes (sauterelles, chenilles, fourmis, voire mille-pattes et escargots), mais également de petits vertébrés, tels que des souris ou de jeunes rats, voire de jeunes oiseaux, mais également des lézards ou de jeunes serpents (Sherley, 2000). Cette espèce est également en compétition avec les amphibiens autochtones (pour la nourriture, l'habitat de nidification et également pour une prédation directe), ce qui induit une ré-organisation complète des communautés affectées (Crossland, 2000). Ce crapaud se rencontre toujours à terre, mais il a besoin d'eau pour pondre. Ce crapaud est très opportuniste pour le choix des sites de ponte : n'importe quel point d'eau stagnante peut être utilisé. Les têtards sont capables de supporter des niveaux élevés de salinité, si bien que des têtards ont été observés dans de l'eau de mer. Une femelle pond de 8 000 à 35 000 œufs. La maturité sexuelle est obtenue au bout de 6 à 18 mois. L'espérance de vie peut atteindre 40 ans, mais en général de 5 à 10 ans (IUCN-ISSG, 2005).

Cette espèce se propage, faute de prédateurs. En effet, ce crapaud sécrète une substance toxique pour se défendre (la bufoténine). Les glandes paratoïdes sécrètent une toxine que l'animal peut projeter (jusqu'à un mètre de distance) en cas de menace ou lorsqu'il est saisi (comme, par exemple, lorsque le crapaud subit la pression exercée par les mandibules d'un prédateur). Ces sécrétions sont connues pour causer la mort

d'animaux domestiques (chats, chiens), voire de prédateurs comme certains serpents et lézards en Australie. Plusieurs serpents ont été retrouvés mort avec des crapauds dans la mâchoire ou dans l'estomac. D'ailleurs, en Australie, l'expansion du crapaud et la mortalité associée de certains serpents consommateurs d'amphibiens conduit à une transformation des communautés de serpents et à la dominance d'espèces qui ne consomment pas d'amphibiens (Phillips et *al.*, 2003 ; Phillips et Shine, 2004). Cette espèce est donc responsable d'un changement profond de la biodiversité en Australie. Des cas de mortalité humaine sont également signalés suite à l'ingestion d'œufs ou d'adultes, les enfants seraient particulièrement plus sensibles (Levey, 2001 cité dans IUCN-ISSG, 2005). Enfin, les coassements sont une source de nuisances sonores pour les populations humaines dans les zones urbaines, où les gens ont le sommeil perturbé.

Par contre, il n'existe aucune méthode de lutte, seules des mesures de veille associées à l'information du public freinent l'expansion en Australie. Des recherches sont également en cours en Australie pour trouver une solution de contrôle biologique (de type viral) (IUCN-ISSG, 2005).

Cette espèce illustre le risque de l'utilisation d'un agent biologique non spécifique, pour lequel on ne s'est pas assuré de la spécificité vis-à-vis de cibles biologiques précises, ni du risque de propagation dans la nature. Compte tenu des risques évoqués, l'arrivée de cet amphibien pourrait être catastrophique pour les milieux naturels néo-calédoniens. Pour éviter une introduction en Nouvelle-Calédonie, une veille doit donc être envisagée.

Les voies de dispersion sont connues. Cette espèce a déjà été interceptée avec des containers en Polynésie française (J.-Y. Meyer, communication personnelle). Les principales voies de dispersion sont les introductions volontaires par des particuliers, mais également le commerce maritime et aérien (cargaisons et containers). La principale source pourrait être l'arrivée d'œufs ou de têtards avec un chargement contenant de l'eau stagnante en provenance d'une zone contaminée, voire également le déplacement d'individus adultes (comportement de « *hitchhickers* » avec les containers). Pour les œufs, le risque est surtout associé à des cargaisons d'avions (les œufs éclosent de 24 à 72 heures après la ponte). Une fois introduite, l'espèce se propage par elle-même, y compris par des épisodes de crues. Le transport routier de marchandises est également un vecteur important (IUCN-ISSG, 2005).

La Fourmi électrique : exemple d'une invasion catastrophique dans l'archipel néo-calédonien

« Accidentally introduced by commerce into one or two islands in the Galapagos Islands in the late 1960's or early 1970's, it has spread outward across the archipelago forming in many places a living blanket of ants that kill and eat nearly all other ants in their path ».

B. Hölldobler et E.O. Wilson, 1994

« Cet arbre (*Pinus caribaea hondurensis*) a produit des milliers de petites fourmis, qui donnent la gale et détruisent les plantations de café. Attaqué par ces fourmis, on ne peut avoir d'autre défense que de se jeter à l'eau. Mais pour sauver le café, il n'y a rien à faire : à cause des fourmis des *Pinus*, les gens ont été contraints d'abandonner leurs anciennes cultures qui assuraient leurs revenus ».

Propos d'un mélanésien dans Kohler, 1984

Dans un monde globalisé, les invasions biologiques sont une menace environnementale grandissante, restée longtemps sous-évaluée. Cette situation est particulièrement sensible dans le Pacifique où l'on rencontre des systèmes insulaires, qui par définition présentent des écosystèmes uniques et fragiles, avec des populations humaines aux limites de l'équilibre avec cet environnement. L'évaluation de ce risque envahissant et la mise en place d'une prévention et d'une veille adaptée apparaissent aujourd'hui prioritaires, dans une perspective de gestion des environnements insulaires. Pour illustrer ces enjeux, en particulier les conséquences sur l'environnement d'une invasion non maîtrisée, nous présentons l'exemple de la propagation de la fourmi électrique, *Wasmannia auropunctata*, en Nouvelle-Calédonie.

Données sur la biologie et l'écologie de l'espèce

Cette petite fourmi monomorphe (une seule caste d'ouvrières) appartient à la sous-famille des *Myrmicinae* (présence d'un aiguillon fonctionnel et de 2 segments entre le thorax et le gastre). Les ouvrières sont de petite taille (1,2-1,3 mm), d'une couleur variant du jaune-brun doré au brun foncé, et se caractérisent par un déplacement lent. Les reines sont plus foncées et massives (4,5 mm) et les reines vierges sont ailées. Les mâles ont une allure plus grêle (environ 4 mm), ils sont ailés et on distingue nettement les valves génitales à l'arrière du gastre.

Wasmannia auropunctata est considérée comme autochtone dans une région qui s'étend depuis les Caraïbes jusqu'à l'Uruguay et le nord de l'Argentine, couvrant pratiquement l'Amérique tropicale depuis le sud du Mexique. C'est une fourmi qui se rencontre jusqu'à une altitude supérieure à 1 100 m dans sa zone d'origine (Jourdan et al., 2002). Au cours des dernières décennies, cette espèce a été dispersée dans la ceinture tropicale du globe grâce au commerce humain. Aujourd'hui, on la rencontre en Afrique de l'Ouest (Cameroun, Gabon), en Amérique du Nord (Floride, Bahamas, Bermudes) et dans la région Pacifique (Galápagos, Nouvelle-Calédonie, Salomon, Vanuatu, Wallis et Futuna, Hawaii, Polynésie française et sans doute à Tuvalu) (Waterhouse, 1997) et encore plus récemment au Moyen-Orient en Israël (Porter, communication personnelle, 2005).

Introduite accidentellement en Nouvelle-Calédonie au cours des années 1960, sa dispersion initiale a accompagné celle du pin des Caraïbes (Jourdan, 1999). Ubiquiste et

opportuniste, cette fourmi nuisible par sa piqûre colonise non seulement les milieux agricoles et urbains mais également les milieux naturels (Jourdan, 1999 ; Chazeau et *al.*, 2002a ; Le Breton et *al.*, 2003, 2005). *Wasmannia auropunctata* est considérée comme une espèce vagabonde ou « *tramp species* ». La définition repose sur une classification fonctionnelle et indépendante de la phylogénie qui associe un ensemble d'espèces diversifiées. Ce sont Wilson et Taylor (1967) qui donnent la première définition formelle du groupe : le critère retenu est « *la capacité à être déplacé par l'homme dans de nouvelles régions et d'y établir des populations* ». En effet, les *tramp species* possèdent des caractéristiques biologiques qui facilitent leur dissémination par les activités humaines :

- la polygynie (au moins 2 reines fonctionnelles dans les nids) ;
- l'extension des colonies par « bouturage » des nids avec disparition ou réduction du vol nuptial ;
- la tendance à l'unicolonialité (réduction de l'agressivité intraspécifique et tolérance inter-colonies) ;
- l'opportunisme alimentaire ;
- l'opportunisme pour les sites de nidification ;
- la capacité à déménager rapidement leurs couvains (oeufs, larves, nymphes) quand leurs nids sont perturbés (Passera, 1994 ; Holway et *al.*, 2002).

Cycle de développement

Typiquement, une unité de reproduction (= un nid) est constituée par plusieurs reines inséminées, des ouvrières et du couvain. Les ouvrières sont strictement stériles. Saisonnièrement, on observe des reines vierges (individus femelles ailées) et des mâles ailés. L'accouplement est « intranidal », on n'a jamais observé de vol nuptial massif pour les sexués en Nouvelle-Calédonie. En outre, la fondation est dépendante : une jeune femelle récemment désailée est incapable de fonder seule (au laboratoire, il a été montré qu'il n'y avait pas de développement d'une colonie lorsqu'une reine est isolée des ouvrières ; Ulloa-Chacon, 1990). Ces observations suggèrent également le maintien de jeunes reines dans les agrégats après leur accouplement, ce qui facilite le remplacement des reines en fin de vie. De ce fait, la progression des colonies se fait à court terme par bouturage, avec un rythme lent, selon des fronts discrets d'invasion (au plus quelques dizaines, voire centaines de m / an (Meier, 1994 ; Walsh et *al.*, 2004). La dispersion à longue distance s'effectue uniquement par l'intermédiaire des activités humaines (Jourdan et *al.*, 2002 ; Walsh et *al.*, 2004) avec des matériaux contaminés. Cependant, cette dispersion longue distance est également possible à l'occasion d'évènements catastrophiques, tels que les crues. Les individus ne se noient pas et s'agrègent à la surface de l'eau pour être transportés par les flots. Des agrégats ont même été observés au large, en mer (Jourdan, 1999).

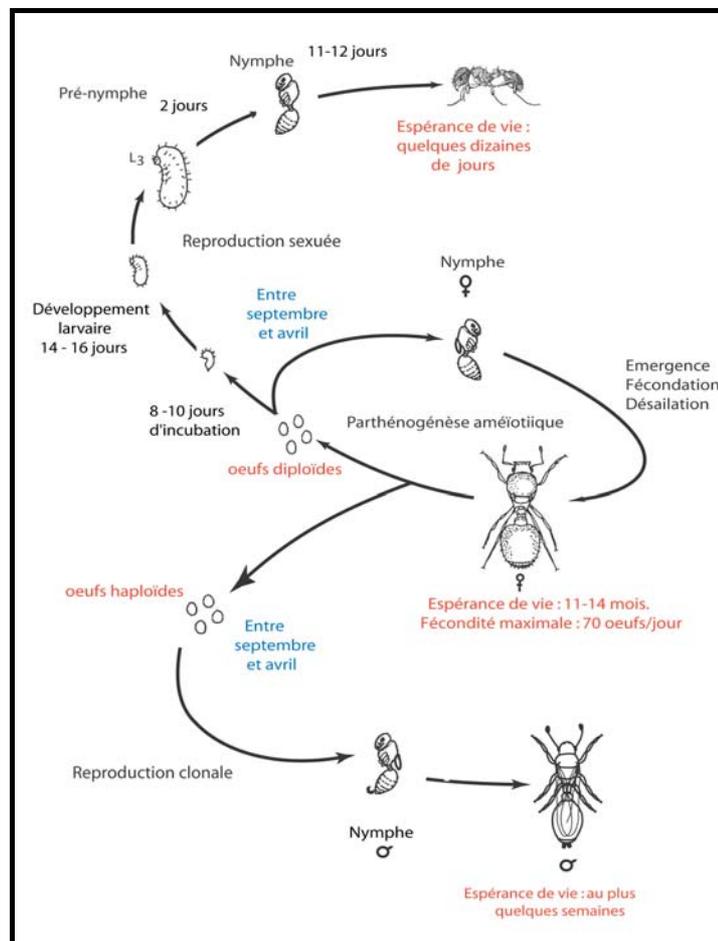
Le succès envahissant est en outre renforcé par un système de reproduction exceptionnel (Fournier et *al.*, 2005) : les reines et les mâles sont produits par clonalité (parthénogénèse améiotique pour les femelles, et mécanisme clonal à élucider pour les mâles) alors que les ouvrières sont produites par reproduction sexuée classique (toutes les reines sont fécondées). Ainsi, cette espèce bénéficie de l'avantage de la clonalité pour se propager, tout en profitant des avantages de la reproduction sexuée pour les

ouvrières, destinées à permettre la survie des clones, responsables de la propagation de l'espèce.

La durée du développement est de 38 à 50 jours pour l'ouvrière, mais elle n'est pas établie précisément pour les mâles et les femelles (plus de 50 jours) (Figure 1). L'acquisition de la maturité sexuelle est rapide : selon Ulloa-Chacon (1990), la ponte a lieu 24 à 48 h après la fécondation et le taux de fécondité est maximum chez les jeunes reines âgées de 1 à 2 mois (en moyenne 32,5 œufs / jour, avec un maximum supérieur de 70 œufs / jour). Cette fécondité diminue avec l'âge, en particulier à partir du 7^{ème} mois, même si les reines pondent jusqu'aux derniers jours de leur vie, où leur fécondité est alors réduite de 85 % (Ulloa-Chacon et Cherix, 1989 ; Ulloa-Chacon, 1990).

En ce qui concerne la phénologie de l'espèce, on observe des sexués pendant 11 mois de l'année au Brésil, et seulement pendant 7 à 8 mois en Nouvelle-Calédonie (généralement de septembre à avril, ce qui correspond aux saisons les plus chaudes et humides). Compte tenu de la faible espérance de vie d'une reine (de 11 à 15 mois, selon Ulloa-Chacon et Cherix, 1989), leur remplacement est un processus important pour la survie des communautés et le maintien des nids. Toutes ces informations sont cruciales pour la mise en oeuvre des stratégies destinées à contrôler la dispersion de cette espèce, en particulier la saisonnalité marquée du renouvellement des reines doit être mis à profit dans une perspective de lutte.

Figure 1 : cycle de développement de *W. auropunctata* (modifiée de Jourdan, 1999).



Ressources alimentaires

Le régime alimentaire se caractérise par un grand opportunisme et une grande polyphagie, avec un large spectre de ressources alimentaires (Clark *et al.*, 1982 ; Lubin, 1984 ; Horvitz et Schemske, 1984, 1990 ; Torres, 1984 ; Meier, 1985, 1994). Cette espèce se comporte comme un prédateur (petites proies arthropodes, en particulier les autres fourmis), mais également comme un détritiphage (matières organiques en décomposition, telles que des déjections d'oiseaux, des cadavres de petits vertébrés, etc.), ou comme un nectarivore (nectaires extra-floraux ou nectar floral). L'espèce a été observée sur les nectaires extra-floraux de broméliacées, cactacées, costacées, léguminosées, mimosées, moracées, orchidacées, passifloracées, vochysiées, et zingibéracées (Bentley, 1977 cité dans Pollard et Persard, 1991 ; Horvitz et Schemske, 1984, 1990 ; Meier, 1985 ; Oliveira *et al.*, 1987 ; Oliveira et Brandao, 1991 ; Koptur, 1992). Elle a été observée consommant des éléments végétaux, y compris des champignons. Elle peut se comporter également comme une espèce granivore, en particulier en saison sèche (pour des graines de taille compatible avec la taille des ouvrières (diam. de 0,3 à 0,7 mm) (Clark *et al.*, 1982 ; Kaspari, 1996). Cependant, cette fourmi préfère les miellats d'hémiptères (pucerons, cochenilles, aleurodes, psylles, etc.) : cet apport en carbohydrates représente jusqu'à 60 % du régime alimentaire (Clark *et al.*, 1982 ; Lubin, 1984). Cet opportunisme alimentaire s'accompagne d'une activité continue des colonies, les individus étant actifs 24 / 24h (Clark *et al.*, 1982).

Malgré sa faible vitesse de locomotion, *W. auropunctata* exploite efficacement les ressources alimentaires grâce à un recrutement de masse rapide et continu (Delsinne *et al.*, 2001 ; Le Breton, 2003). Cette capacité serait renforcée par la sécrétion d'une molécule répulsive (2,5 diméthyl-3-isopentylpyrazine) par les glandes mandibulaires, lui permettant d'exclure des ressources les espèces compétitrices de fourmis (Smith, 1936 ; Howard *et al.*, 1982 ; Meier, 1994). Cette phéromone appartient à la famille des alkylpyrazines dont la production est fréquente chez les *Formicinae*, *Ponerinae* et *Myrmicinae*. Elle constituerait également un signal d'alerte pour le recrutement de masse des ouvrières (Howard *et al.*, 1982). Cependant, ce volet « défense chimique » est sujet à controverse, puisque Le Breton (2003) n'a pas pu montrer d'effet répulsif vis-à-vis de la myrmécofaune autochtone en Nouvelle-Calédonie.

L'agressivité envers les autres espèces est très marquée (Clark *et al.*, 1982 ; Howard *et al.*, 1982). Comme les espèces du genre *Solenopsis*, *W. auropunctata* utilise son aiguillon et son puissant venin comme des moyens de défense et d'agression contre les autres fourmis, et accessoirement pour la capture de proies (Schmidt, 1986).

Ressources de nidification

Cette espèce se caractérise par un extrême opportunisme dans le choix des sites de nidification : elle est incapable de construire de véritables fourmilières, mais elle utilise au mieux les abris que lui offre les milieux colonisés, en particulier les cavités naturelles rencontrées. L'espèce est plutôt terricole pour l'établissement de ses colonies et tolère une large gamme de substrats dans la litière : des feuilles mortes agglomérées, le dessous de pierres, du bois en décomposition, des entrelacs racinaires, des cavités préformées (branches creuses, fissures de rocher), sous l'écorce de vieux arbres, etc., (Byrne, 1994 ; Andres, 2001). Mais elle est également capable d'établir des colonies dans les parties aériennes des plantes, en particulier les plantes à stipes (telles que les

Palmae) ou celles qui accumulent de la litière (telles que les *Araliaceae* ou les *Pandanaceae*). En Amérique tropicale, elle est également capable d'utiliser les épiphytes (en particulier les *Bromeliaceae*), ou les excavations présentes sur les arbres, notamment aux ramifications des branches (Schemske, 1980 ; Torres, 1984 ; Tennant, 1994 ; Dejean et Olmsted, 1997 ; Way et Bolton, 1997). Ces zones constituent des refuges, en particulier en saison humide. En saison sèche, elle aurait tendance à enfouir ses colonies dans le sol, notamment au pied des arbres (Fabres et Brown, 1978). Ulloa-Chacon (1990) observe une utilisation préférentielle de différents substrats selon les saisons (saison humide : litière et pierre ; saison sèche : morceaux de bois), que cet auteur interprète comme un refuge saisonnier vers les abris plus favorables pour la survie du couvain. D'une manière générale, les micro-habitats humides seraient privilégiés (Spencer, 1941 ; Clark et *al.*, 1982). Les agrégats sont très mobiles et déménagent à la moindre perturbation, ce qui leur permet de tolérer la proximité de l'homme (Ulloa-Chacon, 1990 ; Passera, 1994). Enfin, *W. auropunctata* est capable de s'établir dans des structures artificielles ou des objets manufacturés (toit de chaume, boîtiers électriques, etc.). Cette dernière caractéristique est à prendre en considération pour l'orientation des stratégies de quarantaine, en permettant d'identifier des voies privilégiées de dispersion.

Ce mode de nidification opportuniste conduit à des limites pour l'établissement et la progression des colonies. *W. auropunctata* est une espèce **mésophylle**, son mode de nidification la rend extrêmement sensible aux variations de conditions du milieu. Il existe deux facteurs limitants : la température et l'humidité. Ne construisant pas de nids, les substrats qu'elle utilise sont directement à l'interface sol / atmosphère ; il n'y a aucun tampon lorsqu'il y a des variations brusques des conditions micro-climatiques locales. Pour la survie de ses colonies (du couvain, en particulier), elle préfère les milieux tamponnés, et fuit l'humidité forte, la forte chaleur ou la sécheresse. Ces préférences sont strictes et conduisent à l'existence de barrières de dispersion : il existe des limites nettes de colonisation (comme l'altitude, par exemple). En général, elle est absente des zones exposées à un fort ensoleillement où le couvert au sol est faible ; bref, c'est une espèce qui est peu présente en milieu ouvert, soumis à de brusques variations climatiques.

Ces caractéristiques doivent être mises à profit au cours de la lutte contre cette espèce envahissante (mise en œuvre de mesures de lutte physique, en renforcement de la lutte chimique).

Une organisation sociale au service de l'invasion

L'espèce appartient au groupe fonctionnel des espèces dites « fourmis vagabondes » ou *tramp species* (Passera, 1994 ; McGlynn, 1999 ; Holway et *al.*, 2002). Ces espèces possèdent des caractéristiques biologiques qui facilitent leur dissémination par les activités humaines, en particulier une forte polygynie (plusieurs reines fonctionnelles par colonie) associée à une structure sociale dite unicoloniale (disparition de l'agressivité intra-spécifique : absence d'agressivité entre les ouvrières provenant de différents nids). Ces deux caractéristiques rendent floues les limites des nids et les colonies sont constituées de sous-unités interconnectées. On ne peut donc véritablement parler de nids chez *W. auropunctata*, mais plutôt d'agrégats qui constituent localement une colonie « composée », c'est-à-dire une structure en réseau, en perpétuel remaniement, en réponse aux variations micro-locales tant alimentaires qu'au niveau

des sites de nidification. Cette espèce montre donc une capacité à déménager rapidement ses « nids » face à une perturbation (en particulier, les perturbations physiques de l'environnement). À l'échelle de la Nouvelle-Calédonie, les populations se comportent comme une seule et même « super colonie », sans agression intraspécifique, à la différence de ce que l'on observe au Brésil ou en Guyane (Le Breton, 2003 ; Le Breton et *al.*, 2004 ; Errard et *al.*, 2005). Cette structure unicoloniale permet une augmentation très importante des densités de populations. Ainsi, à Pindaï, en forêt sclérophylle, Andres (2001) a pu estimer la densité de population à 90 000 reines / ha. Ce phénomène est exacerbé en raison du système de reproduction clonale (Fournier et *al.*, 2005).

Nuisances occasionnées par la fourmi électrique

Les nuisances occasionnées s'articulent autour de 3 axes : humain, économique et environnemental.

Interférence avec la vie quotidienne

Impact sanitaire

Les ouvrières disposent d'un aiguillon fonctionnel. Une même ouvrière peut piquer plusieurs fois successivement. La piqûre est une source de nuisance majeure pour les vertébrés, y compris l'homme. Il y a injection d'un venin (sensation de brûlure à laquelle fait suite le développement d'une rougeur, puis une sensation de démangeaison intense). Ce venin n'a jamais été analysé, mais on suspecte la présence d'alcaloïdes. Une hypersensibilisation peut être enregistrée : on assiste au développement exacerbé des rougeurs, voire de la démangeaison. Toutefois, il n'existe pas de données de santé publique : on ne connaît pas d'allergies graves ou de chocs anaphylactiques. On considère également que cette fourmi pourrait être un vecteur potentiel de pathogènes lorsqu'elle interfère dans les cuisines, salles de bains, voire les dispensaires et hôpitaux (Delabie et *al.*, 1994), du fait de sa capacité à envahir les infrastructures, comme cela est observé au Brésil (Fowler et *al.*, 1993 ; Bueno et Fowler, 1994). L'incidence sanitaire de la contamination par des fourmis est cependant controversée (Passera, communication. personnelle.). Par contre, chez les animaux domestiques, une répétition des piqûres peut conduire à la cécité par kératinisation de la cornée (une opacification qui serait le résultat de l'infection opportuniste de la cornée par une bactérie ; (Walsh, communication. personnelle). Ce type de symptômes sont observés sur des chats et des chiens en Nouvelle-Calédonie, aux îles Salomon et à Hawaii (Jourdan, 1999 ; Wetterer et *al.*, 1999 ; L. Loope, communication .personnelle.). Des observations similaires ont été réalisées pour la faune sauvage au Gabon (Wetterer et *al.*, 1999 ; Walsh et *al.*, 2004). En l'absence d'enquête zootechnique ou vétérinaire, il est difficile d'évaluer l'importance de la nuisance en ce domaine.

Altération de la qualité de vie

Les piqûres (ou la crainte des piqûres) affectent la qualité de vie à l'intérieur comme à l'extérieur, en particulier quand il y a nidification dans les structures (comme les toits de chaume des cases traditionnelles, par exemple), notamment pour des populations humaines précaires (sans moyen financier pour entreprendre une lutte chimique). *W. auropunctata* pénètre facilement dans les maisons et peut y établir ses nids (Spencer, 1941 ; Klotz et *al.*, 1995). Une étude locale, dans le Sud de l'état

brésilien de Bahia, a montré que 12 % des habitations sont infestées (Delabie et al., 1994). Elle serait particulièrement attirée par des aliments gras, voire le linge sale (Spencer, 1941 ; Fernald, 1947 ; Smith, 1965). En Nouvelle-Calédonie, elle pose des problèmes aux habitats traditionnels mélanésien où elle est capable d'établir des nids dans les murs ou dans les toitures, en particulier les toits de paille.

Les travaux de débroussaillage et d'élagage en présence de *W. auropunctata* sont beaucoup plus pénibles et conduisent parfois au changement de certaines pratiques culturelles telles que celles observées dans la région de Thio : abandon de parcelles et rapprochement de la maison des plantations traditionnelles (ignames), changement de date pour le prélèvement de perches (tiges d'arbres) destinées à supporter les plants d'ignames (recours à d'autres espèces prélevées en saison sèche, lorsque les pullulations de la fourmi sont moindres), recours au feu pour débrousser sans se faire piquer, avec des dommages très importants sur l'environnement (Maïrouch et al., 2002). Aux îles Salomon, sur Guadalcanal, les agriculteurs ont modifié leur comportement pour les tâches agricoles, limitant certaines activités au crépuscule, période où l'activité des fourmis est minimale (P. Lester, communication personnelle).

Interférences économiques

En agriculture, toutes les filières basées sur la cueillette sont potentiellement menacées : le maraîchage, l'arboriculture, la caféiculture, mais également les travaux agricoles (élagages, débroussaillage, etc.). En effet, partout où la fourmi électrique a progressé (Floride, Puerto Rico, Hawaï, entre autres), il y a eu une augmentation du coût de la main-d'œuvre, en raison de la pénibilité nouvelle du travail (agrumes en Floride, récolte de mangoustan, ramboutan et durians à Hawaï, travaux de jardinage en Polynésie française), voire même un abandon des cultures (comme dans le cas de la filière café en Nouvelle-Calédonie ; Smith, 1942 ; Jourdan et al., 2002 ; Anonyme, 2005 ; Jourdan, 2005).

Pour le tourisme, les piqûres sont une source dissuasive notamment pour les activités de plein air (tourisme vert, randonnées, etc.). L'homme a tendance à éviter les sites les plus envahis. Le problème peut être exacerbé comme cela a été observé aux îles Loyauté où des bungalows hôteliers de type traditionnel (toits de chaume) peuvent être totalement contaminés et, de ce fait, conduire à une chute continue de fourmis sur les clients (en particulier la nuit), avec une réduction des temps de séjour sur place (H. Jourdan, communication personnelle). Lorsqu'il y a abandon de sites aménagés à des fins touristiques, la désaffection du public et la perte d'usage des infrastructures peuvent se solder par un coût économique important.

La capacité de nidification dans des structures, telles que des boîtiers électriques, est également source de nuisance, en altérant leur fonctionnement. *W. auropunctata* peut perturber des installations électriques, à l'image de ce qui a déjà été observé avec *Solenopsis invicta* aux États-Unis (Vinson et Mc Kay, 1990), *Lasius emarginatus* et *Lasius niger* en France (Jolivet, 1986 ; Passera, communication personnelle) ou *Technomyrmex albipes* en Nouvelle-Zélande (Little, 1984). En Nouvelle-Calédonie, on a signalé l'accumulation de fourmis dans des transformateurs, relais téléphoniques ou boîtiers de connexion (arrosage automatique), ce qui peut provoquer des courts-circuits (Hannecart, communication personnelle). On ignore encore la part du hasard et celle d'une attractivité particulière des dispositifs, mais les fourmis pourraient être attirées par les champs électro-magnétiques (Vinson et Mc Kay, 1990).

En Nouvelle-Calédonie, comme ailleurs, *W. auropunctata* entretient des relations mutualistes avec différents hémiptères phytophages (Tableau 1). Ce mutualisme permet non seulement l'explosion des populations de phytophages, mais elle permet également d'apporter, *via* l'exploitation des miellats produits, une quantité d'énergie compatible avec l'explosion des populations de fourmis (Helms et Vinson, 2002 ; Bronstein et Ness, 2004). Ce mutualisme génère des problèmes phytosanitaires dont la manifestation peut être spectaculaire, puisque les dégâts par les phytophages sur les cultures sont accrus par la protection des fourmis, en particulier en jardin vivrier et en cultures de rentes (Jourdan, 1999 ; Jourdan et *al.*, 2002). On observe, particulièrement en savane et en saison sèche, des « explosions » de fumagine qui touchent de vastes étendues. La surface des feuilles des *Melaleuca* (les « niaoulis ») se couvre du feutrage mycélien noir de l'ascomycète *Meliolia sp.*, qui se développe sur des miellats abondants, conséquence des pullulations de la cochenille *Cerastoplastes rubens*, elle-même mutualiste de *W. auropunctata*. Ce phénomène classique peut être observé ponctuellement pour d'autres homoptères associés avec d'autres fourmis mutualistes. Mais *W. auropunctata*, qui est toujours présente et dominante dans ces situations, est directement impliquée dans cette perturbation du milieu à grande échelle (Jourdan, 1999).

Des cas de mortalité en petit élevage (poussins, lapereaux, etc.) ont été rapportés en Nouvelle-Calédonie (Cochereau, communication personnelle). Des interférences sont signalées avec l'élevage extensif des bovins en Nouvelle-Calédonie, avec une apparente exclusion de zones contaminées (Cochereau, communication personnelle). Enfin, *W. auropunctata* est également capable d'interférer avec l'apiculture en Nouvelle-Calédonie et à Tahiti : prédation sur le couvain d'abeilles, émigration précoce des essaims, entre autres (Jourdan, 2005).

La propagation de *Wasmannia auropunctata* peut interférer avec des actions de lutte biologique, comme dans le cas du programme de lutte contre le scolyte du café en Nouvelle-Calédonie (Jourdan et *al.*, 2002). Cependant, l'action de cette petite myrmicine n'est pas toujours jugée néfaste, puisqu'elle se comporte parfois en auxiliaire biologique, éliminant certains parasites agricoles. Selon Menozzi et Russo (1931), elle fournirait une protection contre certaines cochenilles des plantations de café en République Dominicaine. Au Cameroun, les planteurs de cacao de la région de Kribi utiliseraient *W. auropunctata* comme auxiliaire biologique contre la *Sahlbergella singularis* (Miridae). Ils la propageraient de plantations en plantations (Bruneau de Miré, 1969). La protection offerte par *W. auropunctata* à certains *Pseudococcus* pourrait avoir une action indirecte positive contre la pourriture brune des cabosses du cacaoyer (*Phytophthora palmivora*), car des bactéries associées à ces cochenilles seraient antagonistes de l'agent pathogène (Muller et *al.*, 1970). Aux îles Salomon, MacFarlane (cité dans Waterhouse et Norris, 1989) signale une prédation efficace contre une autre Miridae (*Amblypelta cocophaga*) sur cocotier. En Martinique et en Guadeloupe, Jaffé et ses collaborateurs (1991) proposent d'utiliser *W. auropunctata* comme auxiliaire contre des charançons du citronnier, *Diaprepes sp.*, en raison de sa prédation sur les œufs et sur le premier stade larvaire. Pollard et Persad (1991) proposent de l'utiliser contre le psylle du faux mimosa *Heteropsylla cubana*. Les relations entretenues par l'espèce avec les psylles sont cependant très variables et la résultante des observations donne une situation passablement ambiguë. Ainsi, en Nouvelle-Calédonie, *W. auropunctata* semble favoriser une espèce inféodée aux gaïacs (*Acacia spirorbis*) dans les zones sclérophylles (Chazeau et *al.*, 1997). De même, Grimaldi (cité dans Bruneau de Miré,

1969) fait état de la protection de deux espèces de psylles sur Okoumé et de cacao au Cameroun (Tableau 1). Son efficacité d'auxiliaire biologique est d'ailleurs sujette à caution : De Souza et ses collaborateurs (1998) estiment que *W. auropunctata* ne permet pas le contrôle des phytophages des plantations de cacao au Brésil, en raison de fluctuations saisonnières de ses effectifs. Sa présence forte en Nouvelle-Calédonie n'a pas enrayé la spectaculaire invasion par *Heteropsylla cubana* à la fin des années 1980 (Chazeau et al., 1989).

Impacts environnementaux

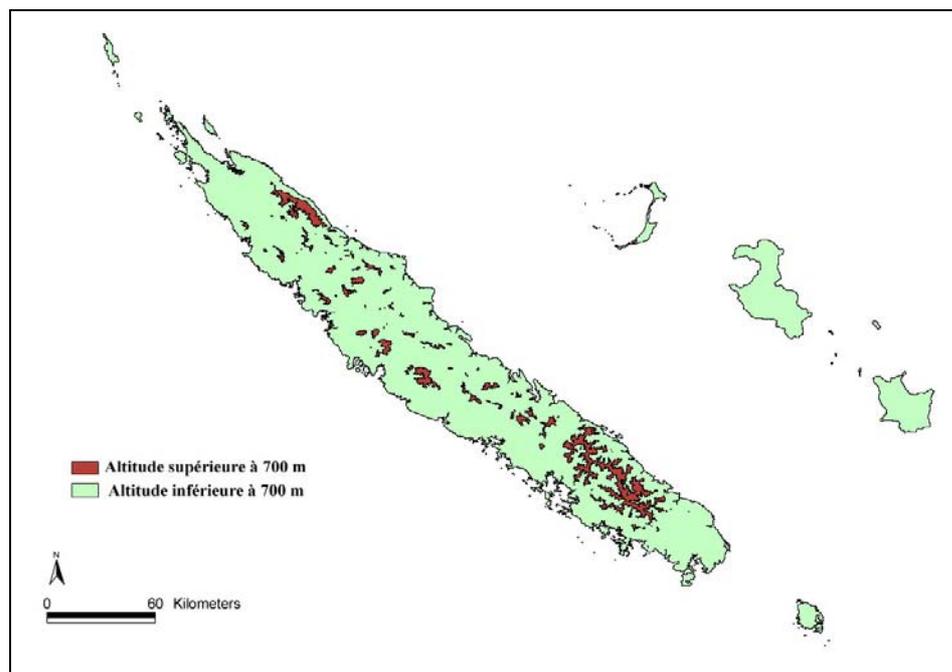
Cette espèce pose de graves problèmes de conservation de la biodiversité et elle est considérée aujourd'hui comme l'une des plus grandes menaces pour la biodiversité néo-calédonienne (Chazeau et al., 2002).

Il y a une disparition et une réduction du nombre d'espèces arthropodes dans les zones infestées (richesse et diversité), ce qui se solde par des transformations profondes dans la structure des communautés, telles que celles observées en Nouvelle-Calédonie (Jourdan, 1999 ; Jourdan et al., 2001, 2002 ; Chazeau et al., 2002a ; Le Breton et al., 2003, 2005) ou aux Galápagos (Clark et al., 1982 ; Lubin, 1984).

Cette espèce est dès lors responsable de l'altération des équilibres écologiques : *W. auropunctata* transforme la contribution relative des guildes, ce qui constitue alors un facteur de déséquilibre pour les écosystèmes. On constate la disparition de guildes entières, et la promotion de certaines autres, en particulier la guildes des hémiptères phytophages et la guildes de leurs parasites et parasitoïdes (Jourdan, 1999). Quelles conséquences pour le fonctionnement et le maintien des écosystèmes ? Des conséquences induites sur le processus des écosystèmes ont été illustrées chez une autre *tramp species*, sur l'île de Christmas avec la propagation d'*Anoplolepis gracilipes* (O'Dowd et al., 2003). Cette question se pose de façon pressante, en particulier dans la perspective de la conservation des habitats fragiles (tels que les forêts sèches, par exemple). Ces questions, liées à l'altération des processus et du fonctionnement des écosystèmes sous la pression de la propagation des fourmis envahissantes, sont aujourd'hui étudiées en Afrique du Sud et aux États-Unis, pour la fourmi d'Argentine et la fourmi de feu, respectivement (Christian, 2001 ; Carney et al., 2003 ; Ness, 2004 ; Ness et Bronstein, 2004).

Aujourd'hui, à partir des données de terrain collectées, il ne semble pas que l'espèce progresse à une altitude supérieure à 700 m (Jourdan et Dumas, 2004). La proportion du territoire non menacé apparaît restreinte (Figure 2).

Figure 2 : Surfaces potentiellement menacées par l'invasion de *W. auropunctata*, altitude < 700 m (Jourdan et Dumas, 2004)



A plus ou moins court terme, elle constitue une menace sur des espèces reconnues comme patrimoniales : exclusion de sites, réduction du succès reproducteur et de la survie des jeunes, ces effets étant suspectés pour les populations de reptiles autochtones en Nouvelle-Calédonie (en particulier, compétition ou disparition pour les ressources) (Jourdan, 1999 ; Jourdan et *al.*, 2001). Cela a notamment été observé en Afrique de l'Ouest pour les grands mammifères (Wetterer et *al.*, 1999). Des mesures sont à envisager pour pallier à la possible propagation vers des zones sensibles, du point de vue de la biodiversité.

Les stratégies de lutte disponibles

En l'état actuel des connaissances, il n'existe aucune solution de contrôle biologique pour lutter contre la petite fourmi de feu (aucun auxiliaire biologique efficace identifié), seule une lutte chimique ciblée peut contribuer à la maîtrise du problème (Jourdan et *al.*, 2002 ; Chazeau et *al.*, 2002; Wetterer et Porter, 2003).

Deux types de stratégies sont disponibles : 1) les insecticides de contact classiques, plus ou moins rémanents (rémanence recherchée dans le cadre de traitements de type « barrière » autour d'infrastructures), 2) et les appâts toxiques à effet différé. Pour obtenir un contrôle durable des populations, cela suppose la destruction des colonies. La lutte par insecticide de contact ne permet pas d'obtenir un tel contrôle. En effet, ce type de produit agit sur les ouvrières et non pas sur le potentiel reproducteur des colonies (reines et couvains restent à l'abri dans les nids). Par contre, cela permet de répondre à des situations d'urgence pour des infestations qui altèrent la qualité de vie ou les activités agricoles.

On distinguera donc **une réponse d'urgence** qui vise à soulager des populations fortement impactées, en particulier en zones résidentielles (pourtour des maisons,

jardins, etc.) ou agricoles. Dans ce cas, des applications par arrosage du sol peuvent convenir ou par fumigation. Mais, il s'agit d'une solution temporaire : l'action dépressive des populations sera rapide mais limitée dans le temps. Les zones traitées seront à terme ré-envahies à partir de zones adjacentes non traitées ou simplement à partir de l'émergence de nouvelles ouvrières (sans compter que la faculté à déplacer des nids, conduit à compenser la dépression de populations ouvrières par un regroupement des survivants). En arboriculture, ce type d'intervention peut être couplé à une action mécanique, visant à bloquer l'accès des *Wasmannia* au feuillage. Ces mesures reposent sur la mise en place d'un bourrelet de chiffons imbibés périodiquement d'huile de coco, additionnée d'un insecticide. Cela n'a pas d'impact sur l'évolution des populations des parcelles infestées mais cela peut permettre de maintenir une activité de cueillette (Chazeau et *al.*, 2000, 2002b).

Pour les mesures de **contrôle à long terme**, une lutte par appât à effet retard est à privilégier. Les molécules utilisées sont des inhibiteurs de croissance (analogues de l'hormone juvénile (JH), ou inhibiteurs de la synthèse de la chitine) ou des molécules à activation métabolique (après ingestion) et dont le délai d'activation permet le retour au nid et la dispersion par échanges alimentaires, en particulier vers les reines et le couvain. Dans ce cas, il est nécessaire d'obtenir la collaboration active des ouvrières pour ramener les toxiques au nid, et entraîner, par des échanges alimentaires, l'empoisonnement des sexués et des larves. Cette caractéristique explique qu'il ne faut jamais utiliser simultanément insecticides de contact et appâts empoisonnés.

Cependant, l'arsenal des produits efficaces est réduit. En effet, aucun appât **n'a jamais été formulé commercialement** pour une action spécifique contre *W. auropunctata* (Jourdan et Chazeau, 2004). Il est donc nécessaire de se tourner vers des produits commerciaux formulés contre d'autres espèces de fourmis nuisibles. Le succès de la lutte contre la fourmi réside dans l'attractant (l'appât). Concrètement, le succès est conditionné par la nature de l'appât, plutôt que par la nature de la molécule active. L'appât doit être le plus appétant possible pour l'espèce cible. Le choix d'un appât adapté permet d'avoir une action plus ciblée, ce qui permet non seulement d'utiliser des concentrations plus faibles de matières actives, mais aussi d'avoir des doses d'application faibles ; on parle d'appâts à faible toxicité, *low dose toxicants* (Klotz et *al.*, 1997).

Différents essais ont permis de montrer une prédilection de la fourmi électrique pour les matières grasses, plutôt que des appâts sucrés ou protéiques (Williams et Whelan, 1992 ; Chazeau et *al.*, 2000, 2002b).

Ainsi, les produits utilisés contre la fourmi de feu sont très appétants pour la petite fourmi de feu, en particulier les produits développés à base de brisure de maïs (support inerte) enduit d'une huile végétale (attractant) à laquelle on a ajouté la matière active. Les produits disponibles sont des formulations du type *ultra low toxicants* (les produits commercialisés sont formulés à des doses faibles de produits actifs et ont une faible durée de vie dans l'environnement). Les produits formulés sous forme de granulés sont à privilégier car ils permettent d'envisager des applications à la volée (*broadcast application*, y compris avec des distributeurs à main), compatibles avec la structure unicoloniale et diffuse des colonies de *W. auropunctata*. L'intérêt de la formulation en granules permet, le cas échéant, d'envisager des méthodes de dispersion aérienne (hélicoptères, UIm), comme cela a été réalisé à Hawaii contre la fourmi

d'Argentine dans l'*Haleakala National Park* (Krushelnycky et Reimer, 1998) avec de l'hydraméthylnon (formulé avec un appât protéique), ou à l'île Christmas, à l'occasion du traitement hélicoptéré de 500 ha contre *Anoplolepis gracilipes*, à l'aide d'un appât protéique (associé à du fipronil) (O'Dowd et al., 2003). Ce type d'opérations permet d'avoir une régression des populations. Par contre, il existe un problème de coût économique non négligeable (coût de l'hélicoptère), et pour lequel le Gouvernement australien ne souhaite pas aller plus loin (P. Green, communication personnelle). Par contre, les effets co-latéraux sont plus importants dans le cas d'une application aérienne (possibilité de rester dans la canopée). Il existe un certain nombre de produits formulés contre les fourmis qui apparaissent sous forme de gel (notamment à base de fipronil). L'appétence pour ce type de présentation est inconnue pour *W. auropunctata* (que ce soit au laboratoire, ou *in situ*). De plus, ce type de présentations commerciales complique l'application sur le terrain puisqu'il faut envisager de couvrir la zone à traiter avec une maille fine, dont chaque intersection correspond à une station de piégeage où l'on doit déposer une quantité standard de produit. Ce type de stratégie a été cependant choisi pour l'éradication d'un foyer d'invasion de fourmis d'Argentine sur l'île de Tiritiri Matangi, au large d'Auckland (P. Green, communication personnelle).

Liste des produits utilisés

Nous distinguons trois types de produits :

- 1) des inhibiteurs de croissance (analogues d'hormone de croissance, bloquant des récepteurs hormonaux et inhibant ainsi la mue) ;
- 2) des molécules à effet retardé (activité métabolique après leur ingestion et agissant sur le système nerveux) ;
- 3) et d'autres molécules.

Parmi les molécules à effet retardé

Une lutte est envisageable à moindre coût avec de l'acide borique qui doit être mélangé avec un appât (Klotz et al., 1997). Le problème est de réaliser un dosage adéquat (pas trop pour ne pas avoir une mortalité immédiate des ouvrières, ni trop faible, avec absence de mortalité). Depuis les travaux de Williams et Whelan (1992), le produit qui est largement recommandé contre *W. auropunctata* est l'Amdro®. Il s'agit d'un appât toxique à base d'hydraméthylnon, qui a été formulé pour lutter contre d'autres fourmis nuisibles : *Solenopsis invicta*, *Solenopsis geminata*, *Monomorium destructor*, *Pheidole megacephala*. La dose recommandée pour un traitement contre l'une des fourmis cibles est d'environ 2,5 kg à l'hectare (soit 25 g pour 100 m²). Des expériences conduites *in situ* en Nouvelle-Calédonie contre *W. auropunctata* montrent qu'à cette dose, et ce jusqu'à 30 % en plus, les résultats sont très décevants. D'après l'expérience aux Galápagos (Causton et al., 2005), une dose double (5 kg à l'hectare) est adaptée et permet de répondre à l'hétérogénéité des terrains. Ce dosage permet sans doute de compenser une inadaptation relative du produit à *Wasmannia auropunctata*, liée à la granulométrie (Chazeau et al., 2000, 2002b). Cependant, la lutte reste difficile puisqu'on ne connaît dans la littérature que deux exemples d'éradication de populations (sur des surfaces de 6 ha et 21 ha, sur l'île de Santa Fe et sur celle de Marchena aux Galápagos, respectivement ; Abedrabbo, 1994 ; Causton et al., 2005). à Hawaii, P. Conant (communication personnelle) a également éradiqué des contaminations qui concernaient jusqu'à 2 ha. En Nouvelle-Calédonie, nous avons stabilisé un front en forêt sèche, et avons obtenu des résultats plutôt mitigés en caférie et en zone fortement envahie (Chazeau et al., 2000, 2002b).

Parmi les molécules à activation métabolique (précurseurs d'insecticides)

Le produit récemment lancé par Dupont (Advion®) semble avoir une action rapide et une formulation attractive pour *W. auropunctata* (granules constitués par de la brisure de maïs, associée à une huile végétale). La matière active est de l'Indoxacarb à 0,045 % (classe des oxiadiazines). Cependant, le contrôle à long terme n'est pas meilleur qu'avec de l'Amdro® (Ledoux, 2005).

• **Parmi les inhibiteurs de croissance**

Des produits à base de pyriproxifène et de S-méthoprène (inhibiteurs de croissance) sont disponibles pour lutter contre *S. invicta* en Australie et aux USA, avec un attractant identique à celui de l'Amdro® (brisures de maïs et huile de soja). Ces produits sont utilisés en alternance avec l'Amdro®, voire en remplacement complet dans le cadre du programme d'éradication de la fourmi de feu à Brisbane (E.J Harris et K. Plowman, communication personnelle). L'Amdro®, produit phare de la lutte contre la fourmi de feu, a montré quelques limites contre la fourmi électrique (Chazeau et *al.*, 2000, 2002a). Son utilisation et son succès contre la fourmi de feu ne sont pas systématiques ; il existe quelques limites à son succès (Blu Buhs, 2004). Aussi, nous avons testé avec succès au laboratoire contre *W. auropunctata*, les formulations commerciales suivantes : Distance ant bait® et Engage ant bait®, à base de pyriproxifène et S-méthoprène, respectivement (Jourdan et Chazeau, 2004). Cependant, des essais *in situ* restent à réaliser afin de valider la complémentarité Amdro®/inhibiteurs de croissance déjà valorisée contre *S. invicta*. Le méthoprène avait déjà été testé par Ulloa-Chacon et Cherix (1994) mais avec un autre type d'appât. Le pyriproxifène a une action plus rapide, notamment une mortalité accrue sur le dernier stade larvaire et les nymphes (Jourdan et Chazeau, 2004). Mais, pour cette dernière molécule active, il existe des restrictions d'usage à proximité des cours d'eau.

Enfin, parmi l'arsenal disponible contre la fourmi de feu, il existe également des produits dont l'action pourrait être efficace, mais qui n'ont jamais été évalués chez *W. auropunctata*. En particulier, des produits à base de fipronil (Collins et Callcott, 1998), dont il existe une formulation sous forme de granulés développée par Bayer (un support inerte avec une huile végétale dans laquelle est diluée la matière active toxique dont le nom commercial aux USA est Top choice®, 0,00015% fipronil). Rappelons également que des appâts à base de fipronil sont utilisés avec succès contre *A. gracilipes* sur l'île de Christmas, depuis 2002 (O'Dowd et *al.*, 2003). Enfin, au cours des dernières années, on a vu apparaître des traitements mixtes. Ainsi, au Texas, un mode de traitement validé contre la fourmi de feu consiste à appliquer simultanément de l'Amdro® et un appât à base de S-méthoprène, alors qu'en Australie, un produit contenant de l'hydraméthylnon et du pyriproxifène a été développé commercialement (Hymenophor®). Ce type de produits offre la possibilité d'une action simultanée contre les ouvrières et contre les reines et le couvain. Des tests d'efficacité de ces produits seraient particulièrement intéressants chez *W. auropunctata* car ils ont un potentiel d'action plus rapide et durable, mais une action concurrente pourrait également exister et réduire leur efficacité.

Les mesures de contrôle des populations de l'envahisseur

D'une façon générale, il existe trois possibilités de gestion d'une telle invasion : 1) l'éradication, 2) le contrôle avec confinement à certaines zones, 3) ou une palliation de l'invasion lorsque celle-ci est généralisée. Le choix entre ces stratégies est conditionné par l'extension observée *in situ* du phénomène. Chacune des modalités peut se décliner à différentes échelles (possibilité d'agir selon l'une de ses modalités en fonction du type de foyer rencontré). Aussi, le préambule à toute action opérationnelle repose sur la cartographie du phénomène. Les surfaces envahies permettront d'évaluer le stade d'avancement de l'invasion : si on se trouve dans le contexte d'une détection précoce, une éradication sera envisageable ; dans le cas d'une situation plus avancée, des tentatives de confinement des populations pourront être envisagées (ce qui n'exclut pas des éradications de foyers périphériques). Au contraire, si on se trouve dans une situation déjà hors de contrôle, on sera amené à tenter de pallier à l'invasion avec des actions pragmatiques localisées pour défendre des intérêts ponctuels.

En ce qui concerne la méthodologie de détection, celle-ci doit reposer sur une double détection à vue et une campagne d'appâtage dans les zones de front. En effet, il vaut mieux privilégier dans un premier temps une détection lâche à vue pour définir de façon la plus large les périmètres contaminés : il n'est pas nécessaire de déposer des pièges là où l'infestation est évidente. Il s'agit ensuite de détecter finement les limites de disparition (lorsqu'on perçoit une réduction à vue) et de poser des appâts selon une grille de détection (le pas du maillage est à définir selon la topographie des sites à inspecter), idéalement géo-référencée par GPS. Dans le cas de zones à risques (zones de décharges, pépinières, ports, aéroports, etc.), il faut organiser une surveillance continue par appâts.

L'appât idéal est constitué par du beurre de cacahuète déposé selon la grille prédéfinie. Compte tenu de notre expérience en Nouvelle-Calédonie, un temps de pose de 2h est pertinent, si on utilise les appâts dans des petits piluliers. Une telle pose permet non seulement de conserver les échantillons de fourmis sans compromettre une identification ultérieure en cas de doute, mais réduit également le risque de consommation par des rats, chats et autres indésirables. Un temps de pose plus court peut être envisagé lorsqu'on dépose les appâts à l'air libre (1h). Mais des temps de pose trop courts peuvent conduire à une sous-estimation de l'invasion sur les fronts, ou dans le cas d'infestations émergentes (les populations y sont à plus basse densité, et sont donc plus difficile à détecter). Les ouvrières sont actives 24h / 24h avec un pic d'activité qui s'étale de la matinée au milieu de l'après-midi. Cependant, elles ne fourragent pas en conditions exposées en plein soleil (zones découvertes, exposées). Aussi, il est préférable de mener les campagnes de détection dans la matinée.

Pour la phase opérationnelle de lutte, il faut être prudent sur la définition des périmètres à traiter, et s'assurer que la zone considérée permet d'avoir une action significative. En effet, nos expériences *in situ* en Nouvelle-Calédonie montrent que pour une zone traitée, au cœur d'une zone plus large envahie, on obtient guère mieux qu'un répit transitoire (Chazeau *et al.*, 2000, 2002b). Aussi, pour des foyers bien circonscrits, on pourra envisager une éradication par traitement complet de la zone. En terme d'action, il faut être pragmatique : traiter tous les petits foyers isolés (éradications ponctuelles), mener des actions de contrôle au niveau des fronts (stabilisations de fronts) pour les zones importantes, et envisager ainsi sur plusieurs années la disparition

de ces infestations (confinement sur des surfaces en régression, d'année en année). Cette stratégie de lutte (élimination des foyers satellites périphériques et confinement des infestations majeures) est une mesure classique qui a été largement validée, tant du point de vue théorique qu'empirique, pour le contrôle des envahissantes végétales (Moody et Mack, 1998). La stabilisation de fronts doit être accompagnée de mesures drastiques pour éviter le transfert par l'homme de fourmis vers des zones déjà traitées ou indemnes. Par sécurité, il est recommandé de traiter une zone tampon aux marges de la zone infestée (une bande complémentaire d'au moins 20 m de large). Outre le coût économique de l'achat des produits, il existe donc un coût logistique important : l'application des appâts nécessite une main-d'œuvre importante, disponible au bon moment.

À l'échelle d'une parcelle traitée, il faut systématiser le traitement. Compte tenu de la structure unicoloniale (une colonie diffuse à l'échelle de la parcelle traitée), avec des agrégats répartis aléatoirement, il est nécessaire d'appliquer l'appât le plus largement et de façon la plus aléatoire possible. On peut préconiser un traitement avec des épandeurs à main lorsque le terrain est favorable, comme dans les zones résidentielles (milieux plus ouverts), ou alors tout simplement à la volée à la main lorsque le milieu est fermé.

Selon la nature du terrain, on peut envisager deux options : soit un quadrillage de la zone avec une grille couvrant le site, et une station d'appât à chaque intersection de la maille (à l'image de l'éradication réalisée contre la fourmi d'Argentine sur 11 ha à Tiriti Matangi, au large d'Auckland ; P. Green, communication personnelle, ou de celle tentée en Nouvelle-Calédonie ; Chazeau et *al.*, 2002b), soit des transects parallèles, distants d'environ 10 m et parcourant la longueur du site à traiter. Il faut alors deux opérateurs par transect, l'un traitant le coté gauche et l'autre le coté droit du transect, offrant ainsi une garantie meilleure de dispersion homogène de la matière active (Causton et *al.*, 2005). Selon la densité de la végétation, il est à prévoir ou non du débroussement pour ouvrir les transects.

Dans les milieux naturels situés à proximité de cours d'eau, l'éradication n'est souvent pas envisageable ; il faut alors orienter la campagne de confinement en priorité de l'amont vers l'aval, afin d'éviter à l'occasion de crues d'avoir la dissémination de propagules vers les zones basses que l'on aurait déjà traitées.

Une lutte par appâts suppose également des contraintes précises : les inhibiteurs de croissance et les toxiques retard ont une rémanence faible dans l'environnement car ils sont photosensibles et se dégradent au contact de l'eau. En particulier, il faut éviter une application lors des périodes de pluie ou juste après un épisode pluvieux, et éviter une exposition prolongée au soleil (dégradation par les UV). Par conséquent, pour optimiser les chances de succès des traitements, il est préférable d'intervenir en saison sèche quand les populations sont au plus bas (le pouvoir reproducteur des colonies est le plus affaibli et les populations ne sont pas en expansion), ce qui correspond également à la période la plus favorable pour l'application de matières actives à forte labilité environnementale.

En milieu naturel, on pourrait également envisager la possibilité d'une lutte physique pour ralentir la progression de l'espèce, et réaliser un confinement de populations envahissantes en attendant d'avoir les moyens de lutter à plus grande

échelle (en complément du traitement d'un front, par exemple). Cependant, ces mesures physiques (mise en place de corridors débroussaillés aux marges d'une invasion) n'ont jamais été mises en œuvre à grande échelle, même s'il existe des illustrations de l'intérêt de ces mesures au niveau des abords des maisons traditionnelles kanak ou au niveau des pistes. Ces « pare-fourmis » devraient avoir une largeur suffisante pour être inhospitalières du point de vue de la fourmi (des bandes ouvertes d'au moins 10 m de largeur). En effet, en raison de ses préférences de nidification, la fourmi électrique ne peut s'établir dans les zones découvertes ou n'offrant pas de couvert végétal (il faut une disponibilité en site de nidification). De tels corridors devraient bénéficier d'un balisage pour informer les populations humaines du risque lié à la présence de la fourmi dans les zones ainsi confinées.

Dans toutes ces opérations de lutte, le suivi post-traitement est fondamental pour évaluer le succès, et éventuellement pour recadrer l'action. À l'image de la détection initiale, le suivi repose sur une détection par piège attractif (beurre de cacahuète) sur les périmètres traités. L'éradication suppose une validation sur la base d'un seuil : si pendant un temps donné le suivi n'a pas permis de détecter de nouveaux individus, on considère qu'il y a éradication. Selon les standards actuels pour la fourmi de feu, on considère une période de deux années sans nouvelles captures sur les sites traités (Vanderwoude, communication personnelle ; S. O'Connor, communication personnelle).

Risques collatéraux et résistance

L'Amdro® est considéré comme un produit à faibles risques collatéraux (Apperson et al., 1984) en raison des propriétés suivantes : 1) une très faible toxicité vis-à-vis des vertébrés, 2) il ne peut être absorbé par la cuticule des insectes (en particulier, les insectes non cibles), 3) et il ne s'accumule pas dans l'environnement (du fait de sa photosensibilité et de sa destruction par l'eau). Aussi, les insectes les plus susceptibles de s'empoisonner sont des détritiphages ou des prédateurs, voire des fourmis qui pourraient être sur un front. Ces risques apparaissent mineurs si on les compare à ceux encourus si on ne traite pas. D'autre part, il est admis que ces effets collatéraux ne pourraient être que transitoires puisqu'il y aura recolonisation par l'entomofaune périphérique des zones traitées. Un essai conduit sur un front en forêt sclérophylle en Nouvelle-Calédonie avec de l'Amdro® a déjà permis de montrer une dépression temporaire de l'envahisseur et la réinstallation rapide des espèces résidentes de fourmis (Chazeau et al., 2000, 2002b). Ces commentaires sont également valables pour les autres ultra low toxicants susceptibles d'être utilisés. Les formulations de type granulés éliminent également les risques vis-à-vis des pollinisateurs puisque les granulés sont au sol. Quoi qu'il en soit, ces aspects sont actuellement travaillés à l'occasion d'un projet pilote d'éradication en forêt sclérophylle, à la Pointe Maa. Cette opération concerne un peu plus de 7 ha, avec un traitement à base de pyriproxifène suivi un mois plus tard par un traitement à l'Amdro®. Outre le suivi de l'éradication, ce projet s'attache à suivre les fluctuations des populations de fourmis résidentes pour évaluer les risques collatéraux à l'usage de ce type d'appâts.

En ce qui concerne les risques d'apparition de résistance, les dosages et les temps de résidence dans les écosystèmes réduisent ces risques. Pour les réduire encore davantage, l'emploi d'appâts avec différentes molécules peut être préconisé (action conjointe d'inhibiteur de croissance et de poison à activation métabolique).

Prévention de la propagation de cette espèce vers des zones indemnes

Contrairement à de nombreuses espèces envahissantes, les capacités de dispersion intrinsèques de *W. auropunctata* sont faibles : il n'existe pas de vol nuptial, les reines sont incapables de fonder seules, et pour démarrer une colonie il leur faut être accompagnées d'ouvrières (Ulloa-Chacon, 1990). De ce fait, les colonies se propagent principalement à court terme, par bouturage à partir de nids déjà existants. Si bien qu'à partir d'un foyer de contamination, la propagation est lente (au plus quelques centaines de m / an), selon des fronts discrets que l'on peut détecter (Meier, 1994 ; Chazeau et *al.*, 2002a). La dispersion à longue distance (plusieurs dizaines de kilomètres) est assistée par les activités humaines. De ce fait, la première priorité est de ne pas la disperser vers de nouveaux sites. Si aujourd'hui une large surface de la Nouvelle-Calédonie est concernée par l'invasion, il subsiste des zones indemnes. Celles-ci concernent des zones naturelles, notamment des aires protégées. Ces zones méritent qu'on les préserve de la propagation de l'envahisseur. La clé réside dans une application stricte d'un principe de précaution vis-à-vis des sources et des voies possibles de dispersion (en particulier, lorsqu'on ouvre de nouvelles voies d'accès, ou que l'on construit des infrastructures pour les randonneurs et les touristes dans des zones naturelles).

Nous rappelons donc ici les voies possibles de propagation :

- **les produits de pépinières, les plantes ornementales, les plants vivriers** (plantes en pot, plants de bananiers, cocotiers, etc.) ;
- **les fruits ou tubercules déplacés en quantité** (en particulier, en paniers traditionnels tressés) ;
- **les bois d'œuvre ou pour le feu** (pour exemples, l'interception en Nouvelle-Calédonie sur des grumes de *Vitex* en provenance des îles Salomon, ou la contamination du parc de la rivière bleue en Nouvelle-Calédonie) ;
- **les déchets verts** ;
- **les matériaux de construction** (pour exemple, la contamination des îles Banks ; Jourdan et *al.*, 2002) ;
- **les équipements divers** (engins de chantier, etc.) ;
- **les sols issus de terrassements en zone contaminée** ;
- et pratiquement **tout objet laissé à l'extérieur en zone contaminée, puis transporté ailleurs** (container, fût, ruche, etc.).

Certains secteurs d'activités apparaissent particulièrement sensibles et devraient faire l'objet de contrôles ou d'une sensibilisation renforcés : l'horticulture, les jardineries, l'agriculture (au moins les pépiniéristes, les producteurs fruitiers, les grossistes en fruits), les producteurs de matériaux de construction (parpaing, briques, etc.), les entreprises de travaux publics, les entreprises de jardinage (gestion des déchets verts), l'industrie des déchets, l'industrie de l'abattage de bois et du transport de grumes.

Bibliographie

ABEDRABBO S., 1994 – « Control of the little fire ant *Wasmannia auropunctata* on Santa Fe Island in the Galapagos Islands ». In Williams D.F. (ed.): *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Boulder CO, Westview Press: 219-227.

- ANDRES F.X., 2001 - *Étude des facteurs proximaux du succès d'un envahisseur biologique : le cas de Wasmannia auropunctata en Nouvelle-Calédonie*. Mémoire de DEA ADEn, Université Orléans, 48 p.
- ANONYME, 2005 - Stinging ants spread on big island. The invasive species now found at 40 sites drives off farm hands. *Honolulu Star Bulletin*, 15 february 2005. En ligne [<http://starbulletin.com/2005/02/15/news/story10.html>]
- APPERSON C.S., LEIDY R.B., POWELL E.E., 1984 - Effects of Amdro on the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) and some nontarget ant species and persistence of Amdro on a pasture habitat in North Carolina. *Journal of economic entomology*, 77 : 1012-1018.
- BLU BUHS J., 2004 - *The Fire Ant Wars: Nature, Science, and Public Policy in Twentieth-Century America*. Chicago, Illinois University of Chicago Press: 216 p.
- BRUNEAU DE MIRÉ P., 1969 - Une fourmi utilisée au Cameroun dans la lutte contre les Mirides du cacaoyer, *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Café, Cacao, Thé* 13 : 209-212.
- BUENO O.C., FOWLER H.G., 1994 - « Exotic ants and native ant fauna of Brazilian Hospitals ». In : Williams D.F (Ed.): *Exotic Ants: Biology Impact, and Control of Introduced Species*. Boulder, Westview Press: 191-198.
- BYRNE M.M., 1994 - Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica*, 26(1) : 61-72.
- CARNEY S.E., BYERLEY M.B., HOLWAY D.A., 2003 - Invasive Argentine ants (*Linepithema humile*) do not replace native ants as seed dispersers of *Dendromecon rigida* (Papaveraceae) in California, USA. *Oecologia*, 113(4): 576-582.
- CAUSTON C.E., SEVILLA C.R., PORTER S.D., 2005 - Eradication of the little fire ant, *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae) from Marchena island Galapagos: on edge of success? *The Florida Entomologist*, 88(2): 159-168.
- CHAZEAU J., BONNET DE LARBOGNE L., POTIAROA T., 1997 - « Altération de la diversité faunistique dans un milieu dégradé par le feu : le cas de la forêt sclérophylle : diversité faunistique et structure des peuplements d'une forêt sclérophylle et d'une formation dérivée, le fourré à *Acacia spirorbis*. ; feux de brousse et invasion des milieux du domaine sclérophylle par la fourmi pionnière *Wasmannia auropunctata* ». In : *Impact des feux de brousse sur le milieu naturel en Nouvelle-Calédonie, Rapport CORDET*. Nouméa, Orstom : 1-24.
- CHAZEAU J., BOUYE E., BONNET DE LARBOGNE L., 1989 - *Lutte biologique contre le psylle *Heteropsylla cubana*, ravageur du faux-mimosa *Leucaena leucocephala* en Nouvelle Calédonie*. Nouméa, ORSTOM, 82 p.
- CHAZEAU J., JOURDAN H., LE BRETON J., ANDRÉS F.X. (collab.), BONNET DE LARBOGNE L. (collab.), DEJEAN A. (collab.), DELSINNE T. (collab.), FOUCAUD J. (collab.), KONGHOULEUX D. (collab.), MAÏROUCH N., PINNA S. (collab.), POTIAROA T. (collab.), SADLIER R. (collab.), 2002a - *Étude de l'invasion de la Nouvelle-Calédonie par la fourmi pionnière *Wasmannia auropunctata* (Roger) : modalités, impact sur la diversité, moyens d'une maîtrise de la nuisance. programme INWASCAL : rapport final*. IRD Nouméa, 13 : 193 p.
- CHAZEAU J., PINNA S., BONNET DE LARBOGNE L., JOURDAN H., KONGHOULEUX J., LE BRETON J., POTIAROA T., 2002b - *Essais de contrôle des populations de la « fourmi électrique » *Wasmannia auropunctata* au moyen d'appâts toxiques. rapport final*. Nouméa, IRD, No 12, 59 p.

- CHAZEAU J., POTIAROA T., BONNET LARBOGNE L., KONGHOULEUX J., JOURDAN, H., 2000 - *Étude de la « fourmi électrique » Wasmannia auropunctat (Roger) en Nouvelle-Calédonie : expressions de l'invasion, moyens d'une maîtrise de la nuisance en milieu agricole, praticabilité d'une préservation des milieux naturels*. IRD Nouméa, 10 : 63 p.
- CHOO D.K., 2004 - Unwanted: dead or alive – How invasive species could kill our economy. *Hawaii Business*, 49(10): 20-28.
- CHRISTIAN C.E., 2001 - Consequences of a biological invasion reveal the importance of mutualism for plant communities. *Nature*, 413(6856): 635-639.
- CLARK D.B., GUAYASAMÍN C., PAZMIÑO O., DONOSO C., PÁEZ DE VILLACÍS Y., 1982 -. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica*, 14: 196-207.
- COLLINS H. L., CALLCOTT A.M.A., 1998 - Fipronil: An ultra-low-dose bait toxicant for control of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist*, 81(3): 407-415.
- CONANT P., MEDEIROS A.C., LOOPE L.L., 1997 – « A multi-agency containment program for miconia (*Miconia calvescens*), an invasive tree in Hawaiian rain forests ». In Luken J., Thieret J. (eds.): *Assessment and Management of Invasive Plants*. Springer-Verlag : 249-254.
- COWIE R.H., ROBINSON D.G. 2003 - « Pathways of introduction of nonindigenous land and freshwater snails and slugs ». In Ruiz G., Carlton J. (eds): *Invasive species: vectors and management strategies*. Washington, DC, Island Press : 93-122
- CROSSLAND M.R., 2000 - Direct and indirect effects of the introduced toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) on populations of native anuran larvae in Australia. *Ecography*, 23(3): 283-290.
- DE SOUZA A.L.B., DELABIE J.H.C., FOWLER H.G. 1998 - *Wasmannia* spp. (Hym. Formicidae) and insect damages to cocoa in Brazilian farms. *J. Appl. Entomol.* 122(6): 339-341
- DEJEAN A., OLMSTED I., 1997 - Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (*Bromeliaceae*). *Journal of natural history*, 31(9): 1313-1334.
- DELABIE J.H.C., DA ENCARNACAO M.A.V., CAZORLA I.M., 1994 – « Relations between *Wasmannia auropunctata* and its associated mealybug, *Planococcus citri* in Brazilian cocoa farms ». In Williams D.F. (ed.): *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Boulder CO, Westview Press : 91- 103.
- DELSINNE T., JOURDAN H., CHAZEAU J., 2001 – « Premières données sur la monopolisation de ressources par l'envahisseur *Wasmannia auropunctata* (Roger) au sein d'une myrmecofaune de forêt sèche néo-calédonienne ». *In Actes Colloque Insectes Sociaux*, 14 : 1-5
- ERRARD C., DELABIE J., JOURDAN H., HEFETZ A., 2005 - Intercontinental chemical variation in the invasive ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera Formicidae): a key to the invasive success of a tramp species. *Naturwissenschaften*, 92(7): 319-323.
- FABRES G, BROWN W.L. Jr., 1978 - The recent introduction of the pest ant *Wasmannia auropunctata* into New Caledonia. *Journal of the Australian Entomological Society*, 17: 139-142.
- FERNALD H. T., 1947 - The little fire ant as a house pest. *Journal of Economic Entomology*, 40(1): 428
- FOURNIER D., ESTOUP A., ORIVEL J., FOUCAUD J., JOURDAN H., LE BRETON J., KELLER L., 2005 - Clonal reproduction by males and females in the little fire ant. *Nature*, 435(7046): 1230-1234.

- FOWLER H.G., BUENO O.C., SADATSUNE T., MONTELLI A.C., 1993 - Ants as potential vectors of pathogens in hospitals in the state of Sao Paulo, Brazil. *Insect Science and Its Application*, 14: 367-370.
- FRITTS T.H., RODDA G.H., 1998 - The role of introduced species in the degradation of island ecosystems: A case history of Guam. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 113-140.
- GILLESPIE R., 2004 - Community assembly through adaptive radiation in Hawaiian spiders. *Science*, 303: 356-359.
- GRUNER D.S., 2005 - Biotic resistance to an invasive spider conferred by generalist insectivorous birds on Hawai'i Island. *Biological Invasions*, 7(3): 541-546.
- HDOA, 2005 - Hawaii flowers and nursery products. En ligne : [<http://www.nass.usda.gov/hi/flower/flower.htm>]
- HELMS K.R., VINSON S.B., 2002 - Widespread associations of the invasive ant *Solenopsis invicta* with an invasive mealybug. *Ecology*, 83: 2425-2438.
- HEU R.A., TSUDA D.M., NAGAMINE W.T., SMITH T.H., 2005 - *Erythrina* gall wasp, *Quadrastichus erythrinae* Kim (Hymenoptera: Eulophidae). *New Pest Advisory*, No. 05-03 Updated February 2006, 2 p.
- HÖLDOBLER B., WILSON E.O., 1994 - *Journey to the ants: A Story of Scientific Exploration*. Cambridge, Harvard University Press, 240 p.
- HOLWAY D.A., LACH L., SUAREZ A.V., TSUTSUI N.D., CASE T.J., 2002 - The ecological causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 181-233.
- HORVITZ C.C., SCHEMSKE D.W., 1990 - Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. *Ecology*, 71: 1085-1097.
- HORVITZ C.C., SCHEMSKE D.W., 1984 - Effects of ants and an ant-tended herbivore on seed production of a neotropical herb. *Ecology*, 65: 1369-1378.
- HOWARD D.F., BLUM M.S., JONES T.H., TOMALSKI M.D., 1982 - Behavioral responses to an alkylpyrazine from the mandibular gland of the ant *Wasmannia auropunctata*. *Insectes Sociaux*, 29: 369-374.
- IUCN ISSG, 2005 - 100 of the World's Worst Alien Invasive Species, <http://www.issg.org>
- JAFFE K., MAULEON H., KERMARREC A., 1991 - Qualitative evaluation of ants as biological control agents with special reference to predators on *Diaprepes* spp. (Coleoptera Curculionidae) on citrus groves in Martinique and Guadeloupe. In : Pavis C., Kermarrec A. (eds) : *Rencontres Caraïbes en lutte biologique*. Paris, INRA : 405-416
- JOLIVET P., 1986 - Les fourmis et la télévision. *L'Entomologiste* 42 : 321-323.
- JOURDAN H., 1997 - Threats on Pacific islands: the spread of the Tramp Ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae). *Pacific Conservation Biology*, 3(1) : 61-64
- JOURDAN H., 1999 - *Dynamique de la biodiversité de quelques écosystèmes terrestres néo-calédoniens sous l'effet de l'invasion de la fourmi peste Wasmannia auropunctata (Roger) 1863 (Hymenoptera : Formicidae)*. Toulouse, Université Paul Sabatier, Thèse de Doctorat, 465 p.
- JOURDAN H., 2005 - *Diagnostic de l'invasion de la Fourmi électrique et soutien technique au programme polynésien « Wasmannia auropunctata », 5–12 Février 2005 (Consultance Délégation à la recherche de Polynésie française)*. Nouméa, IRD, rapport technique, 33 p.

- JOURDAN H., BONNET DE LARBOGNE L., CHAZEAU J., 2002 - The recent introduction of the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) into Vanuatu archipelago (southwest Pacific). *Sociobiology*, 40(3): 483-509.
- JOURDAN H., CHAZEAU J., 2004 - *Étude comparative de l'efficacité d'appâts toxiques utilisables contre Wasmannia auropunctata*. Conventions Sciences de la Terre, Zoologie, IRD Nouméa, 14 : 18 p.
- JOURDAN H., DUMAS P., 2004 – « Stigmates de la globalisation dans le Pacifique : le cas de fourmi envahissante *Wasmannia auropunctata*. Apport de la spatialisation, à l'aide d'un SIG pour la prédiction du risque ». In *Espaces tropicaux et risques : du local au global. Actes des X^{ème} Journées de Géographie Tropicale du comité national de géographie*, Orléans, 24-26/09 2003. Presses Universitaires d'Orléans, IRD : 396-408.
- JOURDAN H., SADLIER R., BAUER A., 2001 - Little fire ant invasion (*Wasmannia auropunctata*) as a threat to New Caledonian lizards: Evidences from a sclerophyll forest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 38(3A): 283-301.
- JUVIK S.P., JUVIK J.O., 1998 - *Atlas of Hawai'i. 3rd ed.* Honolulu, University of Hawai'i press, Department of Geography, 352 p.
- KASPARI M., 1996 - Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia*, 105(3): 397-404.
- KLOTZ J.H., GREENBERG L., SHOREY H.H., WILLIAMS D.F., 1997 - Alternative control strategies for ants around homes. *Journal of Agricultural Entomology*, 14(3) : 249-257
- KLOTZ J.H., MANGOLD J.R., VAIL K.M., DAVIS L.R. JR, PATTERSON R.S., 1995 - A survey of the urban pest ants (Hymenoptera: Formicidae) of Peninsular Florida. *Florida Entomologist*, 78(1) : 109-118.
- KOHLER J.M., 1984 - *Pour ou contre le Pinus : les Mélanésiens face aux projets de développement*. Nouméa, Institut Culturel Mélanésien, Collection Sillon d'igname, 130 p.
- KOPTUR S., 1992 - Plants with extrafloral nectaries and ants in everglades habitats. *Florida Entomologist*, 75(1): 38-50.
- KRAUS F., CAMPBELL E.W., 2002 - Human-mediated escalation of a formerly eradicable problem: the invasion of Caribbean frogs in the Hawaiian Islands. *Biological Invasions*, 4(3): 327-332.
- KRAUS F., CRAVALHO D., 2001 – The risk to Hawaii from snakes. *Pacific Science*, 55(4): 409-417.
- KRUSHELNYCKY P.D., LOOPE L.L., REIMER N.J., 2005 - The ecology, policy and management of ants in Hawaii. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 37: 1-25.
- KRUSHELNYCKY P.D., REIMER N.J., 1998 - Efficacy of Maxforce bait for control of the Argentine ant (Hymenoptera: Formicidae) in Haleakala National Park, Maui, Hawaii. *Environmental entomology*, 27(6): 1473–1481.
- LE BRETON J., 2003 - *Étude des interactions entre la fourmi Wasmannia auropunctata et la myrmécofaune : comparaison d'une situation en zone d'introduction, la Nouvelle Calédonie et d'une situation en zone d'origine, la Guyane Française*. Toulouse, Université Paul Sabatier, Thèse de Doctorat, 233 p.
- LE BRETON J., DELABIE J., CHAZEAU J., DEJEAN A., JOURDAN H., 2004 - Experimental evidence of large-scale unicoloniality in the tramp ant *Wasmannia auropunctata* (Roger). *Journal of Insect Behavior*, 17(2): 263-271.

- LE BRETON J., JOURDAN H., CHAZEAU J., ORIVEL J., DEJEAN A., 2005 - Niche opportunity and ant invasion: the case of *Wasmannia auropunctata* in a New Caledonian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 21(1): 93-98
- LE BRETON, J., CHAZEAU J., JOURDAN H. 2003 - Immediate impacts of invasion by *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rain forest. *Austral Ecology*, 28(2): 204-209.
- LEDOUX S., 2005 - *Praticabilité du contrôle chimique de la fourmi envahissante Wasmannia auropunctata à Tahiti. Expérimentation en milieu naturel et en laboratoire avec un produit à base d'indoxacarbe*. Diplôme d'Agronomie Générale, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Toulouse, 55 p.
- LEONE D., 2003 - Citric acid aids fight against coqui frog. *Honolulu Star-Bulletin*, June 24, 2003.
- LITTLE E.C.S., 1984 - Ants in electric switches: note. *New Zeland Entomologist*, 8: 47.
- LUBIN Y.D., 1984 - Changes in the native fauna of the Galápagos Islands following invasion by the little red fire ant, *Wasmannia auropunctata*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 21: 229-242.
- MAÏROUCH N., JOURDAN H., CHAZEAU J., 2002 - *Myrmecofaune des milieux anthropisés et impact sur les populations humaines rurales : le cas de Wasmannia auropunctata dans la commune de Thio*. Rapport de Convention IRD/UNC/Mairie de Thio, 32 p.
- MCAVOY A., 2005 - The costly coqui: Schofield Barracks deals with the same problem facing the Big Island amid real estate fears. *Honolulu Star Bulletin*, 11 juillet 2005. En ligne <http://starbulletin.com/2005/07/11/news/index7.html>
- MCGLYNN T.P., 1999 – The worldwide transfer of ants : geographical distribution and ecological invasions. *Journal of biogeography*, 26(3): 535-548.
- MCGREGOR R.C., 1973 - *The emigrant pests. A report to Dr. Francis Mulhern, Administrator, Animal and Plant Health Inspection Service*. Rapport non publié.
- MEDEIROS A.C., LOOPE L.L., CONANT P., MCELVANEY S., 1997 - Status, ecology, and management of the invasive plant *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae) in the Hawaiian Islands. *Bishop Museum Occasional Papers*, 48: 23-35.
- MEIER R.E., 1985 - Coexisting patterns and foraging behavior of ants on giant cacti on three Galapagos Islands, Ecuador. *Experientia*, 41: 1228.
- MEIER RE., 1994 – « Coexisting patterns and foraging behavior of introduced and native ants (Hymenoptera Formicidae) in the Galápagos Islands (Ecuador) ». In Williams D.F. (ed.): *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Boulder CO, Westview Press : 44-62.
- MENOZZI C., RUSSO G., 1931 - Contributo alla conoscenza della mirmecofauna della Republica Dominicana (Antille). *Bolletino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria, Portici*, 24 : 148-173.
- MEYER J.Y., 1996 - Status of *Miconia calvescens* (Melastomataceae), a dominant invasive tree in the Society Islands (French Polynesia). *Pacific Science*, 50(1): 66-76.
- MEYER J.Y., FLORENCE J., 1996 - Tahiti's native flora endangered by the invasion of *Miconia calvescens* DC. (Melastomataceae). *Journal of Biogeography*, 23(6): 775-783.
- MOODY M.E., MACK R.N., 1988 – Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent foci. *Journal of Applied Ecology*, 25(3): 1009-1021.
- MULLER R., BRUNEAU DE MIRÉ P., BLAHA G., 1970 - *Projet de programme de travail conjoint du laboratoire de phytopathologie et du laboratoire d'entomologie sur les relations entre la pourriture brune des cabosses du cacaoyer (Phytophthora*

- palmivora*) et les cochenilles associées aux fourmis *Wasmannia* dans la région de Kribi. IFCC, Yaoundé : 5 p.
- NESS J.H., 2004 - Forest edges and fire ants alter the seed shadow of an ant-dispersed plant. *Oecologia*, 138(3): 448-454.
- NESS J.H., BRONSTEIN J.L., 2004 - The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. *Biological Invasions*, 6(4): 445-461.
- O'DOWD D.J., GREEN P.T., LAKE P.S., 2003 - Invasional « meltdown » on an oceanic island. *Ecology Letters*, 6(9): 812-817.
- OLIVEIRA P.S., BRANDÃO C.R.F., 1991 - « The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados ». In Huxley C.R., Cutler D.F. (eds.): *Ant-plant interactions*. Oxford, Oxford University Press: 198-212.
- OLIVEIRA P.S., DA SILVA A.F., MARTINS A.B., 1987 - Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia*, 74: 228-230.
- OTA, 1993 - *Harmful Non-Indigenous Species in the United States*, OTA-F-565. Washington, D.C., U.S. Government Printing Office, Office of Technology Assessment, U.S. Congress, 391 p.
- PASSERA L, 1994 - « Characteristics of tramp species ». In Williams DF (ed.): *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Boulder, CO, Westview Press: 23-43.
- PHILLIPS B.L., BROWN G.P., SHINE R., 2003 - Assessing the potential impact of 3 toads on Australian snakes. *Conservation Biology*, 17(6): 1738-1747.
- PHILLIPS B.L., SHINE R., 2004 - Adapting to an invasive species: Toxic cane toads induce morphological change in Australian snakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(49): 17150-17155.
- POLLARD G.V., PERSAD A.B., 1991 - « Some ant predators of insect pests of tree crops in the Caribbean with particular reference to the interaction of *Wasmannia auropunctata* and the leucaena psyllid *Heteropsylla cubana* ». In Pavis C, Kermarrec A (eds.): *Rencontres Caraïbes en lutte biologique*. Paris, INRA : 391-403.
- RODDA G.H., FRITTS T.H., MCCOY M.J., CAMPBELL III E.W., 1999 - « An overview of the biology of the brown treesnake, *Boiga irregularis*, a costly introduced pest on Pacific Islands ». In Rodda G. H., Sawai Y., Chiszar D., Tanaka H. (eds.): *Problem snake management: The habu and the brown treesnake*. Ithaca, NY, Cornell University Press: 44-80.
- RUBINOFF D, HAINES W.P., 2005 - Web-spinning caterpillar stalks snails. *Science*, 309: 575.
- SCHEMSKE D.W., 1980 - The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): an experimental analysis of ant protection. *Journal of Ecology*, 68: 959-967
- SCHMIDT J.O., 1986 - « Chemistry, pharmacology, and chemical ecology of ant venoms ». In Piek T (ed.): *Venoms of the Hymenoptera*. London, Academic Press: 425-508.
- SHERLEY G. (ed.), 2000 - *Invasive species in the Pacific : a technical review and draft regional strategy*. Apia, Samoa, South Pacific Regional Environment Programme, 190 p.
- SMITH M.R., 1936 - The Ants of Puerto Rico. *J. Agric.Univ. Puerto Rico*, 20 (4): 819-875.
- SMITH M.R., 1942 - The relationship of ants and other organisms to certain scale insects on coffee in Puerto Rico. *J. Agric.Univ. Puerto Rico*, 26: 21-27.

- SMITH M.R., 1965 - House infesting ants of the eastern United States. Their recognition, biology and economic importance. *USDA-ARS Technical Bulletin 1326* : 105
- SPENCER H., 1941 - The small fire ant *Wasmannia* in citrus groves - A preliminary report. *Florida Entomologist*, 24: 6-14.
- TENNANT L.E., 1994 - « The Ecology of *Wasmannia auropunctata* in primary tropical rainforest in Costa Rica and Panama ». In Williams D.F. (ed.): *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Boulder, Westview Press: 80-90.
- TORRES J.A., 1984 - Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica*, 16(4): 296-303.
- ULLOA-CHACON P., 1990 - *Biologie de la reproduction chez la petite fourmi de feu Wasmannia auropunctata Roger (Hymenoptera: Formicidae)*. Lausanne, Faculté de Lausanne, Thèse de doctorat, 161 p.
- ULLOA-CHACON P., CHERIX D., 1994 - « Perspectives on control of the little fire ant (*Wasmannia auropunctata*) on the Galapagos Islands ». In Williams DF (ed.): *Exotic ants: Biology, impact, and control of introduced species*. Boulder, Westview Press: 63-72.
- ULLOA-CHACON P., CHERIX D., 1989 - Etude de quelques facteurs influençant la fécondité des reines de *Wasmannia auropunctata* (R.) (Hymenoptera, Formicidae). *Actes Coll. Insect. Soc.*, 5: 121-129.
- VINSON S.B., MACKAY W.P., 1990 - « Effects of the fire ant, *Solenopsis invicta*, on electrical circuits and equipment ». In Vander Meer R.K., Jaffe K., Cedeno A. (eds.): *Applied Myrmecology: a world perspective*. Boulder, Westview Press: 497-503.
- VITOUSEK P.M., 2004 - *Nutrient cycling and limitation: Hawai'i as a model system*. Princeton University Press, 232 p.
- WALSH P.W., HENSCHEL P., ABERNETHY K.A., TUTIN C.E.G., TELFER P., LAHM S.A., 2004 - Logging Speeds Little Red Fire Ant Invasion of Africa. *Biotropica*, 36(4): 137-141
- WATERHOUSE D.F., 1997 - *The major invertebrate pests and weeds of agriculture and plantation forestry in the southern and western pacific*. Canberra, Aciar, 93 p.
- WATERHOUSE DF., NORRIS KR., 1989 - *Biological control: Pacific prospects supplement 1*. Canberra: ACIAR, 123p.
- WAY M.J., BOLTON B., 1997 - Competition between ants for coconut palm nesting sites. *Journal of natural history*, 31(3): 439-455.
- WETTERER J.K., PORTER S.D., 2003 - The little fire ant, *Wasmannia auropunctata*: distribution, impact, and control. *Sociobiology*, 42(1): 1-41.
- WETTERER J.K., WALSH P.D., WHITE L.J.T., 1999 - *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae), a destructive tramp-ant, in wildlife refuges of Gabon. *African Entomology*, 7(2): 292-294.
- WILLIAMS D.F., WHELAN P.M., 1992 - Bait attraction of the introduced pest ant *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) in the Galapagos Islands. *Journal of Entomological Science*, 27(1): 29-34.
- WILSON E.O., TAYLOR R.W., 1967 - The ants of Polynesia (Hymenoptera: Formicidae). *Pacific Insects Monograph*, 14: 1-109.

Sites internet consultés :

<http://www.mauinews.com/story.aspx?id=7791>

<http://fireant.tamu.edu/>

**Tableau 1 : Liste des organismes mutualistes avec *Wasmannia auropunctata*
 (d'après Jourdan et al., 2002)**

		Noms communs	Plantes Hôtes	Pays
Hemiptera				
<i>Aleyrodidae</i>	<i>Aleurothrixus floccosus</i>	Aleurode cotonneux	<i>Citrus spp.</i>	USA (Floride)
	<i>Dialeurodes citrifolii</i>		<i>Citrus spp.</i>	USA (Floride)
			Goyavier (<i>Psidium guajava</i>)	Nouvelle-Calédonie
<i>Aphididae</i>	<i>Aphis gossypii</i>	Puceron du cotonnier	Cotonnier (<i>Gossypium sp.</i>)	République Dominicaine
			<i>Citrus spp.</i>	USA (Floride)
	<i>Aphis spiraeicola</i>	Puceron vert des agrumes	<i>Citrus spp.</i>	USA (Floride)
	<i>Pentalonia nigronervosa</i>	Puceron noir du bananier	Bananier (<i>Musa spp.</i>)	Nouvelle-Calédonie, Polynésie française (Tahiti)
	<i>Toxoptera aurentii</i>	Puceron noir des agrumes	<i>Citrus spp.</i> , Manguier (<i>Mangifera indica</i>)	USA (Floride), Nouvelle-Calédonie
	<i>Toxoptera citricida</i>	Puceron tropical des agrumes	<i>Citrus spp.</i>	USA (Puerto Rico)
<i>Cicadellidae</i>	<i>Homalodisca coagulata</i>	Mouche pisseuse		Polynésie française (Tahiti)
<i>Coccidae</i>	<i>Cerastoplastes ceriferus</i> & <i>C. rubens</i>	Mexican wax scale & Pink-wax scale	Manguier (<i>Mangifera indica</i>), <i>Eugenia lateriflorum</i> , Niaouli (<i>Melaleuca quinquenervia</i>), <i>Semecarpus atra</i> , Pin des Caraïbes (<i>Pinus caribaea</i>), <i>Citrus spp.</i>	Nouvelle-Calédonie
	<i>C. elongatus</i>		<i>Citrus spp.</i>	Nouvelle-Calédonie
	<i>C. floridensis</i>	Cochenille de Floride	<i>Citrus spp.</i>	USA (Floride)
	<i>Coccus viridis</i>		<i>Coffea spp.</i>	USA (Puerto Rico)
			<i>Citrus spp.</i> , Frangipanier (<i>Plumeria alba</i>), <i>Coffea spp.</i>	Nouvelle-Calédonie
	<i>Pulvinaria psidii</i> & <i>Pulvinaria sp.</i>		Frangipanier (<i>P. alba</i>), <i>Coffea spp.</i> , Goyavier (<i>Psidium guajava</i>)	Nouvelle-Calédonie
	<i>Saissetia hemisphaerica</i>	Cochenille hémisphérique	<i>Coffea spp.</i>	USA (Puerto Rico)
			<i>Coffea spp.</i>	Nouvelle-Calédonie
	<i>Saissetia nigra</i>	Cochenille noire	<i>Citrus spp.</i> , Frangipanier (<i>P. alba</i>), <i>Coffea spp.</i>	Nouvelle-Calédonie
	<i>Saissetia sp.</i>		Cacaoyer (<i>Theobroma cacao</i>)	Cameroun
	<i>Toumeyella lignumvitae</i>		<i>Guaicum sanctum</i>	USA (Floride)
<i>Fulgoroidea</i>	<i>Tarophagus proserpina</i>	Cicadelle du taro	Taro (<i>Colocasia esculenta</i> , <i>Alocasia macrorrhiza</i>)	Wallis & Futuna, Vanuatu
<i>Margarodidae</i>	<i>Eurhizococcus brasiliensis</i>		<i>Vitis sp.</i>	Brésil
	<i>Icerya purchasi</i>		Agrumes (<i>Citrus spp.</i>)	USA (Floride)
<i>Pemphigidae</i>	<i>Cerataphis lataniae</i>	Puceron du cocotier	Cocotier (<i>Coccus nucifera</i>)	Nouvelle-Calédonie
<i>Pseudococcidae</i>	<i>Dysmicoccus brevipes</i>		Ananas (<i>Ananas</i>)	Nouvelle-Calédonie

	<i>Pseudococcus sp</i>		<i>comosus</i>	
	<i>Pseudococcus spp.</i>		<i>Inga vera</i> (dans plantations de café)	République Dominicaine
	<i>Planococcus citri</i>	Cochenille agrumes	Cacaoyer (<i>T. cacao</i>)	Cameroun
			Cacaoyer (<i>T. cacao</i>)	Brésil
	<i>Pseudococcus longispinus</i>		Agrumes (<i>Citrus spp.</i>)	USA (Floride)
			<i>Cordyline fruticosa</i> , <i>Lygodium microphyllum</i>	Polynésie française (Tahiti), Nouvelle-Calédonie
<u>Psylloidea</u>	<i>Mesohomotoma sp.</i>		Cacaoyer (<i>T. cacao</i>)	Cameroun
	<i>Phacopteron sp.</i>		Okoumé (<i>Aucoumea klaineana</i>)	Cameroun
	Espèce non identifiée		Gaiac (<i>Acacia spirorbis</i>)	Nouvelle-Calédonie
Lepidoptera				
Riodinidae	<i>Eurybia elvina</i>		<i>Calathea ovandensis</i>	Mexique
	<i>Thisbe irenea</i>		<i>Croton billbergianus</i>	Panama