



HAL
open science

Prévention et lutte contre le frelon asiatique, *Vespa velutina nigrithorax*, en France

Brigitte Blanc

► **To cite this version:**

Brigitte Blanc. Prévention et lutte contre le frelon asiatique, *Vespa velutina nigrithorax*, en France. Médecine vétérinaire et santé animale. 2022. dumas-03821833

HAL Id: dumas-03821833

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03821833>

Submitted on 19 Oct 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Année 2022

**PRÉVENTION ET LUTTE CONTRE LE FRELON ASIATIQUE,
VESPA VELUTINA NIGRITHORAX, EN FRANCE**

THÈSE

pour obtenir le diplôme d'État de

DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

présentée et soutenue publiquement devant

la Faculté de Médecine de Créteil (UPEC)

le 12 janvier 2022

par

Brigitte Nathalie Véronique BLANC

sous la direction de

Andrew PONTER

JURY

Présidente du jury :	Pr Bénédicte GRIMARD-BALLIF	Professeure à l'EnvA
Directeur de thèse :	Pr Andrew PONTER	Professeur à l'EnvA
Examineur 1 :	Dr Radu BLAGA	Maître de conférence à l'EnvA

Liste des personnes intervenant dans l'enseignement



Directeur : Pr Christophe Degueurce
 Directeur des formations : Pr Henry Chateau
 Directrice de la scolarité et de la vie étudiante : Dr Catherine Colmin

Professeurs émérites : Pr Pascal Fayolle, Pr Bernard Paragon
 Directeurs honoraires : MM. les Professeurs C. Pilet, B. Toma, A.-L. Parodi, R. Morailon, J.-P. Cotard, J.-P. Mialot & M. Gogny

Département d'Élevage et de Pathologie des Équidés et des Carnivores (DEPEC)

Chef du département : Pr Grandjean Dominique - Adjoint : Pr Blot Stéphane

<p>Discipline : anesthésie, réanimation, urgences, soins intensifs - Pr Verwaerde Patrick</p> <p>Discipline : cardiologie - Pr Chetboul Valérie - Dr Saponaro Vittorio, Praticien hospitalier contractuel</p> <p>Discipline : nouveaux animaux de compagnie - Dr Pignon Charly, Ingénieur de recherche - Praticien hospitalier - Dr Volait Laetitia, Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Discipline : dermatologie - Dr Cochet-Faivre Noëlle, Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Discipline : ophtalmologie - Dr Chahory Sabine, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de clinique équine - Pr Audigé Fabrice - Dr Bertoni Léila, Maître de conférences - Dr Coudry Virginie, Praticienne hospitalier contractuelle - Pr Denoix Jean-Marie - Dr Giraudet Aude, Ingénieure de recherche - Praticienne hospitalier - Dr Jacquet Sandrine, Ingénieure de recherche - Praticienne hospitalier - Dr Mespouilhès-Rivière Céline, Ingénieure de recherche-Praticienne hospitalier* - Dr Mourold Claire, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Tallaj Amélie, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Tanquerel Ludovic, Chargé d'enseignement contractuel</p>	<p>Unité pédagogique de médecine et imagerie médicale - Dr Benchekroun Ghita, Maître de conférences - Pr Blot Stéphane* - Dr Canonne-Guibert Morgane, Maître de conférences - Dr Freiche-Legros Valérie, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Maurey-Guénec Christelle, Maître de conférences - Dr Mortier Jérémie, Maître de conférences associé</p> <p>Unité pédagogique de médecine de l'élevage et du sport - Dr Cabrera Gonzales Joaquin, Chargé d'enseignement contractuel - Pr Fontbonne Alain - Pr Grandjean Dominique* - Dr Maenhoudt Cindy, Praticienne hospitalier contractuelle - Dr Nudelmann Nicolas, Maître de conférences - Dr Ribeiro dos Santos Natalia, Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Unité pédagogique de pathologie chirurgicale - Dr Decambon Adeline, Maître de conférences - Pr Manassero Mathieu - Dr Maurice Emeline, Assistante d'Enseignement et de Recherche Contractuelle - Pr Viateau-Duval Véronique*</p>
--	---

Département des Productions Animales et de Santé Publique (DPASP)

Chef du département : Pr Millemann Yves - Adjoint : Pr Dufour Barbara

<p>Unité pédagogique d'hygiène, qualité et sécurité des aliments - Dr Bolnot François, Maître de conférences* - Pr Carlier Vincent - Dr Gauthier Michel, Maître de conférences associé - Dr Mtimet Narjes, Chargée d'enseignement contractuelle</p> <p>Unité pédagogique de maladies réglementées, zoonoses et épidémiologie - Dr Crozet Guillaume, Chargé d'enseignement contractuel - Pr Dufour Barbara* - Dr Guétin Poirier Valentine, Chargée d'enseignement contractuelle - Pr Haddad/Hoang-Xuan Nadia - Dr Rivière Julie, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de pathologie des animaux de production - Pr Adjou Karim - Dr Belbis Guillaume, Maître de conférences* - Dr Delsart Maxime, Maître de conférences associé - Pr Millemann Yves - Dr Plassard Vincent, Praticien hospitalier contractuel - Dr Ravary-Plumioën Bérangère, Maître de conférences</p>	<p>Unité pédagogique de reproduction animale - Dr Constant Fabienne, Maître de conférences* - Dr Denis Marine, Chargée d'enseignement contractuelle - Dr Desbois Christophe, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - Dr Mauffré Vincent, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de zootechnie, économie rurale - Dr Amé Pascal, Maître de conférences - Dr Barassin Isabelle, Maître de conférences - Dr De Paula Reis Alline, Maître de conférences* - Pr Grimard-Ballif Bénédicte - Pr Ponter Andrew</p> <p>Rattachée DPASP - Dr Wolgust Valérie, Praticienne hospitalier contractuelle</p>
--	--

Département des Sciences Biologiques et Pharmaceutiques (DSBP)

Chef du département : Pr Desquilbet Loïc - Adjoint : Pr Pilot-Storck Fanny

<p>Unité pédagogique d'anatomie des animaux domestiques - Pr Chateau Henry - Pr Crevier-Denoix Nathalie - Pr Robert Céline*</p> <p>Unité pédagogique de bactériologie, immunologie, virologie - Pr Boulouis Henri-Jean - Pr Eloit Marc - Dr Lagrée Anne-Claire, Maître de conférences - Pr Le Poder Sophie - Dr Le Roux Delphine, Maître de conférences*</p> <p>Unité pédagogique de biochimie, biologie clinique - Pr Bellier Sylvain* - Dr Deshuillers Pierre, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique d'histologie, anatomie pathologique - Dr Cordonnier-Lefort Nathalie, Maître de conférences - Pr Fontaine Jean-Jacques - Dr Jouvion Grégory, Professeur associé - Dr Reyes-Gomez Edouard, Maître de conférences*</p> <p>Unité pédagogique de management, communication, outils scientifiques - Mme Conan Muriel, Professeur certifié (Anglais) - Pr Desquilbet Loïc, (Biostatistique, Epidémiologie) - Dr Legrand Chantal, Maître de conférences associée - Dr Marignac Geneviève, Maître de conférences* - Dr Rose Hélène, Maître de conférences associée</p>	<p>Unité de parasitologie, mycologie - Dr Blaga Radu, Maître de conférences (rattaché au DPASP) - Pr Guillot Jacques - Dr Polack Bruno, Maître de conférences* - Dr Risco-Castillo Veronica, Maître de conférences</p> <p>Unité pédagogique de pharmacie et toxicologie - Dr Kohlhauser Matthias, Maître de conférences - Dr Perrot Sébastien, Maître de conférences* - Pr Tissier Renaud</p> <p>Unité pédagogique de physiologie, éthologie, génétique - Dr Chevallier Lucie, Maître de conférences (Génétique) - Dr Crépeaux Guillemette, Maître de conférences (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Gilbert Caroline (Ethologie) - Pr Pilot-Storck Fanny (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Tiret Laurent (Physiologie, Pharmacologie)* - Dr Titeux Emmanuelle (Ethologie), Praticienne hospitalier contractuelle</p> <p>Rattachée DSBP - Mme Dalaine Stéphanie, Professeur agrégée (Sciences de la Vie et de la Terre)</p> <p>* responsable d'unité pédagogique</p>
--	---

Remerciements

Au **Professeur Bénédicte Grimard-Ballif**, Professeur à l'École nationale vétérinaire d'Alfort, qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse.

Hommages respectueux.

Au **Professeur Andrew Ponter**, Professeur à l'École nationale vétérinaire d'Alfort, pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la direction de ma thèse. J'ai eu la chance de découvrir une personne bienveillante, généreuse et à passions multiples. Je vous remercie pour votre rigueur et la confiance que vous m'avez accordée. À tous ces sujets de discussions que nous avons partagés.

Mes remerciements les plus chaleureux.

Au **Docteur Radu Blaga**, Maître de conférences à l'École nationale vétérinaire d'Alfort, pour m'avoir fait l'honneur d'accepter le rôle d'examineur de ma thèse. Merci pour votre rigueur sans faille et l'effort que vous avez fourni.

Mes remerciements les plus respectueux.

À monsieur **Frédéric Soulat**, apiculteur en Bourgogne, pour votre contribution au monde apicole et le temps que vous m'avez accordé.

Mes plus sincères remerciements.

À mes parents,

qui m'ont toujours soutenue dans mon projet professionnel. Merci pour tout ce que vous m'avez permis de construire.

A mes frères et ma sœur,

vous m'êtes indispensables. Merci pour tout.

A Guillaume,

pour ton soutien inconditionnel et l'avenir qui nous attend, merci.

A toute ma famille

qui a toujours cru en moi, merci.

Aux Docteurs Bernhard Bayrhof et Hubert Nau

qui furent mes premiers maîtres de stage dans le monde vétérinaire, merci pour la passion que vous m'avez transmise.

À tous mes autres maîtres de stage

qui m'ont consacré de leur temps pour m'enseigner les ficelles du métier, et à leurs clientèles, sincères remerciements.

À Alfort

et tous les Alfortiens qui m'ont accompagnée durant ces cinq années, à mes poulottes, mon copoulot et mes ANCIENS, à toute la promotion des CARRASSES,

Mais aussi à la grande famille des vétérinaires,

Merci pour tout.

Table des matières

Liste des figures	5
Liste des tableaux.....	7
Liste des abréviations.....	9
Introduction	11
PREMIÈRE PARTIE : POURQUOI FAUT-IL S'INQUIÉTER ?.....	13
I. Historique	13
II. Propagation	13
III. Impact économique et écologique	16
a) En France	18
b) A l'étranger	19
c) Evolution future du frelon asiatique.....	22
IV. Peut-on parler de prévention ?	23
DEUXIÈME PARTIE : PRESENTATION DE VESPA VELUTINA NIGRITHORAX.....	25
I. Anatomie et classification.....	25
II. Mode de vie	27
a) Cycle biologique.....	28
b) Régime alimentaire.....	30
TROISIÈME PARTIE : PERSPECTIVES DE LUTTE	35
I. Méthodes de lutte	35
a) Capacités de défense des abeilles	35
i. Les techniques de défense	36
Heat-ball	36
Asphyxia-balling.....	37
Le mur de propolis.....	38
ii. Les techniques d'intimidation	39
Le tapis.....	39
Le sifflement	39
La vague.....	39
iii. Le rôle de l'évolution	40
b) Ennemis naturels	41
i. Dans son habitat d'origine.....	41
ii. En France	41
c) Méthodes inventées.....	41
i. Piégeage des reines et ouvrières.....	42

Pièges non sélectifs	42
Plante carnivore (Sarracénie)	42
Appât alimentaire	43
Appâts empoisonnés	45
Pièges sélectifs.....	46
Raquette électrique.....	46
Harpe électrique.....	46
Autres pièges	47
Apishield®	47
Jabepode©.....	48
Red Trap©	49
Le piège « caisse »	49
Le piège à bec	50
Piège à fleur.....	51
Vigivelutina™	52
ii. Repérage des nids	53
Système de triangulation.....	53
Radar harmonique.....	54
Radio-téléométrie.....	56
Image thermique	58
Boucle « ficelle ».....	59
Drone	59
iii. Destruction de la colonie.....	60
Utilisation de biocides	61
Au fusil	62
A la chaleur	62
Ensachage.....	63
iv. Lutte biologique.....	64
Diploïdie des mâles.....	64
Virus.....	66
Parasitisme	67
<i>Conops vesicularis</i>	67
<i>Pheromermis vesparum</i>	68
Autres parasites et parasitoïdes	69
Ascomycètes.....	71

Utilisation de mammifères et oiseaux.....	73
Utilisation de phéromones	73
Utilisation future de gènes	77
II. Protection des abeilles domestiques.....	78
a) Impact du stress chez les abeilles domestiques	79
b) Méthodes existantes	80
i. Muselières et méthodes similaires.....	80
ii. Grilles d'entrée	84
III. De nouveaux horizons pour <i>Vespa velutina</i>	85
a) Utilisation gastronomique	85
b) L'essor des cosmétiques.....	85
c) Médecine chinoise.....	85
Discussion	87
Conclusion.....	91
Bibliographie.....	93
Annexes.....	101
Annexe 1 – Liste EEE espèces animales	101

Liste des figures

Figure 1 : Progression de l'invasion de <i>Vespa velutina</i> en Europe.	15
Figure 2 : Aires de distribution des frelons en Europe en 2021.....	16
Figure 3 : Impact de l'absence d'insectes pollinisateurs sur la filière agroalimentaire.....	17
Figure 4 : Production totale d'arbres fruitiers (pommes, poires, pêches) en Europe (en kg/km ²). 20	
Figure 5 : Carte d'Europe visualisant le nombre de ruches et leur production par pays.....	21
Figure 6 : Classification de <i>Vespa velutina</i> par rapport à <i>Apis mellifera</i> et <i>Vespula</i> spp.	25
Figure 7 : Morphologie externe d'un hyménoptère adulte du genre <i>Apis</i>	26
Figure 8 : Comparaison des tailles des frelons présents en France.	26
Figure 9 : Dimorphisme sexuel de <i>Vespa velutina</i> selon les castes.....	27
Figure 10 : Cycle de vie de <i>Vespa velutina</i>	29
Figure 11 : Comportement alimentaire d'ouvrières <i>Vespa velutina</i>	30
Figure 12 : Proportions des principales catégories de proies de <i>Vespa velutina</i> en fonction de son habitat.....	31
Figure 13 : Ouvrière <i>Vespa velutina</i> en vol stationnaire devant l'entrée d'une ruche.....	32
Figure 14 : Exemples de nids de diverses espèces.	33
Figure 15 : Illustration des réactions variables des colonies <i>Apis mellifera</i> face à <i>Vespa velutina</i>	36
Figure 16 : Formation du <i>heat-ball</i> sur une ouvrière <i>Vespa velutina</i>	37
Figure 17 : Détail de la respiration chez le frelon oriental.....	38
Figure 18 : Différences d'architectures des murs de propolis.	39
Figure 19 : Utilisation de <i>Sarracenia</i> pour lutter contre le frelon asiatique.....	43
Figure 20 : Schémas de pièges fonctionnant avec des appâts alimentaires.	44
Figure 21 : Exemples de harpes électriques commercialisées par la société espagnole Sanve Weebly.....	47
Figure 22 : Le piège ApiShield®	48
Figure 23 : Illustration du piège Jabeprode©.....	48
Figure 24 : Illustration du piège Red Trap©.....	49

Figure 25 : Piège « caisse » conceptualisé par AAVO et Raymond. (AAVO, 2021).....	49
Figure 26 : Schéma du piège à bec.	50
Figure 27 : Schéma du piège à cône.	51
Figure 28 : Schéma illustrant le montage de Vigivelutina™.	52
Figure 29 : Frelons asiatiques équipés d'un transpondeur dans le cadre du radar harmonique..	54
Figure 30 : Exemple de frelons asiatiques suivis sur le terrain à l'aide d'un radar harmonique. ..	55
Figure 31 : Les principaux éléments de la radio-téléométrie.	56
Figure 32 : Exemple de montage d'un transpondeur de radio-téléométrie sur un frelon asiatique.	57
Figure 33 : Utilisation de l'image thermique dans la détection des nids.....	58
Figure 34 : Image d'un nid de <i>V. velutina</i> détecté à l'aide d'une caméra multicapteurs.	59
Figure 35 : Propagation estimée de <i>Vespa velutina</i> en France en 2017 pour 2020, selon différents niveaux de destruction des nids.....	61
Figure 36 : Représentation de la reproduction chez le frelon asiatique dans deux cas différents.	65
Figure 37 : Infestation d'un frelon asiatique par <i>Pheromermis vesparum</i>	68
Figure 38 : Cycle de vie du nématode <i>Pheromermis</i>	69
Figure 39 : Ouvrières <i>Vespa velutina</i> infestées par des pathogènes.....	72
Figure 40 : Résultats comportementaux des mâles évalués par leurs réponses antennales (score d'antennes).....	74
Figure 41 : Impact du frelon asiatique sur l'abeille domestique.....	79
Figure 42 : Effets de l'utilisation d'une muselière grillagée sur la probabilité de survie des colonies stressées par la présence de frelons asiatiques.....	81
Figure 43 : Muselière installée devant la planche d'envol d'une ruche.	82
Figure 44 : Effets de la muselière sur la paralysie de l'activité d'une colonie ou de l'échec de retour au nid des butineuses, liés au frelon asiatique.	82
Figure 45 : Muselière à tubes :.....	83
Figure 46 : Grille d'entrée anti-frelon.....	84

Liste des tableaux

Tableau 1 : Critères d'orientation permettant de suspecter une pression de prédation par *Vespa velutina*..... 35

Tableau 2 : Liste détaillée des Nosomatidae et Trypanosomatidae susceptibles d'être présents dans l'appareil digestif de *Vespa velutina*. 71

Liste des abréviations

AAVO : Les Amis des Abeilles du Val d'Oise

ADN : Acide désoxyribonucléique

ALPV : *Aphid Lethal Paralysis Virus*

Anses : Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail

ARN : Acide ribonucléique

ARNi : ARN interférant

Bee-MLV : *Bee Macula-like Virus*

BQCV : *Black Queen Cell Virus*

CE : Commission Européenne

DWV : *Deformed Wing Virus*

FAO : *Food and Agricultural Organization*

IAPV : *Israeli Acute Paralysis Virus*

M : Million(s) (€)

PCR : *Polymerase Chain Reaction* soit Réaction en chaîne par polymérase

UV : Ultraviolet

Introduction

Une espèce introduite dans un nouvel habitat peut rapidement devenir invasive. Ce phénomène concerne l'ensemble du monde du vivant : animaux, végétaux, champignons et micro-organismes. Une espèce est dite invasive dès lors qu'elle nuit à la biodiversité, la santé et les activités humaines (Ruiz-Cristi *et al.*, 2020).

L'introduction de nouvelles espèces se fait généralement de façon accidentelle, par le biais du voyage ou du commerce. Elles peuvent ensuite devenir néfastes pour les espèces locales, soit en entrant en compétition pour des ressources, notamment alimentaires, soit en leur transmettant des maladies, soit en les chassant. Les conséquences aussi bien écologiques qu'économiques qui en résultent peuvent être dramatiques. De plus, éliminer une espèce invasive peut s'avérer très coûteux et quasiment impossible (Ruiz-Cristi *et al.*, 2020).

L'invasion par une espèce est facilitée par la flexibilité de l'espèce. C'est le cas des espèces eusociales, dont font partie de nombreux hyménoptères. Plusieurs espèces ont colonisé de nouveaux territoires à travers le monde : *Polistes dominulus* en Amérique du Nord, *Vespula germanica* en Patagonie ou *Vespula vulgaris* en Tasmanie (Monceau *et al.*, 2013a), pour ne citer que ceux-ci. En Australie et Amérique Centrale, la fourmi de feu, *Solenopsis invicta*, écrase largement les populations locales de fourmis tout en causant des lésions cutanées graves chez des humains allergiques. Les guêpes commune et germanique, respectivement *Vespula vulgaris* et *Vespula germanica*, sont quant à elles de nouvelles compétitrices directes pour les oiseaux de Nouvelle-Zélande. Toutefois, les insectes eusociaux faisant déjà partie du règne animal européen, les frelons asiatiques ne seront *a priori* pas aussi délétères en Europe que les guêpes en Nouvelle-Zélande (Villemant *et al.*, 2011a), où plusieurs espèces d'oiseaux sont en voie de disparition en raison du manque d'accès au miellat et nectar (Beggs *et al.*, 2011).

Nous nous intéressons ici à *Vespa velutina* variété *nigrithorax*, couramment appelé frelon asiatique, de l'ordre des Hyménoptères et appartenant au genre *Vespa* qui regroupe 22 espèces, dont la majorité provient d'Asie. Par souci de simplicité, *Vespa velutina nigrithorax* sera désigné dans ce manuscrit sous le terme de *Vespa velutina* ou de frelon asiatique, bien qu'il existe plusieurs espèces de frelons asiatiques. Les deux seules espèces de *Vespa* s'étendant jusqu'en Europe de façon naturelle sont *Vespa crabro*, le frelon européen, et *Vespa orientalis*, le frelon oriental. Depuis 2004, *Vespa velutina* est apparu dans la faune européenne par le sud-ouest de la France (Rortais *et al.*, 2010). Par malchance, le climat d'Aquitaine était alors particulièrement propice à l'installation de cette espèce (Barbet-Massin *et al.*, 2013). Dès lors, le frelon asiatique s'est étendu dans une majeure partie de l'Europe et ne cesse de se propager davantage. Ce phénomène inquiète la société humaine, et notamment le monde apicole, car si les frelons adultes se nourrissent entre autres de pollen ou de nectar, ils capturent des insectes – dont les abeilles domestiques – afin d'alimenter leurs larves. Il s'agit d'ailleurs d'une des seules espèces de frelons qui s'attaque aux ruches (Matsuura *et al.*, 1990).

Cette thèse s'inscrit dans la suite du travail effectué par le Dr. Emilie Chardonnerau, dont la thèse vétérinaire consiste à décrire le cas du frelon asiatique en France en 2014 (Chardonnerau, 2014). Certains aspects concernant la description de *Vespa velutina* ne seront donc pas détaillés dans ce manuscrit.

Dans une première partie, nous évoquerons l'importance des abeilles et autres insectes pollinisateurs dans la société. Par conséquent, nous étudierons les conséquences aussi bien économiques qu'écologiques de la présence du frelon asiatique en France et plus largement en Europe.

Dans une deuxième partie, nous rappellerons les fondamentaux biologiques de *Vespa velutina nigrithorax* ainsi que son adaptation en milieu urbain ou rural.

Dans une troisième partie, nous nous pencherons sur les différentes méthodes de lutte existantes ou en cours d'élaboration, de spécificité variable. Enfin, nous terminerons sur les moyens visant à protéger les ruches avant d'aborder sur de possibles exploitations du frelon asiatique.

PREMIÈRE PARTIE : POURQUOI FAUT-IL S'INQUIÉTER ?

I. Historique

Vespa velutina a été introduit accidentellement en France, dans le Lot-et-Garonne, probablement en 2004 via le commerce international. Ce serait l'importation de poteries provenant de la région de Zhejiang, dans l'est de la Chine, qui fut responsable de ce phénomène. Cette livraison a eu lieu en début de printemps, transportant ainsi une ou plusieurs fondatrices hibernant parmi les poteries.

L'installation et la progression de cette nouvelle espèce ont été exponentielles durant ces dernières années. En 2010, la surface envahie en France était de 190 000 km². Seulement deux ans plus tard, celle-ci a quasiment doublé en passant à 360 000 km², soit environ 65 % de la France métropolitaine. En début 2021, presque toute la France métropolitaine est envahie (Rome, 2021). Le front d'invasion est de 60km chaque année en moyenne, sachant qu'une reine est capable de parcourir jusqu'à 40km par jour d'après une étude en laboratoire (Rome *et al.*, 2015). Cela témoigne d'un fort pouvoir invasif du frelon asiatique, une exception chez les insectes du genre *Vespa*.

En France, plusieurs facteurs ont favorisé l'installation de *Vespa velutina*. Premièrement, la période d'importation était adéquate car il s'agissait très probablement d'une fondatrice sortant d'hibernation, prête à donner vie à une colonie entière. Deuxièmement, les conditions climatiques étaient idéales car elles se rapprochaient du climat de l'habitat d'origine, bien que le taux de précipitations en saison sèche soit plus élevé en Europe que dans la région de Zhejiang (Villemant *et al.*, 2011a). Troisièmement, *Vespa velutina* ne compte pas de prédateurs naturels en France. La compétition interspécifique est limitée car seul *Vespa crabro* a évolué en France. Dans la région de Zhejiang, d'autres espèces de *Vespa* contribuent à une compétition interspécifique plus accrue. Enfin, le large choix de ressources alimentaires disponibles en France est un élément clé ayant joué en faveur du frelon asiatique. En France, *Apis mellifera* est très largement utilisée en apiculture, ce qui en fait une proie idéale car, contrairement à sa cousine asiatique *Apis cerana*, elle ne sait pas se défendre efficacement contre ce prédateur. L'abeille domestique européenne devient ainsi une proie facile, une opportunité pour le frelon asiatique. En France, nous nous intéressons spécifiquement à son impact sur l'abeille domestique car cela touche à la fois l'apiculture et la pollinisation. Le frelon asiatique est responsable de nombreuses pertes de colonies et baisses de production de miel, conduisant à un arrêt du métier de certains apiculteurs. Néanmoins, il est très probable que d'autres espèces d'arthropodes, d'intérêt moindre pour l'Homme, soient également touchées (Arca *et al.*, 2015).

Comme nous le verrons ultérieurement, la reproduction de *Vespa velutina* se fait au moyen d'une polyandrie modérée (deux à quatre mâles par femelle en France). Du point de vue de la génétique, la population française de frelons asiatiques ne possède qu'un seul haplotype d'ADN mitochondrial et au moins trois allèles pour d'autres nombreux loci. En comparaison avec les populations natives, cela nous amène à admettre de façon quasiment certaine que la population européenne de frelons asiatiques est issue d'une unique fondatrice, laquelle aurait été fécondée par quatre mâles haploïdes (Arca *et al.*, 2015). La polyandrie est un atout majeur dans l'installation de l'espèce : elle a permis à la première fondatrice de produire un grand nombre d'individus dont des individus sexués tout en limitant au mieux la perte de variabilité génétique, autorisant ainsi les individus à mieux s'adapter dans un nouvel environnement.

II. Propagation

Chez les espèces introduites, il est fréquent d'observer un goulot d'étranglement génétique, appelé « effet fondateur ». Celui-ci est étroitement lié à leur génétique, qui sera abordée plus loin dans ce

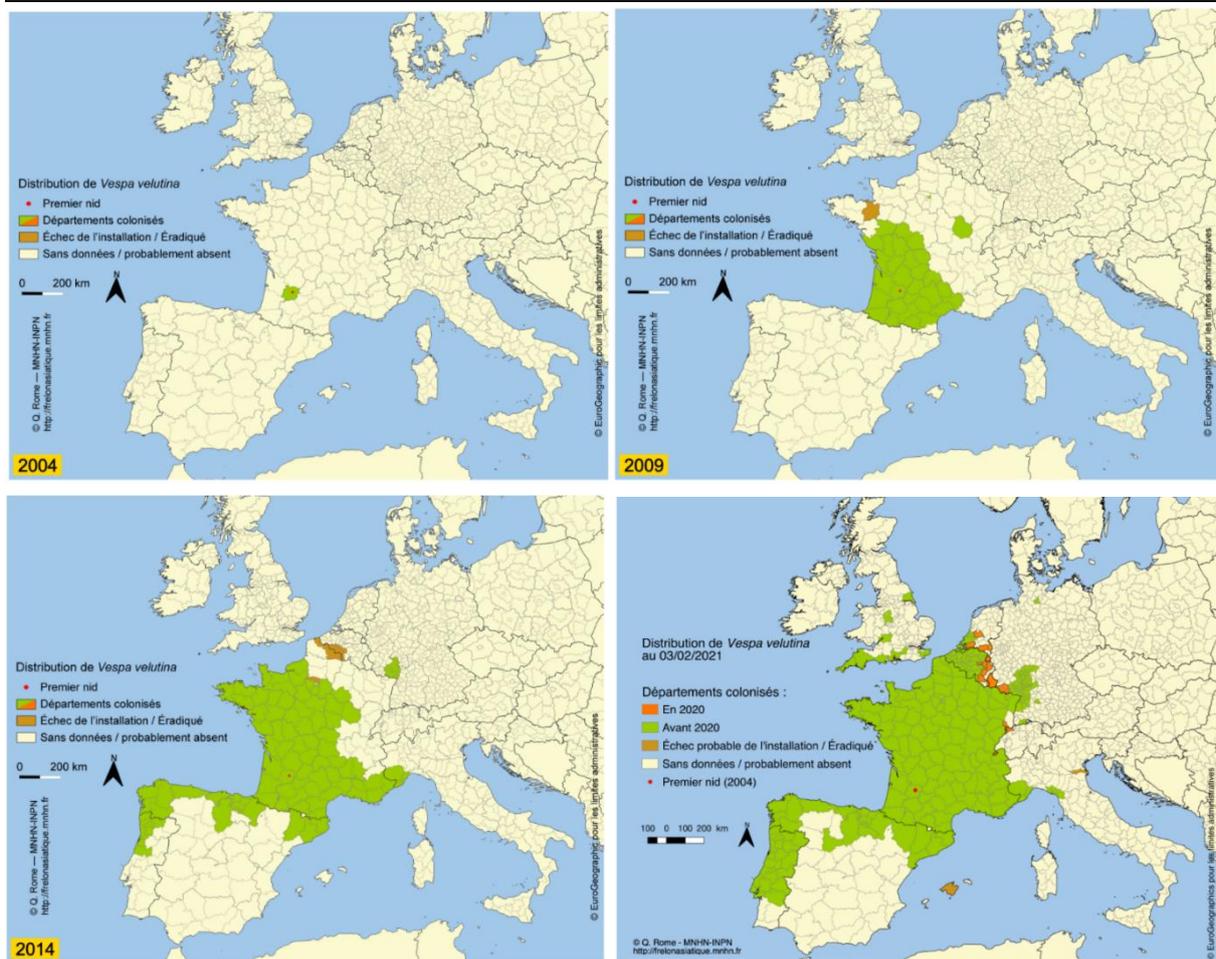
manuscrit concernant *Vespa velutina*. Malgré son effet fondateur, responsable de la production de mâles diploïdes, non viables ou peu fertiles, l'espèce a su s'adapter et se propager largement au-delà des frontières françaises (voir figure 1). Après être arrivée dans le sud-est de la France en 2004, elle a migré jusqu'en Espagne (2010), puis au Portugal et en Belgique (2011) via le commerce international. Grâce à un processus d'éradication efficace, le frelon asiatique n'est plus présent en Belgique dès l'année suivante. Puis il continue à être aperçu en Italie (2013), en Allemagne (2014) et est arrivé au Royaume-Uni (2016), possiblement via le commerce international, et à nouveau en Belgique qui, cette fois-ci, ne résiste pas suffisamment. En 2017, le frelon asiatique a progressé jusqu'aux Pays-Bas, puis en 2020 au Luxembourg.

Chaque année, le frelon asiatique progresse d'environ 60 à 78 km, avec parfois des nids trouvés jusqu'à 200 km du front de progression (Rome *et al.*, 2015 ; Robinet *et al.*, 2017). Cette propagation est en partie liée aux activités humaines (Rome *et al.*, 2011a), suite au transport du commerce international, mais est aussi due aux capacités de l'espèce elle-même. Malgré les sauts de front d'invasion que crée l'Homme, des études montrent que cela n'influence que très peu la propagation de cette espèce en Europe (Robinet *et al.*, 2017). Une fondatrice est capable de parcourir 40 km par jour au maximum, atteignant 200 km en une dizaine de jours, ce qui lui permet d'une part de s'accoupler avec davantage de mâles issus de colonies différentes, et d'autre part de rechercher un nouveau lieu adapté pour fonder un nid primaire (Robinet *et al.*, 2017). L'absence de compétition interspécifique, l'abondance de nourriture et le climat adapté sont des éléments favorables à la dissémination de l'espèce (Villemant *et al.*, 2011a).

Aujourd'hui, la ténacité de *Vespa velutina* inquiète largement en Europe à cause de son impact sur l'apiculture et les conséquences qui en découlent en termes de pollinisation. Les impacts majeurs sont à la fois écologiques et économiques. Ils sont également socio-politiques car il menace la santé humaine, notamment les personnes allergiques aux piqûres d'hyménoptères. Des cas de personnes ayant succombé à des attaques de frelons asiatiques en masse ont été rapportés, notamment lors d'agression accidentelle du nid (Sarrazin, 2020). Toutefois, tant que la colonie n'est pas dérangée, *Vespa velutina* ne s'attaque pas à l'Homme (Rome *et al.*, 2011a). D'ailleurs, dans les régions françaises habitées par le frelon asiatique, le taux de piqûres causées par des hyménoptères (incluant abeilles, guêpes et frelons) n'a pas augmenté par rapport aux années précédentes (de Haro *et al.*, 2010). Lors des études expérimentales impliquant la surveillance rapprochée ainsi que la manipulation des frelons asiatiques, peu ou pas de piqûre n'a été constatée. Lorsqu'ils sont loin du nid, les frelons asiatiques tendent à s'éloigner s'ils sont dérangés. Les piqûres surviennent essentiellement lorsque les frelons asiatiques se situent près de leur nid, lorsque celui-ci est potentiellement en danger (Ueno, 2015).

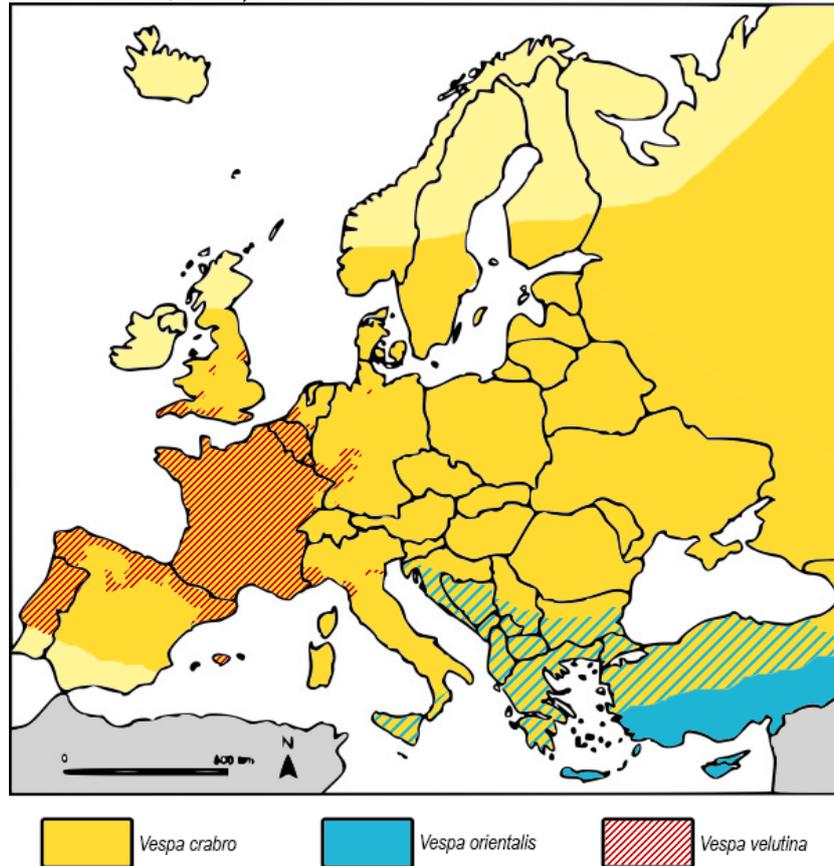
En Grèce, Albanie et Turquie, sa propagation pourrait être compromise par la présence de *Vespa orientalis*, un autre frelon prédateur d'abeilles (voir figure 2) (Papachristoforou *et al.*, 2007 ; Rortais *et al.*, 2010). Entre 2018 et 2021, *Vespa orientalis* a été observé à divers endroits comme à Gênes et Trieste (Italie), à Valence et en Algésiras (Espagne), à Bucarest (Roumanie) et même plus récemment à Marseille (France). Cependant, ce frelon provenant du Sud-Est de l'Europe, il cohabite déjà avec *Apis mellifera*. Par conséquent son impact en France pourrait-il être inférieur à celui de *Vespa velutina* ?

Figure 1 : Progression de l'invasion de *Vespa velutina* en Europe. ((Rome, 2021) (France), Dirección General de Calidad y Evaluación Ambiental y Medio Natural (Espagne), ICNF, NATIVA et SOS Vespa (Portugal), CARI et CiEi / DGARNE (Belgique), CREA et Università de Torino (Italie), R. Witt (Allemagne), NNSS et NBU (Grande Bretagne), Waarneming (Pays-Bas)).



Depuis 2003, le frelon asiatique est présent en Corée du Sud (Choi *et al.*, 2011 ; Franklin *et al.*, 2017). Sa progression est beaucoup moins spectaculaire qu'en Europe en raison de la compétition interspécifique qui y existe, grâce aux six autres populations de *Vespa* spp (Villemant *et al.*, 2011a ; Arca *et al.*, 2015). En 2012, le frelon asiatique est introduit au Japon (Franklin *et al.*, 2017). Les séquences génétiques des populations de *Vespa velutina* en Corée du Sud et au Japon sont identiques, laissant penser que la population sud-coréenne a été importée au Japon. Ces populations proviennent probablement d'un très petit nombre de fondateurs issus de Chine, dans la région d'origine du frelon (Takeuchi *et al.*, 2017).

Figure 2 : Aires de distribution des frelons en Europe en 2021. (Graphique B. Blanc©, d'après Rortais *et al.*, 2010 et Rome, 2021)



Bilan

Depuis l'arrivée du frelon asiatique en Aquitaine (France) en 2004, cette espèce ne cesse de se propager à travers l'Europe et ce malgré son effet fondateur. Chaque année, son front de progression est de 60 à 78 km en moyenne. L'activité humaine, notamment le commerce international, est largement responsable de l'introduction de cette espèce invasive mais facilite également son front de progression qui peut aller jusqu'à 200 km dans certains cas. Par ailleurs, d'autres éléments environnementaux sont favorables à l'expansion de *Vespa velutina* en Europe, comme le climat, l'abondance de ressources alimentaires et la faible compétition interspécifique.

III. Impact économique et écologique

Les insectes sont essentiels pour leur rôle pollinisateur. En 2017, leur valeur économique est évaluée à 153 milliards d'euro dans le monde (Rhodes, 2018). A travers le monde, 87,5 % des plantes à fleurs sont pollinisés par des insectes et autres animaux, ce qui représente environ 308 000 espèces de fleurs. En ce qui concerne l'agriculture, certaines ne dépendent pas des insectes pollinisateurs, comme les céréales ou les tubercules, tandis que d'autres en sont partiellement ou entièrement dépendants, notamment les productions fruitières et les graines. Ainsi, sur 107 principaux types de cultures, 91 dépendent de la zoogamie (Potts *et al.*, 2016). La zoogamie correspond à la pollinisation dépendante de l'activité des animaux, insectes inclus. Les insectes pollinisateurs sont indispensables pour certaines cultures, comme les amandes par exemple, alors qu'ils ne permettent qu'une meilleure qualité de produit pour d'autre (voir figure 3) (Rhodes, 2018). Par exemple, les poires dont la fleur n'a pas été pollinisée par un insecte sont déformées. Parmi les cultures mondiales, 85 % d'entre elles dépendent directement de la zoogamie. En l'absence totale

d'animaux pollinisateurs, la production végétale diminuerait de 90 % dans 12 % des cultures mondiales. De plus, 28 % des cultures perdraient entre 40 et 90 % de leur production et 45 % des cultures perdraient entre 1 et 40 % de leur production (Potts *et al.*, 2016). Or, la majorité des animaux pollinisateurs étant des insectes, une réduction du nombre d'insectes pollinisateurs pourrait entraîner des conséquences néfastes en agriculture et, par extension, dans les filières agroalimentaires. Parmi eux, *Apis mellifera* serait responsable de la pollinisation de la moitié des cultures. Le nombre de ruches d'abeilles a augmenté de 40 % ces 50 dernières années, mais l'offre ne suffit pas à répondre à la demande sur le marché qui a elle augmenté de 300 %. La population d'abeilles sauvages ayant quasiment disparu, la pollinisation des cultures repose largement sur les abeilles domestiques (Franklin *et al.*, 2017). Par conséquent, de nombreuses études se sont penchées sur les conséquences agroalimentaires d'une absence d'insectes pollinisateurs (voir figure 3). L'impact sur l'alimentation et donc la santé des Hommes serait très importante.

Figure 3 : Impact de l'absence d'insectes pollinisateurs sur la filière agroalimentaire. (A) Taux de pollinisation effectué par les abeilles selon les types de cultures. (Source : *United States Department of Agriculture –Morse & Calderone, Cornell University*) (B) Exemple illustrant les changements de produits retrouvés sur un étal de fruits et légumes avec (gauche) ou sans (droite) pollinisation par les abeilles. (Source : « Without bees the world would be different – ECO-U »)



Le déclin d'*Apis mellifera* se manifeste notamment par une perte importante des colonies durant l'hiver (Neumann et Carreck, 2010). Son origine est multifactorielle : le parasitisme, notamment la varroose, l'utilisation des pesticides, la perte de diversité florale et les monocultures ou encore la prédation. Ces multiples sources de stress affaiblissent les colonies juste avant la période d'hibernation (Potts *et al.*, 2010 ; Goulson *et al.*, 2015).

De par l'effet notoire du frelon asiatique sur les abeilles domestiques, l'économie est impactée, que ça soit dû aux pertes de la filière apicole par manque de production de miel ou augmentation des frais pour soutenir la production de miel, ou à la baisse de pollinisation des cultures (Laurino *et al.*, 2019). La biodiversité est potentiellement altérée en raison du manque de pollinisateurs (abeilles ou autres insectes). En Chine, la présence du prédateur pourrait réduire l'activité des butineuses jusqu'à 79 % (Tan *et al.*, 2013a). Enfin, les conséquences sont également sociétales en raison du danger que peuvent représenter les piqûres de frelons chez les personnes allergiques (Monceau *et al.*, 2014).

De façon plus large, le coût engendré par les insectes invasifs est évalué à environ 75 milliards de dollars à travers le monde. Ce chiffre serait sous-estimé (Bradshaw *et al.*, 2016).

a) En France

Du fait de son caractère invasif et nuisible vis-à-vis d'*Apis mellifera*, le frelon asiatique a été classé comme Danger Sanitaire de deuxième catégorie par le Code Rural de la République française. Ceci permet aux autorités françaises de [définir des actions de surveillance, de prévention et de lutte] contre le frelon asiatique, afin de notamment protéger les secteurs apicoles (Arrêté du 26 décembre 2012 relatif au classement dans la liste des dangers sanitaires du frelon asiatique, 2012). En 2013, le Code de l'Environnement a défini le frelon asiatique comme une espèce invasive (Arrêté du 22 janvier 2013 interdisant sur le territoire national l'introduction de spécimens du frelon à pattes jaunes *Vespa velutina*, 2013). Pourtant, les nids détruits ne sont pas recensés à l'échelle nationale, ce qui permettrait pourtant un meilleur suivi et donc une meilleure surveillance de l'insecte.

En France, la production agricole dépendante des insectes pollinisateurs est évaluée entre 2,3 et 5,3 milliards d'euros chaque année (Beyou *et al.*, 2016), dont 2 milliards d'euros sont uniquement associés à l'activité pollinisatrice de l'abeille (ITSAP, 2020). Depuis 1961, le nombre de colonies d'abeilles n'a cessé d'augmenter jusqu'à atteindre un maximum en 2000, puis s'est mis à décliner (vanEngelsdorp et Meixner, 2010). A l'échelle nationale, la production de miel en 2020 est estimée à un peu de plus de 30 000 tonnes (FranceAgriMer, 2021). Dans les régions où se trouve le frelon asiatique, les apiculteurs estiment leurs pertes de colonies d'abeilles entre 5 et 80 % (médiane de 30 %) (Monceau *et al.*, 2014), et les pertes en miel sont estimées à plus de 10 000 tonnes chaque année (Fournier, 2018) soit une perte de gain de 111 M€ à l'échelle nationale, certaines régions étant plus affectées que d'autres, en tenant compte du fait que 13,7 % de la production de miel en France est issue d'agriculture biologique, soit d'une valeur de 13,1 €/kg, et 86,3 % de la production de miel est vendue en conventionnel à 10,8 €/kg (FranceAgriMer, 2021). En 2015, le revenu de l'apiculture française était de 135 M€ (Barbet-Massin *et al.*, 2020). Ce revenu est estimé à environ 350 M€ en 2020, en ne prenant en compte que la production de miel (FranceAgriMer, 2021). D'après l'UNAF (Union Nationale pour l'Apiculture Française), 30 % des ruches en Gironde sont détruites ou affaiblies par le frelon asiatique en 2010 (Monceau et Thiéry, 2017a). La Nouvelle Aquitaine, la région la plus touchée, perdrait 19,4 M€ chaque année à cause du frelon asiatique (Fournier, 2018). Ces estimations sont sous-évaluées étant donné qu'elles ne prennent en compte que la production de miel, ce qui représente 86 % des revenus d'un apiculteur en moyenne. Les 14 % restants incluent les revenus sur la production de gelée royale, de pollen, de produits transformés (nougat), de l'élevage (reines, essaims) ou de la pollinisation, certains agriculteurs louant des ruches afin d'assurer une bonne pollinisation de leurs cultures (Fournier, 2018).

En Corée, la présence de *Vespa velutina* est connue depuis plusieurs années pour perturber la stabilité de six autres espèces locales de *Vespa*, que ça soit en milieu urbain ou rural (Choi *et al.*, 2011). En France, des populations de *Vespula* sont impactées car elles peuvent constituer jusqu'à

18 % du régime alimentaire du frelon asiatique dans certains habitats (Rome *et al.*, 2011a ; Villemant *et al.*, 2014). Des populations de *Vespa crabro* pourraient également être impactées. La compétition interspécifique entre *Vespa crabro* et *Vespa velutina* se déroule sur les plans de l'alimentation et de la localisation. Bien que les nids secondaires soient préférés dans des endroits clos pour *Vespa crabro* et plutôt en hauteur pour *Vespa velutina*, en revanche pour les nids primaires, les deux espèces recherchent le même type d'habitat : plutôt proche du sol et protégé des intempéries. Le frelon asiatique est avantagé car les futures fondatrices sortent plus tôt d'hibernation que les frelons européens (Rome *et al.*, 2015). De plus, *Vespa velutina* produit jusqu'à 13 000 individus en une saison, alors que les plus grandes colonies de *V. crabro* en produisent jusqu'à 5 000 (Villemant *et al.*, 2011a, b). Une telle compétition interspécifique entre ces deux espèces risque d'impacter la population de *Vespa crabro* dont les populations sont déjà en danger dans certains pays européens (Villemant *et al.*, 2011a).

En France, rien que la destruction des nids aurait coûté environ 23 M€ entre 2006 et 2015. D'après les prévisions climatiques et lorsque les populations de frelons asiatiques seront arrivées à un équilibre, ce qui est aujourd'hui peu probable, la destruction de leur nid représentera un coût estimé à 11 M€ chaque année. Selon l'évolution de l'espèce, ce coût est susceptible d'augmenter (Barbet-Massin *et al.*, 2020).

b) A l'étranger

Dans le reste de l'Europe, la présence de *Vespa velutina* sévit du fait de ses répercussions écologiques et donc, forcément, socio-économiques. En 2016, la Commission Européenne a mis en place une liste d'espèces exotiques invasives (Liste EEE ou IAS – *Invasive Alien Species*, voir annexe 1), régulièrement mise à jour. Les espèces inscrites font l'objet de restrictions et de mesures mises en place par l'Union Européenne. Cela concerne leur importation, leur conservation ou vente, et leur reproduction. Les états membres de l'UE sont tenus à détecter les introductions volontaires ou involontaires de ces espèces, leur éradication ou le contrôle de ces populations sur leur territoire. Dans cette liste figurent des espèces végétales et animales ; parmi elles, *Vespa velutina nigrithorax* (Annexe 1). La Commission Européenne a cherché à évaluer les conséquences financières du frelon asiatique afin de proposer des mesures de lutte adaptées. Leur objectif est de coordonner les pays de l'UE dans la prévention et le contrôle des populations de frelons asiatiques (European Commission. Joint Research Centre., 2019).

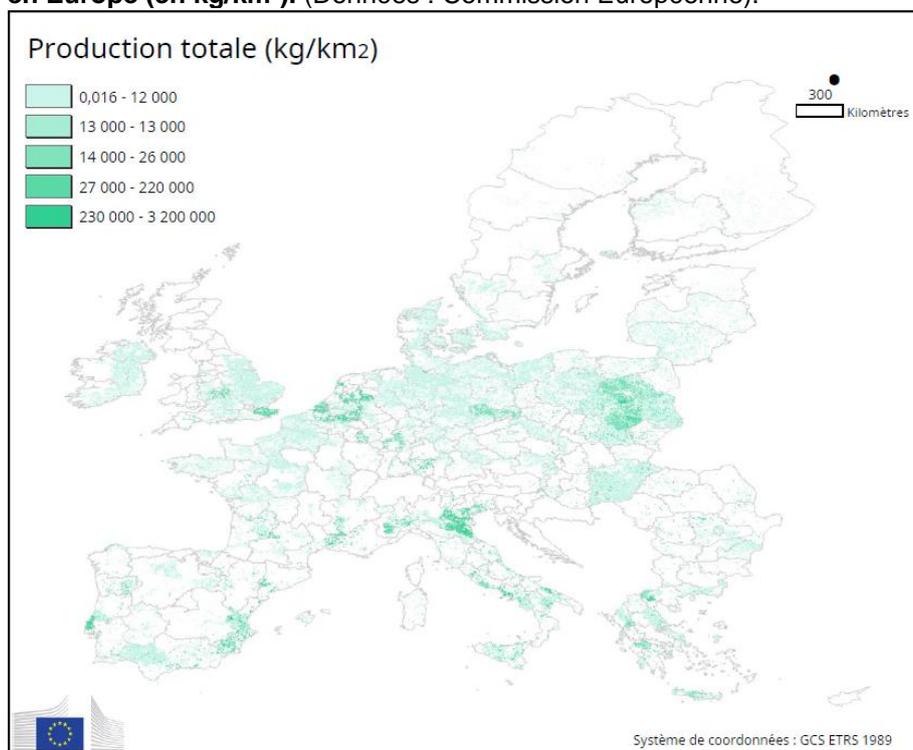
L'impact de *Vespa velutina* est avant tout écologique. De par sa forte prédation sur les insectes pollinisateurs, et particulièrement *Apis mellifera*, les secteurs agricoles sont les plus touchés. Les récoltes alimentaires diminuent, le renouvellement des pâtures et prairies se détériore d'une année à l'autre, et les forêts ou les lacs et rivières s'appauvrissent en provisions d'une saison à l'autre. Par conséquent, outre un écosystème plus fragile d'année en année (Beggs *et al.*, 2011 ; Barbet-Massin *et al.*, 2020), ces modifications écologiques modulent considérablement les rendements de la filière agro-alimentaire.

L'impact socio-économique repose sur deux points. Le premier est majeur car la baisse de récoltes alimentaires entraîne des pertes économiques dans les filières alimentaires humaines et animales. La société et les élevages, dont l'apiculture, sont ainsi directement concernés. Pourtant, malgré l'invasion évidente du frelon asiatique en Europe et ses dommages collatéraux, aucune étude n'a à ce jour précisément évalué son impact économique (Barbet-Massin *et al.*, 2020). La raison la plus probable est le caractère plurifactoriel de cet impact, impliquant de possibles facteurs d'exposition menant à un biais. Le second impact est surtout sociétal car oblige les populations à vivre avec un risque augmenté de piqûres d'hyménoptères, et donc celui de choc vasoplégique en cas d'allergie (de Haro *et al.*, 2010). Les nombreux nids retrouvés en zone urbaine augmentent le risque sanitaire pour l'Homme (Franklin *et al.*, 2017 ; Fournier *et al.*, 2017). Cependant, cet impact

est négligeable par rapport au premier. Il convient surtout aux personnes d'éviter de se rapprocher des nids de frelons asiatiques, car c'est dans cette condition que les ouvrières attaquent le plus vraisemblablement (Ueno, 2015).

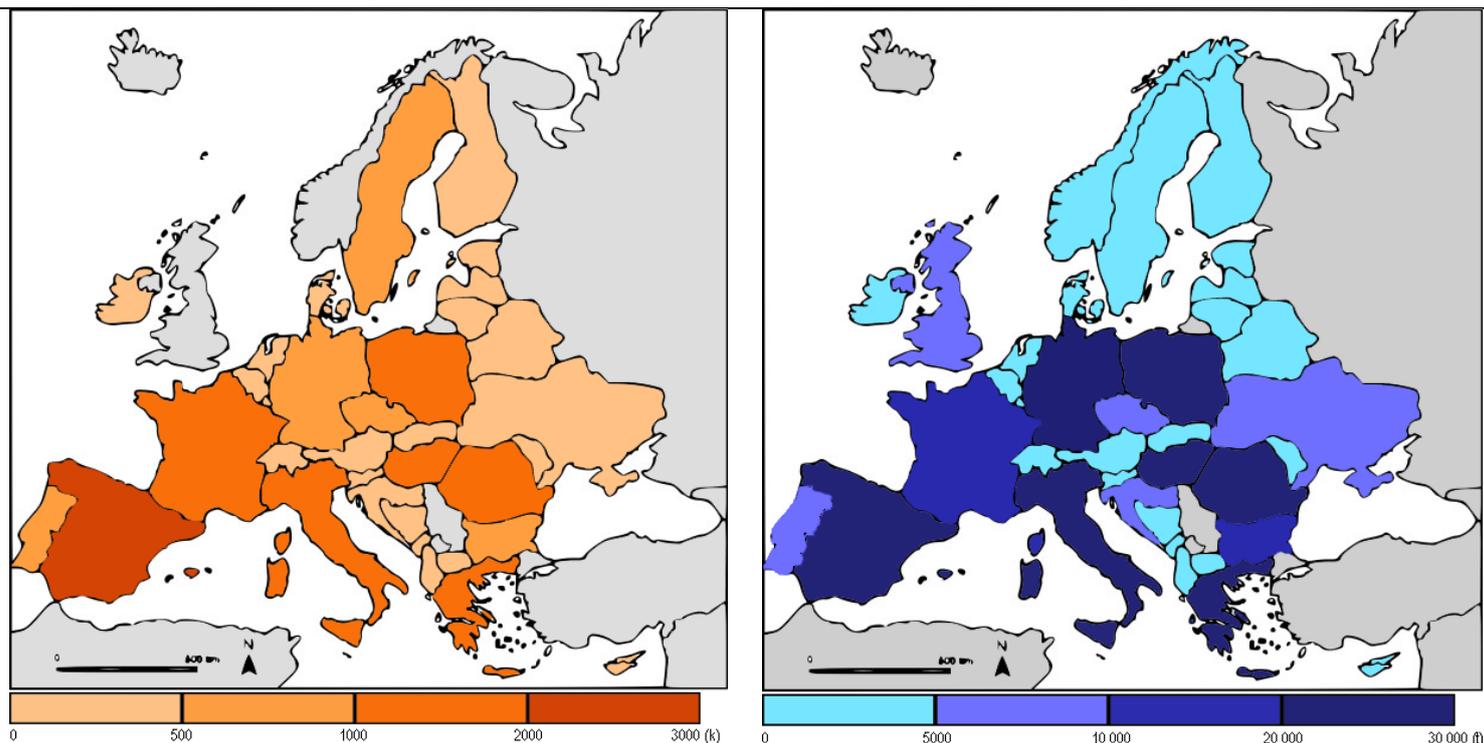
La Commission Européenne (CE) a estimé une partie des pertes économiques de certains pays, en se basant sur les pertes de récoltes des arbres fruitiers (pommiers, pêchers, poiriers) dues à *Vespa velutina*. Ainsi, en 2017, l'Espagne, qui compte le plus de ruches en Europe avec plus de 2,5 millions de colonies (Villemant *et al.*, 2011a), aurait perdu environ 7 204 000€, l'Italie 712 000€ et le Portugal 2 511 000€ rien que dans ces secteurs, ces trois pays étant les plus touchés d'Europe, après la France, par le frelon asiatique. Malheureusement, cette étude n'a pas pu mettre en évidence les pertes économiques françaises dans ces secteurs, que l'on imagine supérieures à celles de ses voisins.

Figure 4 : Production totale d'arbres fruitiers (pommes, poires, pêches) en Europe (en kg/km²). (Données : Commission Européenne).



Ces résultats justifient le déploiement financier nécessaire au contrôle des populations du frelon asiatique en Europe ainsi que la protection des insectes pollinisateurs. Comme le démontre la figure 4, d'autres pays comme la Pologne et la Hongrie, peu concernés aujourd'hui par la présence du frelon asiatique, pourraient être lourdement atteints une fois envahis. C'est pourquoi il est primordial d'agir rapidement à l'échelle européenne, afin de prévenir les dégâts autant que possible.

Figure 5 : Carte d'Europe visualisant le nombre de ruches et leur production par pays. A gauche, nombre de ruches par pays en 2018, en milliers (k). A droite, production de miel par pays en 2018, en tonnes (t). Les pays en gris indiquent une absence de données. Les données plus récentes que 2018 sont à ce jour incomplètes ou absentes, c'est pourquoi il a été choisi de ne montrer que celles de 2018. (Graphique B. Blanc©, données FAO et CE)



De même, les données de la FAO et la CE ont permis d'établir une vision d'ensemble du nombre de ruche et de leur production de miel en Europe, en 2018 (voir figure 5). Ainsi, il n'est pas surprenant de constater que certains pays phares dans la production de miel, comme l'Espagne ou l'Italie, déploient d'importants moyens financiers pour tenter de lutter contre le frelon asiatique à travers les études de recherche. Les données concernant d'autres pays, comme la Pologne, sont en corrélation avec les prévisions faites au sujet des productions d'arbres fruitiers. Au vu de l'importance de l'apiculture dans ces pays, comme représenté dans la figure 5, les conséquences de l'introduction de *Vespa velutina* pourraient être lourdes.

Au fur-et-à-mesure qu'une espèce devient invasive, les coûts liés au contrôle de sa population augmentent (Williams *et al.*, 2010), c'est pourquoi il est essentiel d'intervenir le plus tôt possible, dès le front d'invasion.

Une fois la population d'équilibre de *Vespa velutina* en Europe atteinte, les coûts liés à la destruction de ses nids sont estimés à 9,0 M€ pour l'Italie et 8,6 M€ pour le Royaume-Uni. Dans d'autres pays touchés par sa présence, comme le Japon et la Corée du Sud, ces estimations sont à hauteur de 19,5 M€ et 11,9 M€ respectivement. Dans d'autres pays où sa présence n'est pas d'actualité mais les conditions climatiques y sont favorables, les coûts inhérents à la destruction des nids sont évalués à 26,9 M€ pour les Etats-Unis, 3,6 M€ pour l'Australie, 3,5 M€ pour la Turquie, 2,6 M€ pour l'Argentine et 1,8 M€ pour le Brésil. Bien entendu, ces estimations ne sont valables que dans le cas d'une invasion réussie (Barbet-Massin *et al.*, 2020). Ces coûts liés à la destruction de nids appartiennent à la catégorie des coûts de lutte contre *Vespa velutina*. Cependant lors de l'étude économique d'une espèce invasive, il convient également de prendre en compte les coûts liés à la prévention de cette espèce, qui est nulle en France métropolitaine à ce jour, et les coûts liés aux dommages causés par l'invasion (Bradshaw *et al.*, 2016). Les estimations énumérées précédemment ne reflètent donc pas la totalité de l'impact économique causé par *Vespa velutina*.

Bilan

Le rôle des insectes pollinisateurs à travers le monde a été évalué à 153 milliards € en 2017. Ces insectes sont indispensables pour certaines cultures et permettent une meilleure qualité du produit pour d'autres cultures. S'ils venaient à disparaître, la production de végétaux chuterait considérablement, impactant ainsi gravement la filière agroalimentaire. Parmi eux, *Apis mellifera* serait responsable de la moitié de la pollinisation.

Le déclin des abeilles se manifeste par une perte des colonies en hiver et est d'origine multifactorielle. *Vespa velutina* étant un redoutable prédateur, il est classé en tant que Danger Sanitaire de deuxième catégorie par le Code Rural français. En France, la production agricole dépendant de la pollinisation des abeilles est évaluée à 2 milliards €. A l'échelle nationale, la perte de production de miel liée à la prédation par *Vespa velutina* est estimée à 10 000 tonnes chaque année, soit une perte de gain de 111 M€ pour la filière apicole.

Les conséquences écologiques de *Vespa velutina* sont majeures, de nombreux insectes pollinisateurs représentant une ressource alimentaire. Malheureusement, la compétition interspécifique avec le frelon européen, *Vespa crabro*, est faible du fait de son mode de vie et du faible nombre d'individus produits par colonie par rapport à *Vespa velutina*.

Les conséquences socioéconomiques sont importantes, notamment par les pertes de production de miel et la baisse de pollinisation des cultures. Certains pays européens sont amenés à être lourdement impactés par l'arrivée du frelon asiatique si aucune mesure de prévention n'est entreprise. C'est pourquoi la communication auprès de ces pays est essentielle, afin de maximiser les mesures préventives pour limiter les coûts liés au contrôle des populations invasives. Ces coûts sont amenés à augmenter dans tous les pays touchés car les populations de *Vespa velutina* n'ont pas encore atteint leur équilibre.

c) Evolution future du frelon asiatique

Le frelon asiatique ayant été introduit en France via le commerce international, cette situation peut très vraisemblablement se reproduire et ainsi lui permettre de s'étendre à travers le globe. Son extension possible dans le monde coïncide avec les mêmes territoires déjà envahis par un autre insecte eusocial, la guêpe germanique *Vespula germanica* (Villemant *et al.*, 2011a).

Les prévisions de propagation d'une espèce ne peuvent pas uniquement se reposer sur les prévisions climatiques d'un environnement. Elles doivent également prendre en compte la modification de l'habitat ainsi que la relation entre l'espèce et l'habitat, c'est-à-dire les modifications d'habitat pouvant être dues à l'espèce invasive (Fournier *et al.*, 2017). *Vespa velutina* est adapté à un climat aussi bien subtropical que tempéré (Barbet-Massin *et al.*, 2013). En Europe, des études estiment que le frelon asiatique va se propager plus loin (Villemant *et al.*, 2011a ; Fournier *et al.*, 2017 ; Barbet-Massin *et al.*, 2018 ; Robinet *et al.*, 2018). Le réchauffement climatique contribuerait à accélérer son expansion, ce phénomène devenant surtout inquiétant en Espagne, Suisse, sud de l'Allemagne, Danemark, sud de la Suède, Pologne, nord de la mer Adriatique jusqu'en Hongrie et Roumanie (Barbet-Massin *et al.*, 2013). Sans mesure de contrôle de population, Keeling *et al.* prédit plus de 50 000 nids à travers l'Angleterre et l'Ecosse d'ici 2027. *Vespa velutina* pourrait rapidement coloniser toute la Grande-Bretagne, même à partir d'un seul site infesté (Keeling *et al.*, 2017). L'intérêt de prédire le risque d'acclimatation du frelon asiatique à un territoire donné, ici en France et plus largement en Europe, est de savoir où la surveillance des frelons et abeilles doit être renforcée (Villemant *et al.*, 2011a), et comment agir au mieux dans la prévention. Cela pourrait également permettre, en étant mieux armé contre l'ennemi, d'éviter des messages trop alarmistes et infondés relatés dans les médias (Fournier, 2018). Il semblerait que le milieu urbain soit plus favorable à l'installation du frelon asiatique, notamment grâce aux hauts bâtiments offrant des abris

intéressants pour la nidification des reines, mais aussi grâce aux nombreux restes alimentaires disponibles, à travers les marchés ou les poubelles d'ordures ménagères. Il a été démontré que cette préférence n'est pas liée à un facteur d'exposition, notamment celui d'une observation plus accrue en milieu urbain (Fournier *et al.*, 2017). Quant au milieu rural, les agricultures complexes et hétérogènes ainsi que les exploitations fruitières sont les plus favorables pour le frelon asiatique. Ces types d'agricultures sont souvent composés ou entourés d'arbres, ce qui permet un apport de matière première pour la construction du nid, ainsi qu'une alimentation variée grâce aux fruits et nectar des fleurs. Enfin, ce type d'agriculture hétérogène représentant une abondance de ressources alimentaires pour de nombreux insectes pollinisateurs, il s'agit d'autant de proies potentielles pour le frelon asiatique (Fournier, 2018). Notons que ce type d'agricultures est également la plus favorable pour l'abeille domestique, par conséquent il serait imprudent de conclure trop hâtivement en préférant des monocultures pour lutter contre *Vespa velutina* car cela contribuerait à l'affaiblissement des colonies d'abeilles.

La propagation du frelon asiatique en Europe résulte globalement en une combinaison de propagation individuelle liée à l'espèce, associée à une dispersion anthropique via le commerce international et le tourisme. Globalement, les trois quarts du sud-ouest de l'Europe, notamment la France, l'Italie, l'Espagne et le Portugal, sont dotés d'un climat et un habitat favorables à *Vespa velutina* (Fournier, 2018). A l'avenir pourtant, l'espèce tendrait à se propager plus facilement dans les pays du nord-est de la France, France incluse, mais moins bien en Italie et Espagne mise à part certaines régions (Robinet *et al.*, 2018). Cette étude proposant un modèle de propagation d'espèce pour *Vespa velutina* met en avant la barrière physique que forment chaînes montagneuses (Alpes, Pyrénées). Cependant, une fois ces barrières franchies, l'espèce peut se propager aisément. Quant aux îles, les îles Britanniques seraient plus à risque que les îles méditerranéennes notamment pour des raisons climatiques. Ces dernières, si elles sont colonisées, le seraient à cause d'une introduction accidentelle par l'Homme (Robinet *et al.*, 2018).

Ailleurs qu'en Europe, le climat deviendra de plus en plus favorable à la propagation du frelon asiatique en Amérique du Nord ainsi que sur toute la côte ouest de l'Amérique du Sud. De façon générale, le climat de l'hémisphère nord se réchauffant, cela devrait devenir plus propice au frelon asiatique (Barbet-Massin *et al.*, 2013).

Bilan

Vespa velutina est amené à se propager préférentiellement dans l'hémisphère nord de l'Europe, incluant une partie de la France, en raison du réchauffement climatique. De façon générale, sa forte propagation est liée à la capacité propre à l'espèce de se propager, mais est également facilité par les activités humaines. Il semblerait que les milieux urbains soient plus propices au développement de *Vespa velutina*, d'une part car leur architecture abrite de nombreuses possibilités de nidification, d'autre part car les ressources alimentaires sont abondantes (marchés, ordures ménagères, ruches urbaines). En milieu rural, les cultures hétérogènes et fruitières sont les plus avantageuses pour *Vespa velutina*, car les ouvrières y retrouvent de nombreux insectes pollinisateurs qui constituent des proies idéales.

IV. Peut-on parler de prévention ?

Toutes les espèces invasives de Vespidae impactent trois pans de la société ; l'économie, l'écologie et la société (Beggs *et al.*, 2011). Le frelon asiatique est le premier Vespide introduit accidentellement en Europe depuis l'Asie (Roy *et al.*, 2011), ce qui a révélé une faille certaine dans la gestion de ce genre de situation, obligeant l'Union Européenne à organiser des protocoles afin de pouvoir mieux réagir à une prochaine invasion de ce type (Monceau *et al.*, 2014).

La prévention est un processus avant-gardiste permettant de préparer des moyens de défenses en prévision d'un danger. Dans le cas de *Vespa velutina*, il s'agirait par exemple d'éviter la construction de nids dans une zone exempte de frelons asiatiques. En France, hors DOM-TOM, seuls les départements du Haut-Rhin et de la Corse ne sont pour l'instant pas concernés par le frelon asiatique (Rome, 2021), et pourraient donc mettre en place des moyens de prévention contre ce prédateur. Les moyens de prévention doivent remplir certains critères afin de maximiser leur efficacité. Les procédures mises en place doivent être faciles, l'intervention par les professionnels rapide, et le tout doit être cohérent financièrement afin de pouvoir être inféré à l'échelle nationale ou internationale (Laurino *et al.*, 2019). Cela suggère de travailler sur la communication afin de sensibiliser les populations, apiculteurs et particuliers, au frelon asiatique afin qu'ils puissent reconnaître un nid ou un individu et en alerter les mairies. De nombreuses autres régions d'Europe sont également dans cette situation, où la prévention est encore faisable. La difficulté rencontrée peut être de réussir à sensibiliser des populations humaines qui ne se sentiraient pas concernées par ce phénomène.

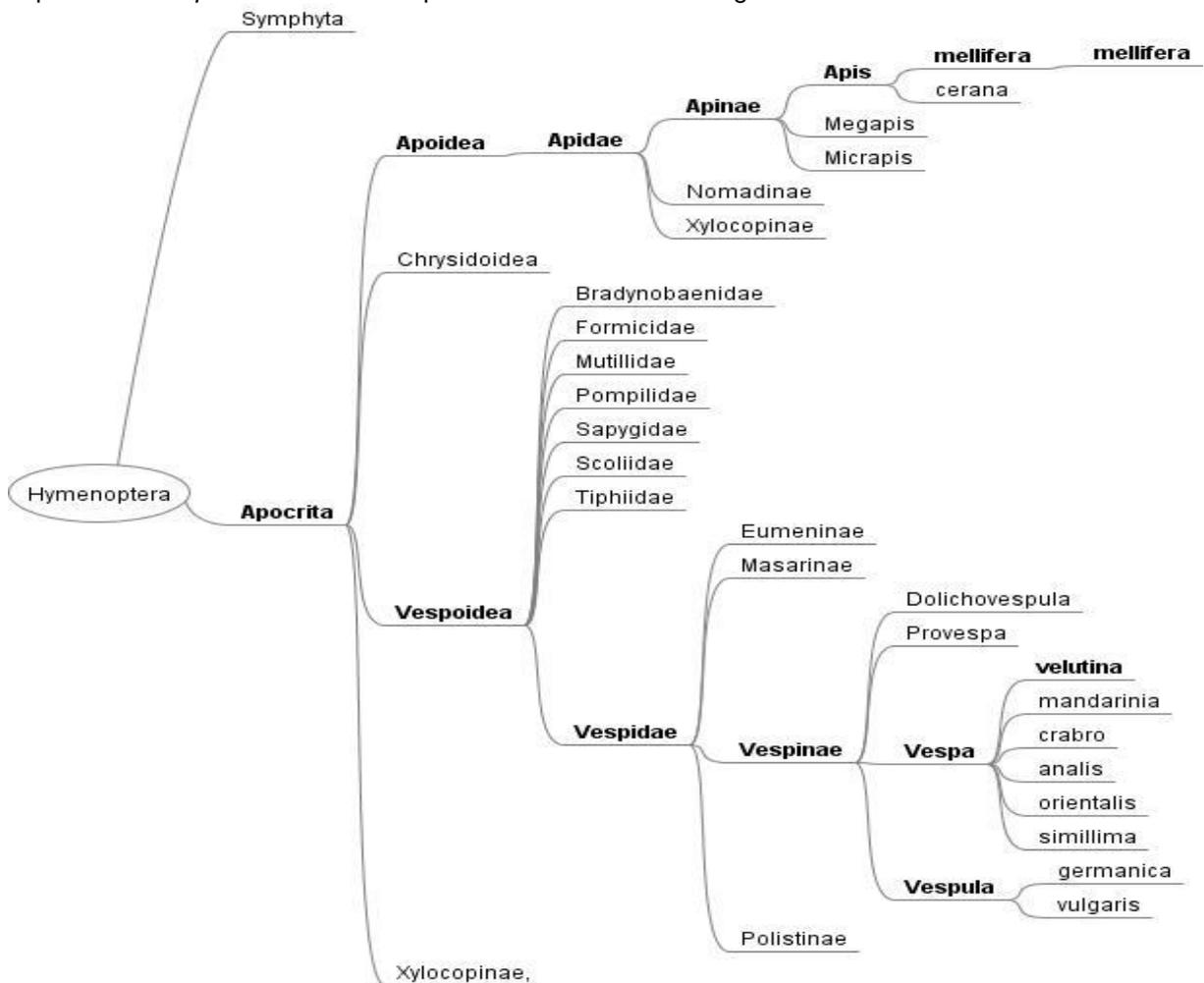
Cependant, dans les régions déjà envahies par le frelon asiatique, il est trop tard pour parler de prévention. L'éradication étant illusoire (Villemant *et al.*, 2014 ; Robinet *et al.*, 2017), il faut tout de même lutter contre cette espèce exotique pour en limiter la propagation d'une part, et son impact sur l'apiculture d'autre part. Des nombreuses méthodes de lutte existent depuis une quinzaine d'années désormais, sans qu'aucune ne soit parfaitement satisfaisante à ce jour.

DEUXIÈME PARTIE : PRESENTATION DE VESPA VELUTINA NIGRITHORAX

I. Anatomie et classification

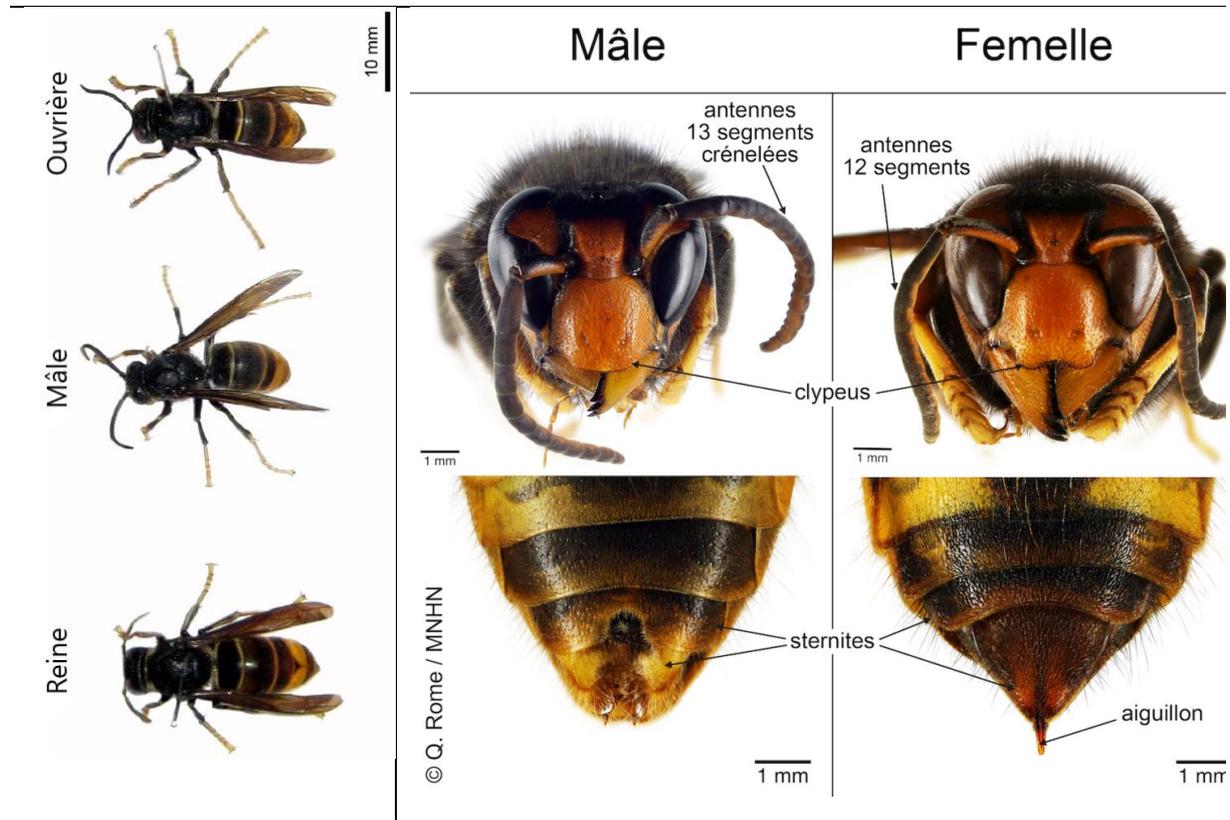
Le frelon asiatique est un insecte eusocial appartenant à l'ordre des Hyménoptères et à la famille des Vespidés (voir figure 6). Le frelon possède les caractéristiques des hyménoptères : son corps est divisé en trois parties avec une tête portant des antennes et un appareil buccal de type broyeur-lécheur, un thorax avec deux paires d'ailes et trois paires de pattes, et un abdomen. Le thorax est lui-même divisé en prothorax, mésothorax et métathorax (voir figure 7). Ce dernier est soudé au premier segment de l'abdomen, comme chez tous les Apocrites.

Figure 6 : Classification de *Vespa velutina* par rapport à *Apis mellifera* et *Vespula* spp. Les sous-espèces de *Vespa velutina* ne sont pas détaillées dans cette figure.



Vespa velutina étant, à l'instar de l'abeille, un insecte social, il vit au sein d'une colonie composée d'une femelle reproductrice (la reine), de femelles stériles (les ouvrières) et, durant la période de reproduction, de mâles et femelles (futurs fondateurs) sexués. Une ouvrière pèse en moyenne entre 140 et 475 mg (Rome *et al.*, 2015).

Figure 9 : Dimorphisme sexuel de *Vespa velutina* selon les castes. A gauche, individus *Vespa velutina* appartenant aux différentes castes (Monceau *et al.*, 2014). A droite, différenciation entre mâles et femelles (Rome, 2021).



Dans le genre *Vespa*, le dimorphisme sexuel n'est pas répétable d'une espèce à l'autre. Chez *Vespa mandarinia*, le frelon géant japonais, ou *Vespa crabro*, le frelon européen, le dimorphisme sexuel est présent : les fondatrices sont nettement plus grosses que les ouvrières et les mâles. Chez *Vespa velutina*, les tailles se chevauchent d'une caste à l'autre (Matsuura *et al.*, 1990), ce qui rend les fondatrices difficiles à différencier des ouvrières (voir figure 9). Par conséquent, les poids ont été utilisés pour distinguer les fondatrices des ouvrières et des mâles (Rome *et al.*, 2015), mais ce paramètre n'est pas constant tout au long de l'année. Ainsi, un nouveau paramètre a été proposé pour différencier les castes : la largeur du mésoscutum (Pérez-de-Heredia *et al.*, 2017). Le mésoscutum correspond au scutum, donc à la cuticule, situé au niveau du mésothorax, le deuxième segment du thorax (voir figure 7). Ce critère de différenciation semble plus précis que le poids, le mésoscutum des fondatrices étant plus larges (>4,5 mm) que celui des ouvrières (<4,5 mm) (Pérez-de-Heredia *et al.*, 2017). Par ailleurs, l'ensemble des ouvrières tend à grossir au fur-et-à-mesure de l'année, car les couvains sont de mieux en mieux nourris et les cellules plus grandes au cours de l'année.

II. Mode de vie

Le frelon asiatique est, comme tous les frelons, une espèce eusociale. Chez ces espèces, le travail est réparti au sein des individus d'une même colonie. Par conséquent, plusieurs castes cohabitent au sein de la colonie, chacune étant spécialisée dans une tâche spécifique. Toutes les castes coopèrent pour assurer la survie de leur colonie (Darrouzet, 2019) :

a) Cycle biologique

La durée de vie est variable selon les différentes castes. Les ouvrières et les mâles vivent plusieurs semaines tandis que les fondatrices (reines) peuvent vivre jusqu'à un an. En moyenne, une colonie produit 6 000 individus durant l'année. Parmi eux, on compte environ 350 futures fondatrices et 900 mâles. Les plus grandes colonies peuvent aller jusqu'à 13 000 individus produits (Villemant *et al.*, 2011b ; Rome *et al.*, 2015). En cela, les colonies de *Vespa velutina* sont plus grandes que celles de *Vespa crabro* (Villemant *et al.*, 2014). La taille des nids est variable. En France, certains nids étudiés en hiver avoisinent la taille des plus grands nids étudiés en Asie, soit environ 1 m par 75 cm (Rome *et al.*, 2015). Ceci pourrait-il être lié à l'absence de prédation et concurrence permettant aux colonies de *Vespa velutina* de prendre plus d'ampleur en Europe qu'en Asie ?

Du début du printemps jusqu'à juin, les fondatrices cherchent un lieu propice à la construction de leur premier nid, appelé nid primaire ou nid embryonnaire, afin d'y pondre des œufs (Rome *et al.*, 2015). Le choix de la nidification se fait selon des critères environnementaux : il doit être à l'abri du vent et des prédateurs, et présenter une température, une hygrométrie et une luminosité adéquates. 80 % de ces nids sont situés dans des abris de jardins ou bâtiments peu utilisés (Monceau et Thiéry, 2017a). Ce premier nid est souvent situé à une hauteur inférieure à 10 mètres. Un nid primaire situé au-delà de cette hauteur coûterait trop d'énergie à la reine devant assumer seule sa construction, la ponte des œufs et leur alimentation, outre les risques inhérents aux intempéries printanières (vent et pluies) (Rome *et al.*, 2015). Les Vespides construisant leur nid en mélangeant salive, eau et plantes fibreuses, la proximité d'un point d'eau et d'arbres de bonne qualité est nécessaire (Edwards 1980). En France, de nombreux nids se situent près d'un cours d'eau, souvent dans des peupliers.

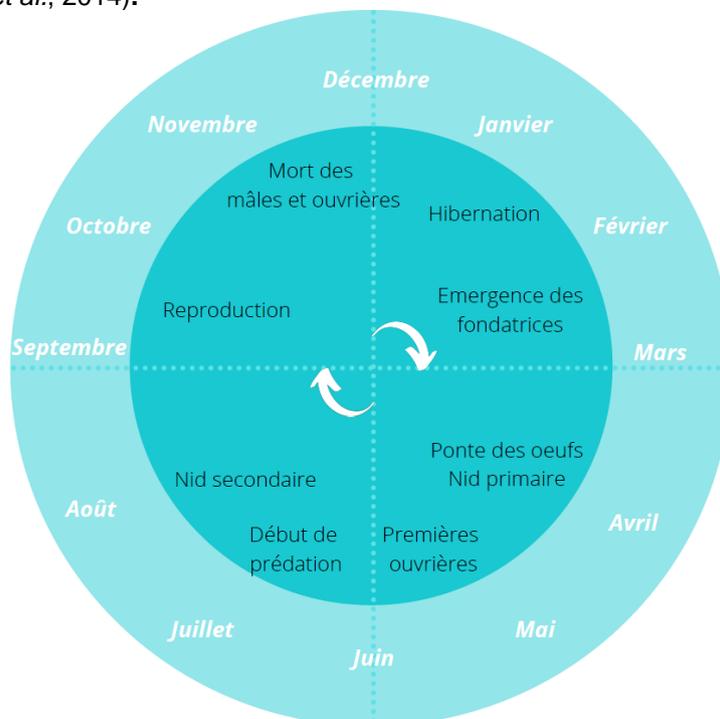
A l'intérieur du nid, les cellules contenant les larves sont ouvertes vers le bas, à l'inverse de l'abeille. Tant que le premier œuf n'a pas éclos, la reine est seule pour nourrir les larves, rendant son nid vulnérable en son absence. C'est ce qu'on appelle la *Queen Colony Phase*. Pendant cette phase, estimée à 48 jours soit le temps du stade larvaire (Archer, 2010), la compétition intraspécifique pour le choix du lieu de nidification ainsi que les conditions environnementales peu favorables entraînent une perte et un abandon de la plupart des jeunes colonies (Rome *et al.*, 2011a). Dès la première éclosion, la reine ne s'occupe que de pondre car la nouvelle ouvrière prend le relais pour nourrir les autres larves et entretenir le nid (Monceau *et al.*, 2014). Une centaine d'ouvrières sont produites durant cette phase (Turchi et Derijard, 2018). Ces ouvrières sont plus petites et légères que les suivantes, en raison de l'alimentation plus appauvrie qu'elles ont reçue au stade larvaire (Monceau *et al.*, 2013a).

En été, 70 % des colonies ont quitté le nid primaire pour en habiter un nouveau, plus grand et en hauteur. La majorité des nids est présente en milieu urbain en France (48,5 %), et le reste se répartit entre milieux agricole et forestier. En ville, les nids sont retrouvés en haut des immeubles, comme cela a déjà été rapporté à Taiwan ou en Thaïlande (Nakamura et Sonthichai, 2004). Cependant, des témoignages rapportent de plus en plus de nids à hauteur d'Homme, dans des buissons notamment. La faible compétition interspécifique en France permettrait-elle au frelon asiatique de construire des nids moins hauts, contrairement à son pays d'origine ? En août éclosent normalement les premiers mâles, haploïdes, qui arriveront à maturité sexuelle pour la période de reproduction en automne. La fonction des mâles ne concerne que la reproduction, ils ne participent pas au développement ou maintien de la colonie (Matsuura *et al.*, 1990 ; Monceau *et al.*, 2014). Toutefois, nous verront ultérieurement que de plus en plus de mâles diploïdes sont produits, et ceci dès le printemps (Darrouzet *et al.*, 2015a).

En automne, la colonie atteint sa taille maximale et se concentre sur la pérennité de la colonie, donc les futurs reproducteurs : les futures fondatrices et les mâles. Environ 1200 individus sont

produits entre mi-septembre et novembre (Villemant *et al.*, 2011b ; Villemant *et al.*, 2014). La période de reproduction a lieu à la fin de l'automne, généralement après la mort de la reine, reposant sur un système de polyandrie (Villemant *et al.*, 2014). Après cette période, seules les femelles passeront l'hiver après avoir trouvé un abri adéquat (voir figure 10). La proportion de femelles fécondées ou non reste inconnu à ce jour (Monceau *et al.*, 2014). L'abri recherché peut se trouver parmi des rondins de bois, dans un petit lieu clos voire dans un terrier, en souterrain. Parfois, les futures fondatrices se retrouvent dans des stocks de marchandises qui, via le commerce national et international, permettront une large propagation de l'espèce. Chez les Vespidae, plusieurs facteurs influencent le bon déroulement de l'hibernation : l'environnement (température, longueur des journées), la génétique et la biochimie de l'espèce (modifications endocriniennes) (Spradbery, 1973 ; Matsuura *et al.*, 1990). Ce modèle d'un cycle de vie efficace généré par une seule femelle fait des insectes eusociaux, tels que les frelons, de redoutables espèces invasives (Beggs *et al.*, 2011).

Figure 10 : Cycle de vie de *Vespa velutina*. Seules les futures fondatrices survivent à l'hiver (d'après Monceau *et al.*, 2014).



Bilan

Au printemps, la future fondatrice crée un premier nid, appelé nid primaire, souvent peu en hauteur. A ce stade, elle s'occupe seule de chasser, se nourrir de nectar, pondre et nourrir les larves. Cette phase, la *Queen Colony Phase*, dure un à deux mois jusqu'à la métamorphose de la première nymphe en ouvrière. Puis, les ouvrières prennent le relais et la reine ne s'occupe que de pondre. Au début de l'été, la colonie essaime généralement vers un autre nid plus grand, appelé nid secondaire. Celui-ci est généralement situé en hauteur, mais cette observation n'est pas systématique. En août et septembre, les premiers individus sexués (mâles haploïdes et futures fondatrices) sont produits. Jusqu'à l'automne, la colonie aura atteint sa taille maximale. C'est à cette période de l'année qu'aura lieu la reproduction, puis les futures fondatrices chercheront un abri pour passer l'hiver. Dans l'ensemble, une colonie de frelons asiatiques produit jusqu'à 13 000 individus sur l'année.

b) Régime alimentaire

Le régime alimentaire de *Vespa velutina* est composé d'une part de glucides (carbohydrates) et d'autre part de protéines.

Les glucides sont puisés dans le nectar, la sève ou les fruits mûrs, dont la variété dépend des saisons et de la localisation du nid. En France par exemple, les fleurs de Camélias sont appréciées par les ouvrières au printemps alors que les mâles butinent le lierre en automne. Globalement, le nectar est davantage puisé en automne car la sève des arbres se fait plus rare en cette saison. Dans le sud de la France, les vignes attirent souvent les frelons asiatiques (Monceau *et al.*, 2014 ; Ueno, 2015). Leur attrait pour les fruits bien mûrs explique celui pour les boissons sucrées (Spradbery, 1973). Ces glucides sont consommés sur place par les ouvrières ou apportés au nid pour nourrir leurs congénères (adulte et couvain), par trophallaxie (Richter, 2000 ; Villemant *et al.*, 2014). La consommation de pollen par les frelons asiatiques n'a jamais été observée, bien que cela reste à confirmer par des dissections des systèmes digestifs de frelons (Ueno, 2015). Toutefois, il peut arriver que des *Vespa velutina* transporte du pollen lors de voyages d'une fleur à l'autre (voir figure 11). Bien que modéré, cela suggère un rôle dans la pollinisation des fleurs (Ueno, 2015).

Figure 11 : Comportement alimentaire d'ouvrières *Vespa velutina*. A gauche, visite d'un frelon asiatique *Vespa velutina* sur une fleur *Camellia japonica x sasanqua*. Du pollen est visible sur son thorax (Ueno, 2015). A droite, un frelon asiatique ayant capturé une abeille et la découpant méthodiquement (Source : Rome, 2021).

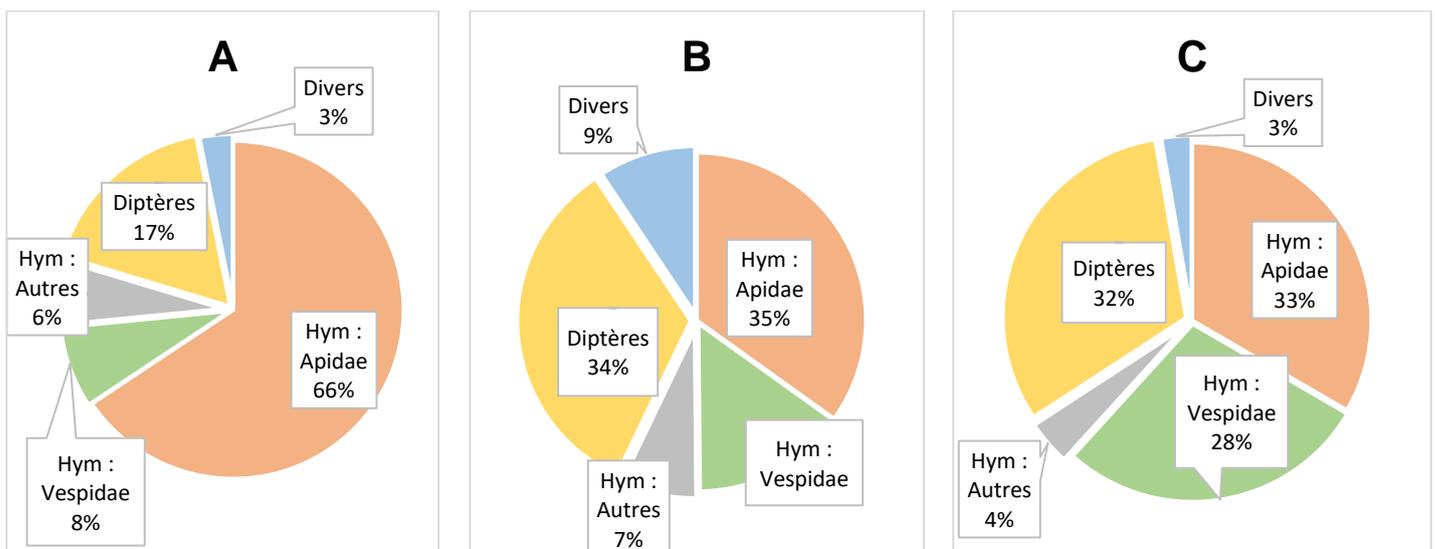


Les protéines sont majoritairement d'origine animale. Les chairs animales, telles que les insectes, la viande ou le poisson, sont transformées et rapportées au nid sous forme de boulettes alimentaires (Richter, 2000). Les Vespidae sont aussi bien chasseurs que charognards opportunistes. Les ouvrières peuvent donc rapporter des morceaux d'insectes ou autres petites proies, en chassant dans un rayon pouvant aller jusqu'à 8 km (Matsuura *et al.*, 1990). Lorsque les ouvrières sont en quête de nectar, elles profitent également de la situation pour capturer des insectes pollinisateurs volant autour des fleurs à proximité (Ueno, 2015). Son spectre de proies est large, avec toutefois une nette préférence pour les hyménoptères eusociaux : abeilles domestiques ou sauvages (37 %), guêpes communes (18 %), plusieurs variétés de diptères (34 %) et quelques autres proies, incluant même des araignées (Rome *et al.*, 2011a). Elles n'en gardent bien souvent que le thorax (voir figure 11), plus riche en protéines grâce aux muscles alaires (Perrard *et al.*, 2009). Par ailleurs, les ouvrières sont régulièrement retrouvées sur les étals de bouchers ou poissonniers pour prélever des morceaux de chair animale, ou à proximité des lieux touristiques en bord de mer, leur

donnant accès à de nombreux restes de fruits de mer (Spradbery, 1973 ; Matsuura *et al.*, 1990 ; Richter, 2000 ; Haxaire et Villemant, 2010). Du fait de leur anatomie, les adultes sont incapables de consommer de tels aliments car leur tube digestif est trop étroit à la jonction tête-thorax. Ainsi, les ouvrières les utilisent pour nourrir leur couvain. Dès qu'une boulette alimentaire est présentée à une larve, celle-ci rejette sa tête en arrière et dégorge ainsi un liquide riche en acides aminés, dont se nourrit alors l'ouvrière (Matsuura *et al.*, 1990). La quantité de nourriture administrée aux larves dépend de plusieurs facteurs : la présence de la reine, le nombre d'ouvrières disponibles et la taille des cellules (Spradbery, 1973). Ainsi, les premières larves sont peu nourries et donneront lieu à des adultes légers. A contrario, les adultes issus de larves nourries entre juin et octobre pèsent en moyenne 385 grammes, soit le double du poids des premiers adultes. Leur taille ne varie pas (Rome *et al.*, 2015).

Avant d'hiberner, les futures reines se nourrissent des régurgitations des larves par trophallaxie. La majeure partie de cette alimentation se transforme en réserves adipeuses, fait étonnant pour une espèce tropicale dont les hivers sont peu rudes. Dans les espèces *Vespa* et *Vespula* étudiées, le taux de mortalité des fondatrices durant l'hiver et début de printemps s'élève de 90 à 99,9 % (Matsuura *et al.*, 1990 ; Archer, 2010). Le taux de mortalité précis chez les futures fondatrices de *Vespa velutina* durant l'hiver n'est pas connu. La compétition inter- et intraspécifique participe à ce taux de mortalité, les reines de *Vespa crabro* et *Vespa velutina* se disputant des localisations idéales pour la construction du nid primaire au printemps (Rome *et al.*, 2015). Ceci explique la nécessité de produire de nombreuses fondatrices par colonies, dont le nombre varie entre 200 et 563 entre octobre et décembre pour une colonie (Rome *et al.*, 2015). Toutefois, les fondatrices de *Vespa velutina* commencent à construire leur nid primaire dès février, soit bien plus tôt que *Vespa crabro* (avril à mai), ce qui favorise l'installation du frelon asiatique (Villemant *et al.*, 2014). Leurs nids se différencient par la localisation de l'entrée : elle est étroite et située latéralement chez le frelon asiatique, alors qu'elle est plus large et en position déclive chez le frelon européen (voir figure 14) (Villemant *et al.*, 2014).

Figure 12 : Proportions des principales catégories de proies de *Vespa velutina* en fonction de son habitat : urbain (A), agricole (B) ou forestier (C). D'après (Villemant *et al.*, 2011b).



Le frelon asiatique est connu pour chasser l'abeille domestique. Un à deux tiers du contenu des boulettes alimentaires correspondraient en effet à des apidés. Cette variation dépend de l'environnement du nid (voir figure 12) (Villemant *et al.*, 2011b). Les abeilles domestiques constituent des proies faciles car elles sont concentrées dans un petit espace quasiment clos, la ruche, et se font

capturer en vol de retour au nid alors qu'elles sont alourdies par le pollen (Monceau *et al.*, 2013b). De plus, de nombreux apiculteurs possèdent plus d'une ruche, ce qui rassemble davantage les proies à un lieu donné. La survie de la colonie est alors menacée, et la production de miel de l'année suivante entravée (Requier *et al.*, 2019 ; Ruiz-Cristi *et al.*, 2020). La prédation de l'abeille domestique s'intensifie au fur-et-à-mesure que la saison progresse car la taille de la colonie de frelons augmente. Elle atteint son apogée en septembre et octobre (Monceau *et al.*, 2013b ; Monceau *et al.*, 2013a), période à laquelle les frelons asiatiques chassent parfois en groupe pour capturer les abeilles une à une (Rome *et al.*, 2011a), ce qui déséquilibre la démographie de la ruche. Ces groupes sont souvent constitués de deux à cinq individus, mais ce chiffre peut augmenter jusqu'à une vingtaine d'ouvrières. A l'inverse, le frelon européen chasse plutôt seul (Baracchi *et al.*, 2010). A ce stade de l'année, les abeilles domestiques peuvent constituer plus de 70 % du régime alimentaire de *Vespa velutina* en milieu urbain car l'entomofaune locale y est peu diversifiée. En milieu rural ou forestier, de nombreux autres insectes sont disponibles et la consommation d'abeilles domestiques par les frelons asiatiques chute à 30 % environ (Perrard *et al.*, 2009 ; Rome *et al.*, 2011a ; Villemant *et al.*, 2011b ; Villemant *et al.*, 2014). Cette période d'approvisionnement pour les frelons correspond à la phase de pré-hibernation des abeilles, période critique où les butineuses stockent le miel et produisent les abeilles d'hiver afin de se préparer à l'hibernation. La colonie risque de s'affamer (Kennedy *et al.*, 2018).

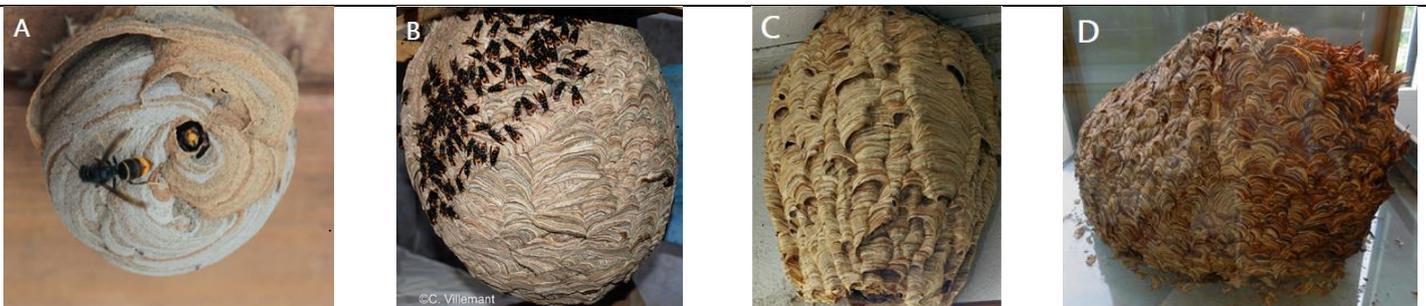
Figure 13 : Ouvrière *Vespa velutina* en vol stationnaire devant l'entrée d'une ruche. Les abeilles interrompent toute activité et se massent à l'entrée de la ruche (Jean Haxaire©, Rome *et al.*, 2011a).



Les frelons asiatiques sont actifs entre 9 h et 18 h, avec un pic d'activité en milieu de journée (Monceau *et al.*, 2013b). Ils sont attirés par les colonies d'abeilles grâce à leur vue, mais aussi grâce à des odeurs émises par la ruche. Parmi elles, la principale correspond à la phéromone d'agrégation, le géraniol, sécrétée par les abeilles. Le pollen et le miel sont deux substances communes dans une ruche et attirent également les frelons. Les larves produisent du bêta-ocimène, une substance olfactive également très attractive pour les frelons asiatiques. Enfin, la gelée royale contient de l'alcool homovanillique et du méthyl-4-hydrobenzoate, deux substances retrouvées également dans les phéromones émises par la reine (Couto *et al.*, 2014). Une étude en laboratoire a permis de mettre en évidence l'attrait de *Vespa velutina* pour l'ensemble des produits provenant des ruches plutôt que pour les protéines animales (chair, poisson). Cette constatation peut être

due à phénomène inné chez le frelon, c'est-à-dire qu'il est génétiquement codé ainsi, ou à un phénomène acquis. Cette deuxième hypothèse est d'autant plus plausible que l'ensemble des frelons asiatiques utilisés lors de cette étude ont été préalablement capturés en vol stationnaire devant une ruche. Les ouvrières ont pu associer l'odeur des produits de ruche à l'abondance de proies (Monceau *et al.*, 2014). Lors de la chasse, le frelon asiatique attend devant l'entrée de la ruche en vol stationnaire (voir figure 13). Ce vol stationnaire peut être gêné par des facteurs extérieurs, comme le vent, dans quel cas la pression de prédation du frelon sur les abeilles diminue (Monceau *et al.*, 2013a). Il peut être dos tourné à la ruche afin de mieux capturer les abeilles qui reviennent au nid, ou face à l'entrée de la ruche s'il choisit de s'attaquer aux abeilles qui s'y rassemblent. Son vol stationnaire devant les ruches perturbe l'activité des colonies (Rortais *et al.*, 2010 ; Monceau *et al.*, 2013a ; Arca *et al.*, 2014). Avec l'augmentation de la taille des colonies de frelons en été, la pression de prédation qu'ils exercent sur les abeilles domestiques et, plus largement, l'entomofaune locale, augmente jusqu'à atteindre un maximum en octobre, lorsque les ouvrières nourrissent les futurs reproducteurs (Muller *et al.*, 2009 ; Villemant *et al.*, 2014).

Figure 14 : Exemples de nids de diverses espèces. (A) Nid primaire de *Vespa velutina* (Laurino©) (B) Nid secondaire de *Vespa velutina* (Villemant©). (C) Nid de *Vespa crabro* (M. Apel©). (D) Nid de *Vespula germanica* (Zoo Francfort©)



Bilan

L'alimentation des frelons asiatiques repose sur deux volets. D'une part, les glucides sont puisés dans le nectar, la sève ou les fruits et peuvent être consommés directement par les ouvrières ou rapportés à la colonie pour en nourrir d'autres par trophallaxie. D'autre part, les protéines sont d'origine animale et proviennent généralement d'hyménoptères eusociaux (thorax d'abeilles, guêpes, diptères) ou de morceaux de viande ou poisson. Du fait de leur anatomie, les adultes ne peuvent pas consommer ces protéines animales et les rapportent au nid pour nourrir le couvain. Les larves régurgitent un liquide riche en acides aminés que consomment les ouvrières. L'alimentation du couvain détermine le poids des larves et donc des futurs adultes.

Les abeilles constituent des proies faciles pour le frelon asiatique, du fait de son abondance au même endroit et de la structure de la ruche, un lieu presque clos. De plus, la majorité des apiculteurs possèdent plus d'une ruche, multipliant ainsi les ressources alimentaires pour *Vespa velutina*. La prédation s'intensifie au cours de la saison, atteignant son apogée en octobre lorsque les ouvrières nourrissent les futurs reproducteurs. A cette saison, le nombre d'insectes présents dans l'entomofaune locale diminue, contraignant *Vespa velutina* à se rabattre sur les colonies d'abeilles encore présentes et prêtes à hiberner. Le frelon asiatique est attiré par les ruches grâce à ses produits (miel, pollen) et les phéromones émises par les ouvrières (géraniol). Lors de la prédation, il repère les abeilles devant l'entrée de la ruche. Son vol stationnaire caractéristique perturbe l'activité des colonies d'abeilles, dont la survie durant l'hiver peut se voir compromise.

TROISIÈME PARTIE : PERSPECTIVES DE LUTTE

I. Méthodes de lutte

La lutte contre le frelon asiatique s'avère nécessaire dans les cas où les ruches sont fortement impactées. Des critères existent pour aider les apiculteurs à suspecter une forte pression de prédation par *Vespa velutina* entre juillet et décembre. Par exemple, une augmentation des réserves de miel associée à une baisse du nombre d'abeilles signerait une pression par *Vespa velutina* assez basse. A l'inverse, une stagnation voire une augmentation de la population d'abeilles associée à une perte accrue de réserves de miel peut signer une paralysie de l'activité de la colonie, possiblement due à la présence de *Vespa velutina* (voir tableau 1). Dans ce cas, un contrôle de la population de frelons asiatiques doit être entrepris en parallèle d'un soutien alimentaire pour les abeilles (Requier *et al.*, 2019).

Tableau 1 : Critères d'orientation permettant de suspecter une pression de prédation par *Vespa velutina* (d'après Requier *et al.*, 2019).

<i>Impact de V. velutina</i>	Stocks de miel	Nombre d'adultes
<i>Pression basse</i>	Augmentation	Diminution
<i>Pression élevée</i>	Diminution	= ou augmentation

Bien qu'une éradication du frelon asiatique soit aujourd'hui illusoire en France, la lutte contre cette espèce est en revanche conseillée afin de freiner son expansion (Turchi et Derijard, 2018). Les principaux moyens de lutte déployés à ce jour sont la destruction des nids et le piégeage des adultes en utilisant des appâts (Monceau *et al.*, 2014). Cependant, une fois le frelon asiatique installé dans une région donnée, ces méthodes sont insuffisantes pour conduire à son éradication (Beggs *et al.*, 2011).

a) Capacités de défense des abeilles

A travers le monde, plusieurs espèces d'abeilles font l'objet de proies face à des frelons. Néanmoins, grâce à la coévolution, ces abeilles ont su apprendre à protéger leur ruche contre les attaques de ces prédateurs.

En Asie, l'abeille locale *Apis cerana* a coévolué avec le frelon asiatique et a donc été naturellement sélectionnée sur ses capacités de défense, contrairement à *Apis mellifera*. Par conséquent, dans les zones de Chine où se trouvent les deux espèces, le frelon asiatique s'attaque de préférence à l'abeille européenne qui y a été importée car ses chances de succès sont meilleures (Tan *et al.*, 2007 ; Tan *et al.*, 2012a ; Tan *et al.*, 2013b ; Arca *et al.*, 2014). *Apis cerana* a développé des techniques intimidantes ou de défenses pour lutter contre ce prédateur. Celles-ci sont (Tan *et al.*, 2007 ; Tan *et al.*, 2012a ; Tan *et al.*, 2013b) :

- Le « *Heat-ball* », une boule de chaleur formée par les abeilles autour d'un frelon ;
- Le tapis, qui correspond à un tapis d'abeilles à l'entrée du nid ;
- Le sifflement, où les ouvrières effectuent des mouvements d'abdomen pour intimider l'ennemi.

En ce qui concerne *Apis mellifera*, les réactions de défense diffèrent d'une colonie à l'autre. Certaines colonies cherchent à bloquer l'entrée de la ruche, les abeilles entrent alors dans la ruche, pendant que d'autres vont, au contraire, adopter une méthode plus offensive en s'accumulant sur la

Figure 15 : Illustration des réactions variables des colonies *Apis mellifera* face à *Vespa velutina*. A gauche, regroupement des abeilles sur la planche d'envol de la ruche lors d'une attaque de plusieurs individus *Vespa velutina*. A droite, attaque massive d'une ruche par des frelons asiatiques. Aucune abeille n'est visible à l'extérieur, elles se sont probablement réfugiées à l'intérieur sans que les frelons asiatiques ne puissent y rentrer, grâce à la grille d'entrée. (Source : Laurino *et al.*, 2019)



planche d'envol (voir figure 15) (Papachristoforou *et al.*, 2011). Toutefois, cette dernière méthode ne pourrait-elle pas plutôt être une preuve de paralysie de la colonie ? De façon générale, les comportements de défense sont complexes (Nouvian *et al.*, 2016) et seraient déterminés génétiquement (Breed et Rogers, 1991). Ces comportements ayant une certaine héritabilité (Breed *et al.*, 2004), la possibilité de sélectionner des colonies adoptant des comportements de défense adaptés s'offre (Monceau *et al.*, 2018).

L'abeille est connue pour piquer les prédateurs à l'aide de son dard. Cette technique n'est pas effective chez le frelon asiatique dont la cuticule est trop résistante, empêchant les abeilles de piquer (Nouvian *et al.*, 2016).

i. Les techniques de défense

Heat-ball

En Asie, *Apis cerana* se défend contre plusieurs espèces de frelons, dont *Vespa velutina*, grâce à la technique du *thermo-balling* dite aussi *heat-ball*. Cette méthode consiste à former un cocon allant 60 à 240 abeilles autour du prédateur (voir figure 16) (Abrol, 2006 ; Tan *et al.*, 2012b). La température et le taux de CO₂ augmentent grâce aux battements d'ailes des abeilles, associés à une diminution de O₂, consommé par les abeilles. Le frelon étant plus sensible à ces paramètres que les abeilles, il meurt (Asakura *et al.*, 1975 ; Ono *et al.*, 1995 ; Tan *et al.*, 2005 ; Tan *et al.*, 2007 ; Sugahara et Sakamoto, 2009 ; Sugahara *et al.*, 2012). Dans des conditions naturelles, cette technique dure une vingtaine de minutes et relève d'une grande efficacité. La plupart des frelons, tels que *V. mandarinia*, *V. analis* et *V. crabro* meurent au bout de dix minutes. Seul *Vespa simillima* résisterait un peu plus longtemps. De façon générale, le *heat-ball* effectué par les abeilles asiatiques *Apis cerana* permet d'atteindre une température de 46°C environ (Tan *et al.*, 2005). De nombreux insectes tolèrent des températures ambiantes élevées car ils peuvent se refroidir grâce à des systèmes d'évaporation d'eau contenue dans l'organisme (Prange, 1996). Toutefois, plus le taux d'humidité est élevé, moins ces mécanismes fonctionnent, donc plus la température létale diminue. Dans les *heat-balls*, le taux d'humidité peut dépasser 90 %, ce qui explique la mort des frelons dans des conditions naturelles et, *a contrario*, leur survie dans des conditions de laboratoire où seule la température est augmentée (Sugahara *et al.*, 2012).

Figure 16 : Formation du *heat-ball* sur une ouvrière *Vespa velutina*. A gauche : comportement de *heat-ball* effectué par *Apis mellifera* sur un adulte *Vespa velutina* lors d'un comportement de prédation de ce dernier (Crédit (Arca *et al.*, 2014)) A droite : comportement de *heat-ball* effectué par *Apis cerana* sur un adulte *Vespa velutina* lors d'une attaque (Takahashi©).



En Italie, *Apis mellifera ligustica* exerce aussi la méthode du *heat-ball* contre *Vespa crabro*, faisant également intervenir d'autres facteurs (taux de CO₂, humidité) (Baracchi *et al.*, 2010). La température corporelle d'*Apis mellifera* est inférieure de 3 à 10°C par rapport à celle d'*Apis cerana*. En outre, la température maximale du *heat-ball* est de 44°C lorsqu'il est effectué par *Apis mellifera*, soit 2°C de moins que pour *Apis cerana*. Cette différence suggère que les abeilles asiatiques sont mieux armées pour se défendre correctement contre des frelons prédateurs (Sugahara *et al.*, 2012).

En France, le *heat-ball* a été observé chez *Apis mellifera* dans des conditions expérimentales (voir figure 16). Sur le terrain, ce comportement a été reproduit lorsque le frelon atterrissait dans le *bee-carpet* (tapis). Toutefois, ce comportement est rarement observé chez *Apis mellifera* et d'une efficacité bien moindre à la technique de sa cousine *Apis cerana* (Monceau *et al.*, 2018).

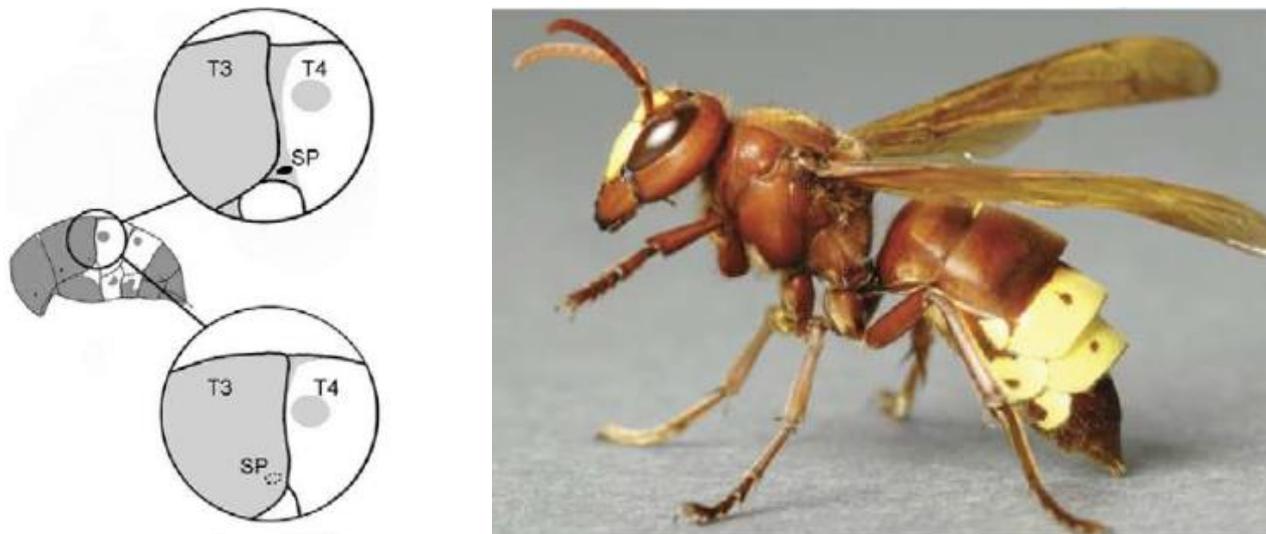
Asphyxia-balling

Le frelon expire grâce à la contraction des muscles abdominaux longitudinaux, ce qui réduit la longueur de l'abdomen et donc le volume de sa cavité, conduisant à la sortie d'air par les spiracles. Ce processus est actif. A l'inverse, l'inspiration est un processus passif. Le relâchement de ces mêmes muscles permet à l'abdomen de retrouver un volume initial, causant une dépression d'air et donc une entrée d'air dans les trachées (Weis-Fogh, 1967). Chez le frelon, des spiracles sont couverts par des tergites durant la phase d'expiration. Ainsi, lorsque la longueur de l'abdomen est réduite par les contractions musculaires, ce qui est le cas lorsque les abeilles l'attaquent, les spiracles sont fermés, empêchant ainsi l'entrée d'air à travers le système trachéal lors de la phase d'inspiration (voir figure 17).

Apis mellifera cypria, à l'instar des autres espèces d'abeilles, n'est pas en mesure de se défendre contre les frelons en les piquant avec leur dard. Le frelon oriental étant très résistant à la chaleur, les abeilles de Chypre ont dû élaborer une nouvelle technique qui consiste à bloquer les voies respiratoires tout en augmentant modérément la température intérieure de la boule, soit environ 44°C (Papachristoforou *et al.*, 2007). La respiration permet la régulation du taux de CO₂ dans l'hémolymphe, notamment grâce à l'ouverture des spiracles et de leur ventilation. Leur blocage conduit à une hypoxie puis, indéniablement, à une hypercapnie. La hausse de température participe à ce résultat car le système de refroidissement d'un insecte fonctionne par évaporation, or l'évaporation concentre davantage le taux de CO₂ dans l'hémolymphe. L'hypercapnie se voit donc

accentuée par la hausse de température. Par ailleurs, le CO₂ est un anesthésiant couramment utilisé chez les insectes.

Figure 17 : Détail de la respiration chez le frelon oriental. A gauche, schéma détaillé de l'abdomen lorsque les muscles abdominaux sont relâchés et les spiracles découverts (en haut) et lorsque les muscles abdominaux sont contractés et les spiracles couverts par les tergites (en bas). T3 et T4 = respectivement, troisième et quatrième tergite. SP = spiracle. A droite, individu d'un frelon *Vespa orientalis*. (Papachristoforou *et al.*, 2007)



Le mur de propolis

Certaines colonies d'abeilles construisent un mur de propolis devant l'entrée de la ruche pour en empêcher l'accès aux frelons et se replient elles-mêmes derrière cette barrière physique (voir figure 18). Le type de mur de propolis diffère selon le caractère global de la colonie. Une colonie peu avoir tendance à se replier, dans quel cas les ouvertures présentes dans le mur de propolis sont étroites, permettant seulement aux abeilles de battre en retraite et empêchant l'entrée du frelon dans le nid. A l'inverse, d'autres colonies attaquent davantage le prédateur. Celles-ci font de grandes ouvertures dans les murs de propolis, permettant ainsi le passage du frelon dans le nid, puis l'attaquent (Papachristoforou *et al.*, 2011). Cette méthode est plus avantageuse pour les colonies dites « attaquantes » car bien que leur activité de recherche de nourriture soit diminuée, elle n'est pas complètement interrompue comme c'est le cas chez les colonies « de retraite » (Papachristoforou *et al.*, 2011). Ce comportement a été observé une fois en France (Arca *et al.*, 2014).

Figure 18 : Différences d'architectures des murs de propolis. A gauche, (a) colonie attaquante avec des ouvertures larges permettant une pénétration des frelons dans le nid ; (b) colonie de retraite avec des ouvertures étroites ne permettant que rarement l'entrée d'un frelon au sein du nid. A droite, gardienne *Apis mellifera cypria* à l'entrée d'une ouverture étroite dans le mur de propolis. (Papachristoforou *et al.*, 2011)



ii. Les techniques d'intimidation

Le tapis

Ce qu'on nomme « le tapis », ou *bee-carpet*, correspond au regroupement de nombreuses abeilles à l'entrée de la ruche pour dissuader les frelons d'y entrer. Ces abeilles s'accrochent les unes aux autres et tentent d'attraper le prédateur avec leurs pattes avant et leurs mandibules (Nouvian *et al.*, 2016). Une fois le prédateur piégé, les gardiennes peuvent effectuer la technique du *heat-ball*. En Europe, *Apis mellifera* se défend contre *Vespa orientalis* et *Vespa crabro* en formant un tapis devant l'entrée de leur ruche. Si cette technique fonctionne contre eux, ce n'est pas le cas pour *Vespa velutina* où l'abeille domestique reproduit la même procédure. L'abeille européenne est peu adaptée à ce nouveau prédateur (Requier *et al.*, 2019).

Le sifflement

Le « sifflement », *hissing* ou *shimmering* des abeilles, est une technique dissuasive contre les prédateurs (Tan *et al.*, 2007). Les ouvrières émettent un sifflement aigu audible dès lors qu'elles entrent en contact avec le danger (Breed *et al.*, 2004). La phéromone d'alarme étant le principal mode de communication chez les abeilles, le sifflement permet de recruter d'autres ouvrières sur le lieu du danger (Baracchi *et al.*, 2010). Si le prédateur venait à se confronter tout de même aux abeilles, alors la colonie réagit en effectuant un *heat-ball*.

La vague

Les abeilles utilisent le battement de leurs ailes pour donner un effet visuel, comparable à une ola ou une vague, sensé intimider le prédateur (Tan *et al.*, 2007 ; Baracchi *et al.*, 2010). Les abeilles sont serrées les unes contre les autres au niveau de l'entrée du nid et lèvent leur abdomen latéralement en unisson, créant ainsi un effet d'ondulation ainsi qu'un fort bourdonnement, dissuadant le frelon de s'approcher davantage (Breed *et al.*, 2004 ; Tan *et al.*, 2012a ; Tan *et al.*, 2013b). Dans de telles conditions, le frelon asiatique se contente de capturer des ouvrières d'*Apis cerana* en plein vol, de retour au nid et chargées de pollen (Tan *et al.*, 2012a). Ce phénomène a été démontré chez *Apis cerana*, chez qui ce comportement est inné, mais pas *Apis mellifera* (Tan *et al.*, 2007 ; Tan *et al.*, 2013b).

iii. Le rôle de l'évolution

Tous ces procédés sont le fruit de modifications génétiques et neurophysiologiques, résultant elles-mêmes d'une coévolution entre la proie et son prédateur dans le même environnement. Cependant, dans les cas où le prédateur, ici *Vespa velutina*, est introduit dans un nouvel environnement, il n'y a pas eu de coévolution possible avec les proies (Arca *et al.*, 2014). Toutefois, *Apis mellifera* étant présente en Asie depuis plusieurs décennies, elle a depuis lors appris à reproduire certaines techniques de défenses des abeilles autochtones contre *Vespa velutina*, bien que le succès soit mitigé (Abrol, 2006 ; Tan *et al.*, 2007).

En Europe, *Apis mellifera* est confrontée à la prédation de *Vespa crabro*, bien que dans une moindre mesure que *Vespa velutina* (Baracchi *et al.*, 2010). Ces deux espèces de frelons adoptent des stratégies de prédatons similaires, c'est pourquoi *Apis mellifera* ne peut pas être considérée comme une espèce complètement naïve face à *Vespa velutina*, car elle adopte les mêmes comportements de défense que face à *Vespa crabro* (Monceau *et al.*, 2013b), mais d'efficacité moindre. Face à *Vespa velutina*, les gardiennes *Apis mellifera* ont tendance à s'attaquer individuellement au frelon asiatique, augmentant leur vulnérabilité ainsi que celle de la colonie (Tan *et al.*, 2012a).

La génétique a un rôle dans le caractère agressif ou défensif des abeilles (Breed et Rogers, 1991 ; Breed *et al.*, 2004). *Apis mellifera* est mondialement réputée pour son caractère calme, une qualité appréciée par les apiculteurs. Elle est donc génétiquement moins bien armée pour se défendre contre des prédateurs, notamment *Vespa velutina*, plus agressif que les autres frelons retrouvés en Europe (Papachristoforou *et al.*, 2007 ; Baracchi *et al.*, 2010).

Bilan

L'éradication des frelons asiatiques en France est aujourd'hui illusoire. Il est donc nécessaire de comprendre comment les abeilles se défendent contre les frelons à travers le monde. La coévolution joue un rôle primordial dans la sélection des comportements d'attaques et de défense. Ainsi, c'est la génétique qui détermine ces comportements, sachant qu'elle est variable au sein d'une même espèce. Par conséquent, deux colonies d'*Apis mellifera mellifera* peuvent différer de par leur technique de défense ou de retraite.

Quelques méthodes ont été décrites ci-dessus, comme le *heat-ball*. Elle consiste à former une boule d'abeilles autour du prédateur et de battre des ailes rapidement afin d'augmenter la température et le taux de CO₂. *Apis cerana* parvient ainsi à augmenter la température jusqu'à 46°C environ tandis qu'*Apis mellifera ligustica* atteint les 44°C contre *Vespa crabro*. Une autre méthode est celle de l'*asphyxia-balling*, où les abeilles *Apis mellifera cypria* étouffent le prédateur *Vespa orientalis*. Enfin, d'autres abeilles se contentent de construire un mur de propolis qui leur sert de bouclier devant l'entrée de la ruche.

Certaines techniques développées par les abeilles ont pour but de dissuader le prédateur de s'attaquer à elles. Le prédateur est prévenu qu'il a été repéré par les abeilles et qu'elles riposteront s'il s'y attaque tout de même. Ainsi, *Apis mellifera* peut former un tapis sur la planche d'envol. Si cela intimide *Vespa crabro*, il n'y a en revanche pas d'effet sur *Vespa velutina*. *Apis cerana* peut émettre un sifflement aigu qui dissuade le prédateur et recrute ses congénères pour mieux se défendre en cas d'attaque. Enfin, la vague est un effet visuel censé intimider le prédateur. Ces deux dernières méthodes ne sont pas utilisées par *Apis mellifera*.

b) Ennemis naturels

i. Dans son habitat d'origine

Dans sa zone d'origine, le frelon géant japonais *Vespa mandarinia* est un prédateur redoutable de *Vespa velutina* (Rome, 2021). Les ouvrières, mesurant jusqu'à quatre centimètres de long, s'attaquent à de nombreux insectes et araignées, et plus particulièrement aux hyménoptères eusociaux tels que les abeilles, guêpes et frelons. Les ouvrières chassent en groupe et peuvent exterminer une colonie pour en consommer les adultes et les larves (Matsuura *et al.*, 1990). Ce frelon n'est pas présent en Europe pour l'instant.

De nombreux oiseaux sont connus pour chasser le frelon asiatique dans son aire d'origine, notamment des bondrées apivores comme *Pernis ptilorhynchus*, la bondrée orientale (Becking, 1989).

ii. En France

En Europe, des oiseaux chassant le frelon européen et l'abeille domestique sont également susceptibles de s'attaquer au frelon asiatique. Parmi eux, le guêpier d'Europe (*Merops apiaster*), ou la pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*), peuvent attraper des guêpes ou frelons en plein vol. Ils ne s'attaquent toutefois pas au nid. D'autres oiseaux, comme la pie (*Pica pica*), des mésanges (*Parus sp.*) ou la sittelle torchepot (*Sitta europaea*) ont été repérés à la fin de l'automne sur des nids de frelons asiatiques, cherchant à consommer les derniers individus restants (Haxaire et Villemant, 2010). Néanmoins, la colonie est sur le déclin à la fin de l'automne. Ces oiseaux ne sont alors que des prédateurs opportunistes mais seraient incapables d'attaquer offensivement une colonie en plein essor.

Pernis apivorus, la bondrée apivore présente en Europe, est un prédateur de guêpes et frelons, dont le frelon asiatique. Il s'agit d'un rapace se reproduisant en Europe durant l'été puis migrant en Afrique pour l'hiver. Sa période de chasse la plus active correspond donc à l'été, afin de nourrir ses petits. Elle coïncide ainsi avec la période de l'année où les colonies de frelons asiatiques sont les plus actives. La bondrée apivore pourrait donc jouer un rôle dans la régulation des populations de *Vespa velutina* (Macià *et al.*, 2019), mais sa rareté et son caractère migratoire en font un prédateur de faible impact alors que la population de frelons asiatiques grandit (Rome, 2021).

Enfin, quelques mammifères comme les martres et les blaireaux peuvent s'en prendre aux nids lorsqu'ils sont situés sur le sol (F. Soulat, communication personnelle).

c) Méthodes inventées

Aujourd'hui, de nombreuses méthodes de lutte ont été élaborées contre le frelon asiatique, individuellement et localement depuis quasiment deux décennies (Monceau *et al.*, 2014). L'utilisation de pièges avec appât (protéines et sucres) est la plus répandue parmi les apiculteurs mais manque cruellement de spécificité. Bien que le piégeage soit largement répandu et relayé par les médias, son utilisation n'améliore pas les activités des abeilles, qu'il s'agisse du butinage ou du développement et de la survie des colonies. Une parfaite protection des ruchers par la disposition de pièges contre le frelon asiatique est illusoire (Decante, 2015).

Plusieurs Vespidae, notamment des guêpes, ont envahi de nouveaux milieux (*Vespula germanica*, *Vespula vulgaris*), sans qu'aucune tentative d'éradication n'ait abouti (Beggs *et al.*, 2011). La cause principale de ces échecs est le caractère eusocial des Vespidae – le niveau de socialité le plus abouti dans le règne animal – décrivant entre autres un pouvoir dispersif important grâce aux nombreux reproducteurs produits en fin de saison.

L'éradication de *Vespa velutina* est illusoire, mais continuer à faire pression sur cette espèce peut maintenir une densité de population limitée. Pour cela, il faut avant tout maîtriser le cycle de vie de cette espèce afin d'agir le plus stratégiquement possible.

i. Piégeage des reines et ouvrières

Le piégeage des ouvrières pendant la saison de prédation, dès juillet, est la méthode la plus répandue aujourd'hui (Turchi et Derijard, 2018). L'efficacité de cette méthode peut varier selon l'altitude et les conditions météorologiques (Rodríguez-Flores *et al.*, 2019). Cette stratégie doit être appliquée pendant la période de prédation des abeilles domestiques, soit de juin à novembre environ (Rome, 2021).

Bien que le piégeage des fondatrices au printemps après les dernières gelées, sur quatre années consécutives, soit défendu par certains pour un plus grand impact sur le nombre de nids (Vallon et Pointeau, 2021), il est en revanche réfuté par d'autres qui reprochent une efficacité scientifique non prouvée (Haxaire et Villemant, 2010 ; Rome, 2021). Des études ont même permis de démontrer que le piégeage des reines au printemps n'impactait en rien la construction de nids en ces mêmes endroits, leur nombre continuant même à augmenter (Monceau et Thiéry, 2017a), à l'instar de *Vespula germanica* qui a envahi la Nouvelle-Zélande dans les années 1940 et dont le piégeage massif des fondatrices au printemps n'avait eu aucun effet (Thomas, 1960). Le risque serait d'empêcher la compétition intra- et interspécifique qui a lieu entre les fondatrices lors du processus de nidification, incluant *Vespa crabro* (Haxaire et Villemant, 2010). Leur piégeage serait donc plus judicieux s'il est effectué en décembre, alors qu'elles viennent d'être fécondées (Monceau *et al.*, 2013a). Cela minimiserait l'impact sur l'entomofaune par rapport à un piégeage des reines au printemps.

Parmi le piégeage des reines et des ouvrières, nous verrons d'une part les pièges non sélectifs et d'autre part les pièges à visée sélective.

Pièges non sélectifs

Plante carnivore (Sarracénie)

L'utilisation de *Sarracenia*, une plante carnivore, a été explorée pendant deux ans pour objectiver son efficacité et sa spécificité d'action contre *Vespa velutina*. Pour cela, deux sous-espèces ont été utilisées pendant cette étude, dans le jardin botanique de Nantes où se trouvaient quelques nids de frelons asiatiques (Meurgey et Perrocheau, 2015).

Il en a résulté une grande majorité de diptères parmi les proies capturées, et très peu de frelons asiatiques (voir figure 19). La quantité de frelons asiatiques attrapés est trop faible pour envisager un quelconque impact sur la colonie. Pour espérer nuire véritablement à la colonie, il faudrait une quantité importante de *Sarracenia* à cultiver, ce qui n'est pas réaliste sur le terrain. Enfin, une culture intensive de *Sarracenia* conduirait inévitablement à des désordres écologiques avec un fort impact sur les populations de diptères.

L'utilisation de *Sarracenia* comme lutte biologique contre le frelon asiatique n'est donc pas envisageable car elle n'est ni spécifique ni efficace (Wycke *et al.*, 2018).

Les sarracénies utilisées dans cette étude sont des hybrides provenant d'Amérique du Nord. Sachant que *Vespa velutina* est originaire d'Asie, il était peu probable que les molécules produites par les sarracénies attirent spécifiquement le frelon asiatique. Malgré tout, il serait intéressant d'explorer l'existence de telles plantes en Chine, dans l'aire d'origine de *Vespa velutina* (Darrouzet, 2019).

Figure 19 : Utilisation de *Sarracenia* pour lutter contre le frelon asiatique. A gauche, aspect de la plante carnivore *Sarracenia*. A droite, dissection d'urnes de sarracénies contenant des individus *Vespa velutina*, au jardin botanique de Nantes (Photos : Perrocheau©).



Bilan

Les sarracénies sont des plantes carnivores qui peuvent capturer un grand nombre d'insectes, frelons asiatiques inclus. Cependant, elles ne peuvent pas être considérées comme une solution contre *Vespa velutina* du fait du manque cruel de sélectivité. En revanche, il serait intéressant d'explorer une telle plante carnivore originaire d'Asie et ayant coévolué avec *Vespa velutina*.

Appât alimentaire

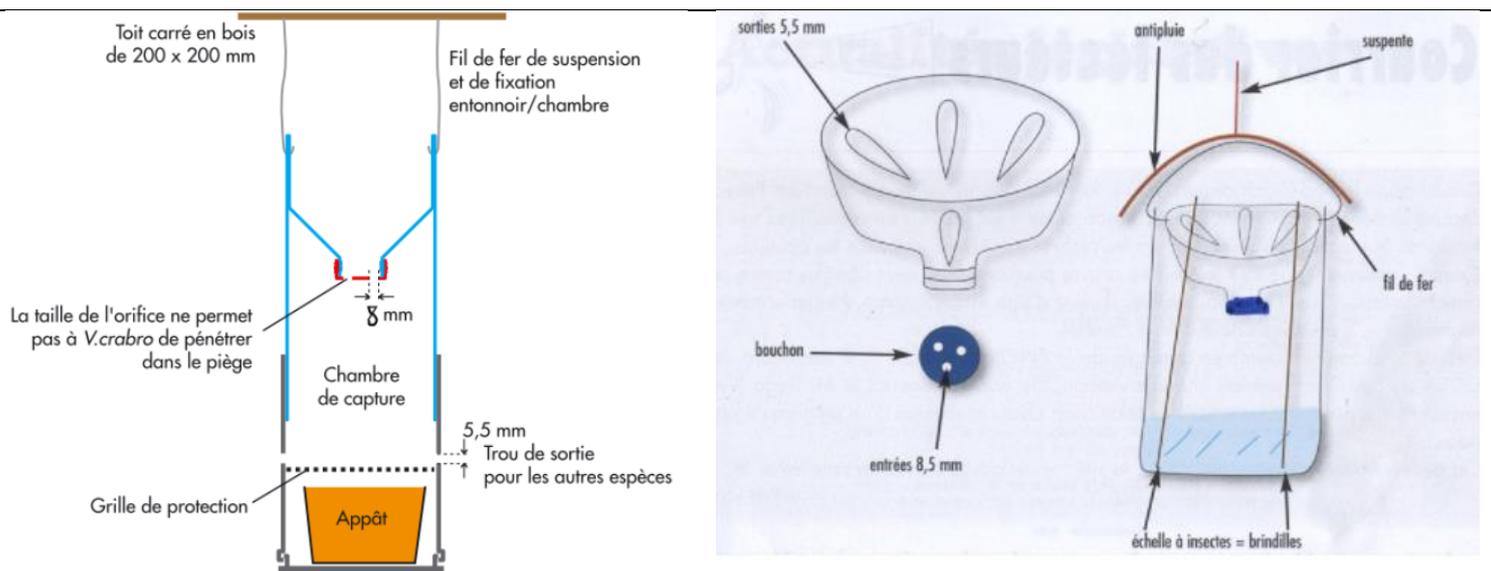
Sur le terrain, de nombreux cocktails sont fabriqués afin de piéger les frelons asiatiques. Ils contiennent des substances attractives telles que des carbohydrates ou des protéines, mais présentent l'inconvénient d'attirer une large gamme d'insectes. Ce manque de spécificité représente alors un danger pour l'entomofaune locale (Rome *et al.*, 2011a ; Decante, 2015), notamment pour les frelons européens et autres Vespides (*Vespula* ou *Dolichovespula* spp) (Villemant *et al.*, 2011a).

Le piégeage utilisant un appât doit être combiné avec une sélection mécanique, comme une grille ne laissant s'échapper que les individus de plus petite taille que le frelon asiatique. Ces pièges doivent être installés pendant la période de prédation du frelon asiatique, soit entre juillet et novembre, à proximité des ruchers attaqués. Dans de telles circonstances, ces appâts peuvent attirer jusqu'à 40 % de *Vespa velutina* (Rome *et al.*, 2011b).

Des pièges simples à réaliser sont proposés. Ils consistent par exemple à retourner le tiers supérieur d'une bouteille en plastique dans sa partie inférieure, créant ainsi un récipient presque fermé. Une mixture à base de sirop de baies, de bière et de vin blanc peut y être déposée, repoussant les abeilles grâce à la présence de l'alcool. La faible spécificité d'espèces est l'inconvénient majeur de cette méthode : moins d'1 % des insectes piégés sont des frelons asiatiques (Goldarazena *et al.*, 2015). Pour améliorer la spécificité d'espèces de ce piège, une amélioration est proposée en y ajoutant une grille de protection (diamètre des mailles de trois millimètres) au-dessus de l'appât alimentaire afin de limiter le piégeage d'autres insectes. De plus, des entrées de 8.5 mm de diamètre servent à empêcher l'entrée d'insectes plus gros que les frelons asiatiques, et des sorties de 5.5 mm près de l'appât alimentaire permettent aux insectes inférieurs à cette taille de quitter le piège (voir figure 20). Ceci permettrait une meilleure sélectivité du piège (Blot, 2017) bien qu'il n'ait pas été validé scientifiquement.

L'appât alimentaire recommandé par l'ITSAP (Institut Technique et Scientifique de l'Apiculture et la Pollinisation) et le MNHN (Musée National d'Histoire Naturelle) consiste à utiliser une bière brune sucrée. De la chair de poisson mixée puis diluée à 25 % peut aussi être utilisée, surtout en début de campagne de piégeage jusqu'à octobre. Ce mélange a pour avantage de limiter le piégeage d'*Apis mellifera* et *Vespa crabro*, par rapport à d'autres mélanges plus répandus (bière, sirop de nourrissage pour abeilles, Veto-Pharma, ACTO), mais présente l'inconvénient de se dégrader rapidement dans l'environnement, obligeant l'apiculteur à le renouveler deux à trois fois par semaine. Enfin, sa préparation est artisanale donc forcément plus fastidieuse que d'autres méthodes. Le relais pour novembre est ensuite plus intéressant avec l'appât alimentaire commercialisé par Veto-Pharma. Son utilisation est facile, mais il y a des risques de piéger des abeilles ou frelons européens. Selon une étude comparant des pièges artisanaux à base de bière blonde 5° à des pièges commerciaux (VespaCatch® par Veto-Pharma), c'est surtout la saison qui influence le succès de piégeage. Au printemps, les pièges à base de bière piègent davantage de *Vespa velutina* qu'en automne, possiblement à cause de variations de température pouvant modifier l'attrait olfactif de l'appât. Or l'appât commercial VespaCatch® présente une efficacité stable durant toute l'année, moins importante au printemps que la bière mais meilleure en automne (Lioy *et al.*, 2020). De façon générale, tous les appâts alimentaires élaborés et testés sur le terrain jusqu'à présent ne sont pas spécifiques d'espèces, les diptères représentant la grande famille d'insectes la plus touchée (Decante, 2015).

Figure 20 : Schémas de pièges fonctionnant avec des appâts alimentaires. A gauche, conception réalisée par J. Blot, ADAAQ. A droite, conception réalisée par J. Duga© / FNOSAD.



Le piégeage massif des reines en début de printemps est recommandé par plusieurs syndicats apicoles, à hauteur de 19 pièges au km² dans un rayon d'un kilomètre autour du rucher à protéger (Vallon et Pointeau, 2021), bien que des études scientifiques le réfutent. Ceci peut compromettre la compétition intraspécifique qui existe chez les frelons asiatiques, comme l'attestent les cadavres de reines fréquemment retrouvés en bas d'un nid primaire (Turchi et Derijard, 2018). Par conséquent, ces pièges peuvent capturer des reines qui en auraient tué d'autres. Au final, le nombre de nids primaires construits ne diffère pas d'une situation sans piégeage des reines.

Ces pièges sont très prisés sur le terrain en raison de leur facilité de réalisation et leur coût très faible. Bon nombre d'apiculteurs faisant déjà face à des coûts élevés de traitement, notamment contre le Varroa, un investissement dans des pièges plus coûteux et pas forcément très efficaces n'est pas envisageable. Malheureusement, les pièges et appâts « faits maison » sont peu efficaces

et parfois même contreproductifs s'ils sont placés trop près des ruches car les frelons détournent facilement leur attention des appâts pour s'intéresser davantage aux abeilles (Turchi et Derijard, 2018).

Néanmoins, toutes les études scientifiques menées jusque-là consentent à alerter sur le manque crucial de spécificité d'espèce des appâts alimentaires, lesquels capturent en moyenne 1,02 % de *Vespa velutina* parmi l'ensemble des individus piégés (Rome *et al.*, 2011a ; Rojas-Nossa *et al.*, 2018 ; Liroy *et al.*, 2020). Le risque majeur est d'impacter l'entomofaune locale, bien que d'autres espèces exotiques invasives puissent être capturées (*Drosophila suzukii*, *Linepithema humile*) (Liroy *et al.*, 2020). Dans un tel cas, il faudrait évaluer la proportion des espèces invasives capturées pour objectiver le rapport bénéfices / risques des appâts alimentaires. *A contrario*, il est nécessaire de vérifier l'absence de capture d'espèces inscrites en liste rouge (espèces vulnérables). La proportion des Apidés capturés représenterait environ 0,14 % des insectes piégés, mettant *a priori* hors de danger ces insectes pollinisateurs tels que *Apis mellifera* ou *Bombus* spp (Liroy *et al.*, 2020). D'après Decante, le piégeage des frelons asiatiques ne protège pas significativement la survie des colonies d'abeilles et leurs activités, par rapport aux ruches qui ne sont pas munies d'appât à proximité (Decante, 2015). Les appâts alimentaires n'ayant jusqu'ici pas réussi à empêcher la propagation de l'espèce, il est devenu urgent de trouver d'autres moyens de lutte et de détection des nids (Turchi et Derijard, 2018).

Le Musée National d'Histoire Naturelle (MNHN) recommande de proscrire tous les pièges en cloches ou bouteilles mais de préférer les « boîtes à cônes » pour une meilleure spécificité d'espèce. Il convient évidemment de vérifier la nature des insectes piégés afin d'arrêter ce processus si les dommages collatéraux sont trop importants. Le mieux est d'avoir un piège grillagé avec un appât alimentaire inaccessible et des voies de sorties pour les plus petits insectes (Rome, 2021).

Bilan

De nombreux pièges artisanaux sont utilisés sur le terrain, la majorité d'entre eux utilisant un appât alimentaire à base de sirop et d'alcool. Leur utilisation est fortement déconseillée au printemps car elle réduit la compétition intra- et interspécifique qui existent entre les fondatrices, incluant celles de *Vespa crabro*. De plus, le risque de piéger d'autres insectes présents abondamment au printemps est élevé. Toutefois, les appâts alimentaires peuvent s'avérer intéressants une fois combinés à un piège mécanique qui sélectionne les frelons asiatiques. Pour qu'un piège puisse être sélectif, il faut respecter le diamètre des orifices afin de n'y enfermer que *Vespa velutina*. Ils doivent alors être utilisés à proximité des ruches menacées par *Vespa velutina*.

Appâts empoisonnés

Cette méthode consiste à proposer différents appâts alimentaires, souvent composés de viande (cœur ou foie de bœuf) ou de poisson (sardine, maquereau) associés à un biocide. Deux types de biocides peuvent être utilisés. Ceux qui vont avoir une action rapide, comme le fipronil, peuvent tuer le frelon en une heure. Leur intérêt est limité car ils vont avoir une action trop rapide pour permettre au frelon de retourner à la source alimentaire et continuer de contaminer le reste de la colonie. Ceux qui ont une action plus longue, comme les régulateurs de développement embryonnaire tels que le fénoxy-carbe, permettent aux ouvrières de rapporter davantage de boulettes alimentaires aux larves, lesquelles vont mourir. L'intérêt est de pouvoir détruire des nids de frelons à distance, sans avoir à les repérer au préalable, car les ouvrières en font une boulette alimentaire qu'elles rapportent aux larves de la colonie (Turchi et Derijard, 2018).

Cette méthode est interdite en France et strictement régulée en Europe. Le risque majeur est de propager un biocide dans l'environnement, car la trajectoire du frelon asiatique transportant l'aliment ne peut être assurée (Turchi et Derijard, 2018). De plus, l'accès à ces appâts par d'autres

animaux (insectes, oiseaux ou carnivores terrestres) doit être empêché afin d'éviter de possibles effets indésirables tels que des avortements. Bien que les dosages de biocides utilisés soient bien inférieurs aux taux de biocides utilisés en agriculture, ces biocides entrent néanmoins dans la chaîne alimentaire si les nids de frelons ne sont pas contrôlés puis physiquement détruits après la mort des individus. Si le nid doit de toute façon être détruit par la suite, le plus judicieux est de le détruire dès qu'il est repéré, sans passer par l'utilisation d'appât empoisonné. Dans les cas où il n'y a pas de contrôle du nid après empoisonnement de la colonie, des biocides à faible rémanence sont plus appropriés.

Bilan

L'utilisation de biocides pour détruire des nids de frelons asiatiques à distance est une méthode prisee par certains apiculteurs sans toutefois être efficace. En effet, de nombreuses ouvrières meurent avant d'atteindre la colonie. De plus, la destruction du nid doit être contrôlée afin d'empêcher des oiseaux de se nourrir d'insectes intoxiqués. Cette méthode est interdite en France.

Pièges sélectifs

Les méthodes de lutte non sélectives ne sont pas suffisamment efficaces. Des appâts attractifs et spécifiques du frelon asiatique sont nécessaires, en ciblant leur utilisation au début de l'automne lors de la période de reproduction, afin de maximiser l'impact contre cette espèce invasive. De plus, la protection des ruches est essentielle pour minimiser l'impact inévitable des frelons asiatiques sur les colonies d'abeilles et leur production de miel (Monceau *et al.*, 2014).

Raquette électrique

L'utilisation de la raquette électrique est probablement la solution présentant le moins de dommages collatéraux environnementaux. Elle implique de savoir reconnaître le frelon asiatique. Il est préférable de capturer les frelons asiatiques devant la ruche, le matin, avant que les abeilles ne se mettent en activité. Si un nid de frelons asiatiques se situe à proximité de la ruche, cela permet d'en attraper une quarantaine en une quinzaine de minutes, après quoi la prédation des frelons sur les abeilles diminue drastiquement (Turchi et Derijard, 2018). L'électrocution ayant un effet à court terme sur le frelon asiatique, il est nécessaire de le tuer tout de suite après que le frelon soit assommé. Le frelon asiatique sécrète des phéromones d'alarme qui attire ses congénères. Or, il semblerait qu'une raquette électrique ayant déjà servi à électrocuter plusieurs frelons asiatiques en attirent davantage par rapport à des raquettes n'ayant pas servi. On peut supposer que les frelons ayant été victimes de l'électrocution ont laissé leur empreinte phéromonale sur les raquettes (Darrouzet, 2019).

Cette méthode certes peu coûteuse est cependant chronophage et ne convient pas à un apiculteur professionnel.

Harpe électrique

La harpe électrique est constituée de fils électriques alimentés par un générateur. L'espace entre ces deux fils permet le passage d'une abeille, mais un frelon asiatique touche forcément les deux fils avec ses ailes à un moment donné. Electrocuté et momentanément paralysé, le frelon asiatique tombe dans un récipient d'eau en contrebas et se noie. Cette harpe électrique doit être placée entre deux ruches, devant leurs entrées, car les frelons asiatiques circulent habituellement d'une ruche à l'autre. Idéalement, il en faudrait environ quatre pour dix ruches, mais leur coût ne le permet pas pour des apiculteurs possédant un grand nombre de ruches.

Une société espagnole commercialisant depuis peu deux modèles de harpes électriques, avec un prix variant entre 50 et 100€ à l'unité, utilise un appât alimentaire puis un piège en bouteille pour y piéger définitivement les frelons asiatiques étourdis par l'électrocution (voir figure 21).

Figure 21 : Exemples de harpes électriques commercialisées par la société espagnole Sanve Weebly. A gauche, un piège à bouteille est installé afin d'y enfermer les frelons asiatiques. A droite, seul un récipient est proposé dans lequel de l'eau savonneuse peut y être mise.



Certains modèles commercialisés comme O'Bees™ et O'Net™ fonctionnent avec un générateur électrique, d'autres comme O'Tilt™ sont alimentés par un panneau photovoltaïque et sans batterie. D'après ces sociétés, une seule de ces harpes électriques suffit à protéger environ 25 ruches, ce qui ne concorde pas avec les recommandations faites par plusieurs syndicats apicoles français. Ces modèles sont disponibles sur le marché pour un coût variant de 120 à 300€ pièce.

De façon similaire, la harpe mise au point par AAVO est constituée de fils écartés de 23 mm. Avec cet écart, les abeilles sont capables de passer entre les fils électriques, mais un frelon asiatique finira, au bout de quelques passages, par toucher les deux fils en même temps. Les ailes étant isolantes, l'individu n'est que choqué et tombe dans un bac récepteur, souvent rempli d'eau et un peu de liquide vaisselle à l'odeur citronnée, qui attire peu les abeilles (Patingre, 2021). Des méthodes artisanales sont disponibles en ligne afin de limiter le coût déployé pour s'en procurer une.

Cette méthode a pour avantage d'éviter l'utilisation de biocides. Cependant, il n'est pas impossible de trouver d'autres insectes, comme des frelons européens, piégés dans le bac récepteur.

Autres pièges

Ces pièges commercialisés doivent être combinés avec un appât alimentaire. Ils n'ont pas été vérifiés scientifiquement.

Apishield®

Apishield® est un fond de piège largement commercialisé en ligne. Il s'agit d'une boîte à placer sous la ruche, à la place du plancher (voir figure 22). Les sol et plafond sont maillés, l'avant et l'arrière présentent des entrées en forme d'entonnoir permettant l'entrée mais pas la sortie des frelons asiatiques. Ces frelons y sont attirés par l'odeur des abeilles, de miel et de cire. Cette méthode n'est pas parfaitement spécifique d'espèces, comme le signalent les sites le commercialisant. Après utilisation, certains apiculteurs rapportent la capture de *Vespa crabro* dans ces pièges

(Darrouzet, 2019). Pour améliorer la spécificité d'espèces, il serait judicieux de pouvoir modifier la taille des orifices selon les saisons. En effet, nous avons vu que la taille des ouvrières *Vespa velutina* varie dans l'année en fonction de l'alimentation qu'elles ont reçue étant larves.

Figure 22 : Le piège ApiShield® : dans sa vue d'ensemble (gauche) et détaillée (droite). Des cônes se situent dans les entrées latérales, permettant l'entrée des prédateurs mais non leur sortie.



Jabeprode©

Le piège Jabeprode©, primé au concours Lépine en 2018, est mis au point par Denis Jaffré, apiculteur. Ce piège capture les femelles du printemps à l'automne. La cage de capture doit contenir un appât alimentaire, un mélange de miel et cire au printemps ou des substances carnées en automne, et deux dispositifs en cône filtrant les insectes. L'extrémité de ces cônes est montée d'un brise-vue (voir figure 23). Ces dispositifs empêchent l'entrée de *Vespa crabro* mais permettent la sortie d'insectes plus petits que *Vespa velutina*. Ces pièges doivent être utilisés à proximité des ruches, à conditions que ces dernières soient déjà menacées par le frelon asiatique. Des premiers essais réalisés sur le terrain ont pour l'heure donné des résultats prometteurs, sans qu'il n'y ait eu de validation scientifique à ce jour. Ces pièges sont actuellement commercialisés, avec un prix atteignant une centaine d'euros.

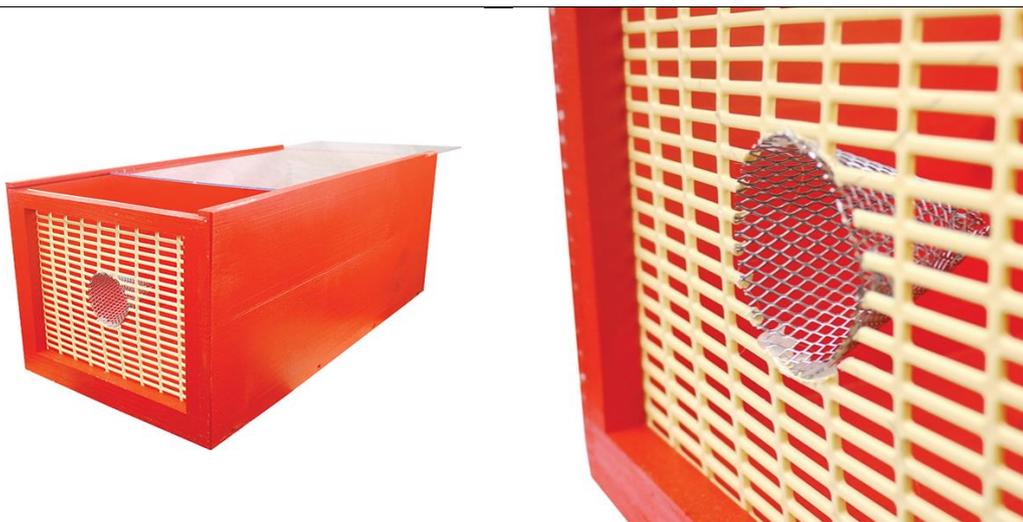
Figure 23 : Illustration du piège Jabeprode©. A gauche la version haut de gamme. Le piège Jabeprode© permet théoriquement une capture parfaitement sélective des frelons asiatiques. A droite, le détail des brises-vue situés à l'extrémité des cônes, empêchant la sortie des frelons asiatiques piégés. (Images de Jabeprode© SAS)



Red Trap©

De la même façon que le piège Jabeprode©, le Red Trap© est une caisse dotée d'un entonnoir permettant l'entrée des frelons asiatiques mais empêchant leur sortie (voir figure 24). Les abeilles qui s'y retrouveraient attirées par l'appât alimentaire contenu à l'intérieur peuvent s'échapper à travers la grille à reine. Ce piège, utilisable dès le printemps d'après le site de commercialisation, est censé être sélectif. Il serait judicieux d'ajouter un tiroir dans lequel installer l'appât alimentaire, sans que les insectes n'y aient accès. Cela faciliterait le renouvellement de l'appât. Il n'y a pas eu d'étude scientifique confirmant ou infirmant son efficacité à ce jour.

Figure 24 : Illustration du piège Red Trap©. A gauche, aperçu du piège Red Trap© dans son ensemble. Léger, il peut être posé facilement à proximité des ruches. A droite, détail de l'entonnoir anti-retour pour les frelons asiatiques et de la grille à reine.



Le piège « caisse »

Ce piège, également sous forme de caisse, est fabriqué en bois pour un meilleur respect de l'environnement. Le prototype décrit par AAVO et Raymond est lumineux vu du ciel grâce aux parties vitrées (voir figure 25). Le frelon asiatique ne s'aventurant que là où la visibilité est bonne, un cadre sombre ne l'attirerait pas. Cette caisse est dotée de deux cônes métalliques de diamètre 8,5 mm de type « Jaffré », empêchant *Vespa crabro* de s'y aventurer mais permettant aux insectes plus petits que *Vespa velutina*, comme *Apis mellifera*, de s'en échapper. Un tiroir en contre-bas facilite le renouvellement de l'appât alimentaire. De plus, il permet de séparer la zone où sont piégés les frelons de celle où se situe l'appât.

Figure 25 : Piège « caisse » conceptualisé par AAVO et Raymond. (AAVO, 2021)

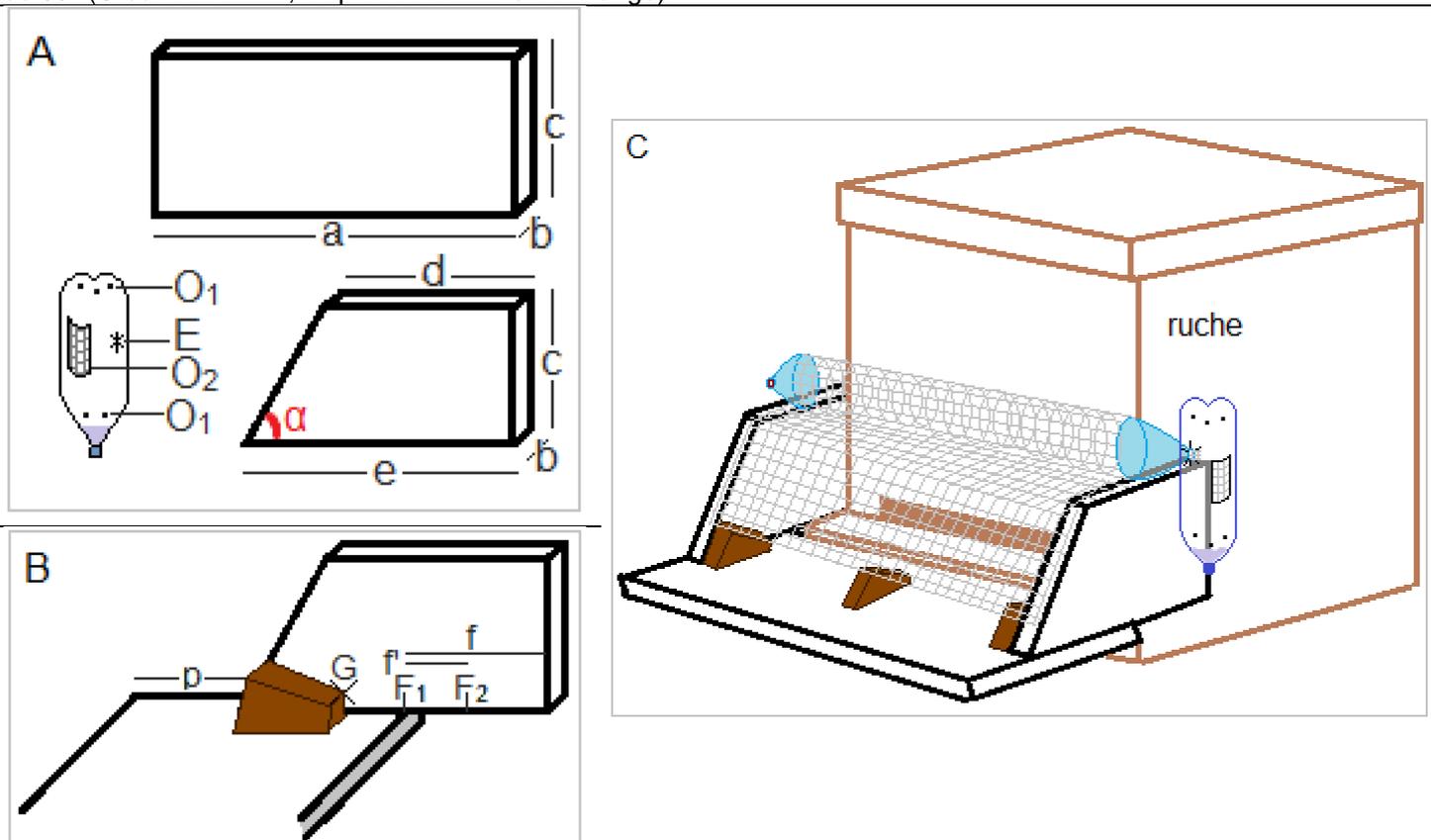


Son utilisation est intéressante lorsqu'elle est combinée avec des harpes électriques et des muselières disposées sur les ruches. Il est plus judicieux de situer ces caisses à l'arrière des ruches, d'après les premiers essais de terrain, car *Vespa velutina* tourne fréquemment autour des ruches.

Le piège à bec

Le piège à bec est un modèle de muselière basé sur une proposition d'un apiculteur espagnol, Fernando Arango. Cette muselière permet à la fois de limiter la prédation des frelons asiatiques sur les abeilles, mais également de piéger la majorité des frelons asiatiques chassant la colonie d'abeilles (voir figure 26). Les frelons asiatiques chassant les abeilles peuvent s'aventurer dans le piège grâce à aux cales délimitant une hauteur d'un centimètre sous le grillage. Une fois à l'inté-

Figure 26 : Schéma du piège à bec. (A) Matériel nécessaire à la confection du piège : une planche rectangulaire, deux planches en forme de trapèze, une bouteille en plastique dur ainsi que deux hauts de bouteilles coupés, trois cales et un grillage dont les mailles sont de diamètre compris entre 5,5 et 6,5 mm. (B) Détail du montage des planches et des cales. (C) Aperçu du piège monté sur la ruche. La demi-bouteille de gauche présente une rondelle de 6 mm permettant aux abeilles de fuir. La demi-bouteille de droite présente un grillage d'un diamètre de 8,5 mm permettant aux frelons asiatiques de pénétrer dans le piège contenant de l'eau savonneuse mais limitant l'entrée des frelons européens. Légende (en mm): a = largeur de la ruche + $2b + 3$; b = épaisseur de la planche ; $c = 200$; $d = 170$; $e = 250$; $f = 50 + f'$; f' = profondeur de la planche d'envol ; p = nouvelle planche d'envol ; E = ouverture en étoile correspondant au lieu d'insertion de la demi-bouteille ; F_1 = jonction entre les deux planches ; F_2 = position de la paroi verticale de la ruche ; G = emplacement de la cale et début d'insertion du grillage, à 10 mm au-dessus de la planche ; O_1 = orifices de 6 mm de diamètre permettant la fuite des abeilles piégées et l'écoulement de l'eau de pluie ; O_2 = orifice grillagé permettant la fuite des abeilles piégées ; α = angle de 65° (Crédit : B. Blanc; d'après F. Soulat et F. Arango).



rieur, ils cherchent à s'en échapper en volant vers le haut. Ce faisant, ils finissent par pénétrer dans une bouteille contenant de l'eau savonneuse et s'y noient. Rares sont ceux qui retrouvent le chemin inverse grâce au cône grillagé. Ce piège permet donc de capturer spécifiquement les frelons exerçant une pression de prédation sur les abeilles. Quant à ces dernières, elles peuvent sortir de ce système soit par la nouvelle planche d'envol, par le grillage ou par des orifices situés dans les

bouteilles. Cette fabrication artisanale a déjà fait ses preuves sur le terrain lors de prédation avérée de *Vespa velutina* sur les ruches.

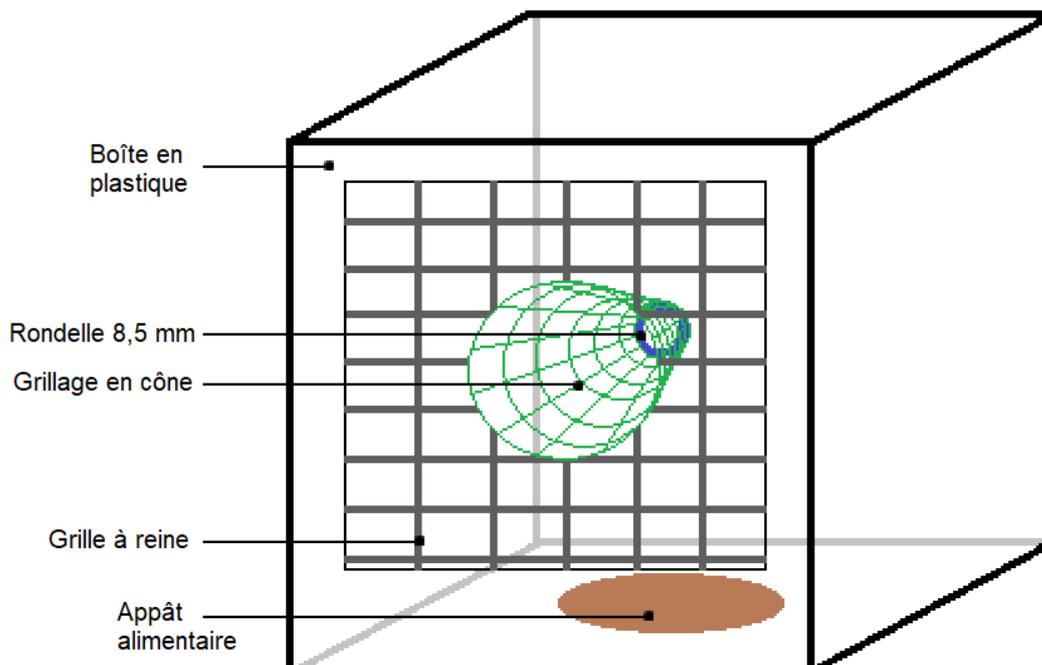
Si un obstacle générant de l'ombre est situé latéralement à la ruche, mieux vaut-il n'installer qu'une seule bouteille de piégeage de ce même côté afin de limiter le piégeage des abeilles qui se dirigent instinctivement en hauteur du côté le plus lumineux. Afin d'habituer les abeilles aux bouteilles, il est conseillé de les installer vides dans un premier temps, puis de rajouter l'eau et le savon progressivement. L'eau savonneuse accélère la mort des frelons. Le grillage utilisé sur la devanture de la muselière doit permettre la sortie des abeilles sans trop de difficultés, l'idéal étant de leur proposer un grillage épais afin qu'elles puissent y prendre appui lors de leur passage à travers l'orifice. En contrebas, des fentes ou orifices participent à l'évacuation de l'eau de pluie. Des planches contreplaquées peuvent être utilisées mais nécessitent d'être vernis afin de résister aux intempéries.

Ce piège doit être disposé préférentiellement lors de la période de prédation, dès l'été, si les muselières à tubes (décrites ultérieurement) deviennent insuffisantes.

Piège à cône

Le piège à cône, également conceptualisé par F. Arango, est avantageux par sa facilité de fabrication. Un simple pot en plastique suffit, dans lequel des grilles et cônes sont introduits (voir figure 27). Ce piège fonctionne à l'aide d'un appât alimentaire. Les phéromones de frelons asiatiques attirant les congénères, il est conseillé d'ajouter un abreuvoir afin de les garder en vie le plus longtemps possible. L'utilisation de ce piège est conseillée lors de prédation avérée du frelon asiatique, généralement en été.

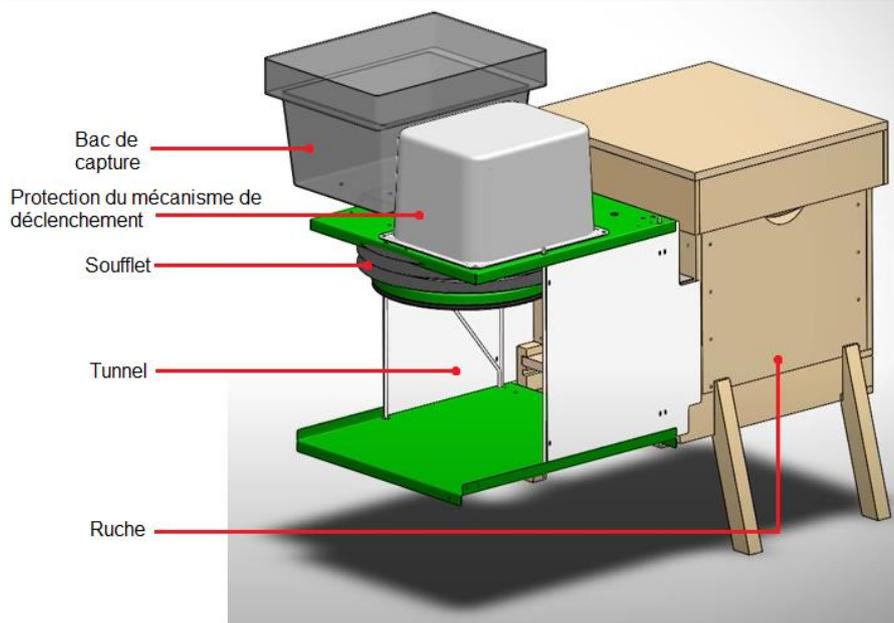
Figure 27 : Schéma du piège à cône. Sur trois ou quatre faces d'une boîte en plastique dur sont installées des grilles à travers lesquelles le frelon asiatique ne passe pas (par exemple, grille à reine). Celles-ci servent à propager l'odeur de l'appât alimentaire pour attirer le prédateur. Un cône grillagé permet la pénétration du frelon au sein du piège sans que celui-ci réussisse à s'en échapper. Une rondelle de 8,5 mm permet d'éviter l'introduction de frelons européens dans le piège. (Crédit : B. Blanc; d'après F. Soula et F. Arango)



Vigivelutina™

Ce piège fonctionne grâce à la reconnaissance d'image. Il détecte la présence d'un frelon asiatique à l'entrée d'une ruche grâce à l'intelligence artificielle et une caméra, puis un mécanisme le happe pour l'emporter dans un bac de capture. Ce bac est équipé d'orifices permettant la fuite d'insectes plus petits. Ce système électronique fonctionne en autonomie grâce à une batterie et un panneau photovoltaïque qui permettent une alimentation du système à 12 V. Ce dispositif est à installer devant l'entrée de la ruche.

Figure 28 : Schéma illustrant le montage de Vigivelutina™. Le frelon asiatique s'aventure dans le tunnel afin de se rapprocher de l'entrée de la ruche. Grâce à une caméra qui le détecte, le soufflet est déployé pour piéger le frelon asiatique. Ce dernier, instinctivement, s'échappe vers la seule source de lumière située au-dessus de lui : l'orifice qui le mène dans le bac de capture (F. Larguier©).



Ce piège présente l'avantage de ne nécessiter ni d'appât alimentaire ni de produit chimique. Encore en cours d'expérimentation, ce piège n'est actuellement pas commercialisé.

Bilan

De nombreux pièges à visée sélectives sont conçus voire commercialisés. Parmi les pièges électriques, la raquette présente l'avantage d'être parfaitement sélective à condition de reconnaître le frelon asiatique, mais son utilisation est très chronophage donc peu exploitable pour un apiculteur professionnel. La harpe électrique propose quant à elle de bons résultats, à condition d'être installée devant les ruches et dans leur axe, afin de piéger les frelons asiatiques qui volent d'une ruche à l'autre. L'électrocution ne fait qu'étourdir *Vespa velutina* qui tombe alors dans le récipient en contrebas. De l'eau savonneuse peut accélérer sa mort. La harpe électrique peut également piéger d'autres insectes.

D'autres pièges en forme de caisse et dotés de cônes dont l'orifice situé à l'intérieur du piège est de 8,5 mm sont proposés. Apishield™ doit être placé sous le rucher. *Vespa velutina* y est attiré grâce à la proximité des odeurs provenant de la ruche. Une fois que *Vespa velutina* traverse l'orifice, la forme de l'embout est telle qu'il ne parvient pas à s'en échapper. Cependant, certaines ouvrières de *Vespa crabro* peuvent accidentellement être piégées. Ce mécanisme utilisant des cônes existe également chez d'autres pièges, comme le Jabeprode™, le Red-Trap™, le piège caisse, le piège à bec et le piège à fleur. Parmi eux, certains sont commercialisés tandis

que d'autres peuvent être fabriqués sans grande difficulté. La présence d'une plaque vitrifiée sur la partie supérieure faciliterait l'entrée de *Vespa velutina* à l'intérieur du piège. Le piège à bec présente le double avantage de piéger des frelons asiatiques et de protéger l'entrée de la ruche. Dans les pièges ne tuant pas les frelons, comme le piège caisse ou le piège à fleurs, le tri entre les différentes espèces de proies peut être effectué à l'aide d'une bombe de froid qui va temporairement anesthésier les insectes.

Enfin, le piège Vigivelutina™ est en cours d'expérimentation. Il se base sur l'intelligence artificielle pour détecter le vol stationnaire des frelons asiatiques devant l'entrée des ruches. Un soufflet les piège et ne leur propose qu'une seule voie de sortie : l'orifice les menant à une bouteille. Une fois piégés dans la bouteille, le frelon asiatique ne peut pas repasser par l'orifice, comme c'est le cas des autres pièges à cônes.

Les pièges énumérés ci-dessus sont plus efficaces s'ils sont combinés entre eux, comme une harpe électrique et un piège à cônes, ainsi qu'une muselière. L'utilisation de ces pièges est préconisée en été et en automne lorsque la pression de prédation est la plus forte.

ii. Repérage des nids

Depuis son introduction en France, les apiculteurs tentent de lutter contre le frelon asiatique par le biais de pièges appétents. Ceux-ci sont installés à proximité des ruches ou des nids de frelons, lorsqu'ils ont été observés. Cependant, leur détection est souvent tardive et ultérieure à la période de reproduction, n'ayant alors pas de véritable impact sur la population de cette colonie. Il est donc important de repérer les nids de frelons asiatiques avant leur période de reproduction, c'est-à-dire vers septembre au plus tard. Leur recherche basée sur l'observation visuelle est souvent limitée, notamment car ils se trouvent souvent hauts perchés dans des arbres, camouflés par le feuillage, ou en hauteur sous des toits d'immeubles. On considère que 30 à 40 % des nids sont détectés puis détruits (Rome *et al.*, 2015 ; Franklin *et al.*, 2017 ; Robinet *et al.*, 2017). Plus rarement, les nids de frelons asiatiques peuvent se situer dans des cavités parfois souterraines ou des buissons (Laurino *et al.*, 2019). Le repérage des nids doit donc être amélioré afin de pouvoir détruire plus de nids, ce qui limiterait l'impact socio-économique du frelon asiatique (Turchi et Derijard, 2018), et contrôler leur densité de population (Robinet *et al.*, 2018).

Plusieurs techniques de repérages des nids de frelons ont été décrits. Malheureusement, elles sont toutes fastidieuses, chronophages voire onéreuses (Turchi et Derijard, 2018).

Système de triangulation

Cette méthode consiste à capturer puis relâcher à divers endroits au moins trois spécimens issus d'une même colonie. Les frelons asiatiques étant alors stressés, ils cherchent à retourner au plus vite à leur nid. Si le frelon tend à voler en ligne droite dans une certaine direction, il est probable qu'il s'agisse de la direction du nid. Ainsi, en recoupant trois vols en ligne droite, il y a de grandes chances pour que l'intersection de ces droites corresponde à la localisation du nid (Blot, 2008). Afin de mieux repérer ces frelons, des marqueurs comme l'utilisation d'un coton ou d'une plume sur le frelon ont été suggérés (Darrouzet, 2019). Cette méthode peut être assistée par un drone équipé de caméras capables de suivre un marqueur fluorescent (Reynaud et Guérin-Lassous, 2016).

Bien que cette technique soit peu coûteuse, elle est chronophage et ne donne pas forcément de résultat probant. Plusieurs frelons doivent être capturés, idéalement issus de la même colonie mais sans que cela soit forcément su d'avance, et leur direction prise lorsqu'ils sont relâchés est parfois difficile à déterminer. Cette méthode n'est donc pas réaliste à grande échelle sur le terrain (Turchi et Derijard, 2018).

Radar harmonique

A la base, le radar harmonique a surtout été utilisé pour suivre le mode de vie de certains insectes ou animaux avant de mieux comprendre leur biologie. Dans le cadre de *Vespa velutina*, cela permet de localiser le nid, dans un but de le détruire.

Figure 29 : Frelons asiatiques équipés d'un transpondeur dans le cadre du radar harmonique. (a) le transpondeur a une forme de « J » renversé. (b) Ce transpondeur est collé sur la face dorsale du thorax de l'insecte (Maggiore *et al.*, 2019). (c) Ce transpondeur, plus récent, adopte une forme de looping vertical. Le frelon est bloqué dans un tube de Falcon à l'aide de coton et d'une pince pendant que le transpondeur est collé à son thorax (Laurino©).



En Italie, l'élaboration d'un radar harmonique a permis de suivre des frelons asiatiques. Pour cela, ils sont d'abord capturés à proximité des ruches et équipés d'un transpondeur, puis relâchés. A l'aide du radar, l'opérateur est capable de suivre le frelon marqué sur une distance maximale de 500 m.

Le principe du radar harmonique est d'émettre des ondes de basses fréquences qui sont réfléchies par une antenne (un transpondeur) qui résonne à une fréquence donnée. On peut ainsi, grâce à l'équipement récepteur, localiser la source réfléchissante et donc l'insecte porteur du transpondeur. Dans notre cas, le radar émet une série de courtes impulsions électromagnétiques à une fréquence donnée (9,41 GHz), qui sont ensuite retransmis à une fréquence doublée, d'où le terme de radar « harmonique », par le transpondeur fixé sur l'insecte (Milanesio *et al.*, 2016 ; Milanesio *et al.*, 2017). Le renvoi de l'onde à 18,81 GHz précisément permet de ne prendre en compte que les ondes provenant du transpondeur, tout en évitant les ondes réfléchies par l'environnement.

Le transpondeur doit être léger et de petite taille afin de gêner le moins possible les mouvements du frelon. Dans cette étude, le transpondeur le plus léger mis au point pèse 12 mg et mesure 16 mm de long (Milanesio *et al.*, 2016). Il est ensuite collé verticalement sur la face dorsale du thorax. Deux formes sont représentés sur la figure 29, sachant que celle en looping verticale serait de meilleur usage (Milanesio *et al.*, 2017). Pour cela, de la colle orthodontique est utilisée, permettant une fixation rapide aux ondes UV de haute densité en quelques secondes seulement. Cette opération durant moins de 20 secondes, cela évite d'anesthésier l'insecte qui peut donc repartir avec un traumatisme minimal. Ce transpondeur ne doit pas gêner le frelon.

Figure 30 : Exemple de frelons asiatiques suivis sur le terrain à l'aide d'un radar harmonique. A gauche, le suivi de ces frelons près de Calvo (Italie) a permis de repérer leurs trajectoires entre la ruche (carré jaune) et leur nid (cercles roses). Le cercle bleu correspond à la position du radar (Maggiore *et al.*, 2019). A droite, un exemple du dernier radar harmonique mis au point (Milanesio *et al.*, 2017).



Ce nouveau radar harmonique fonctionne sur tous types de terrain, mais c'est sur un terrain plat qu'il est le plus efficace avec une distance maximale de 470 m entre le transpondeur et le radar. Sur un terrain inégal, c'est-à-dire montagneux et boisé, cette distance baisse à 152 m environ, avec une hauteur de sol de 15 m (Milanesio *et al.*, 2016). Bien que des progrès aient été faits en termes de distance, cela nécessite tout de même la présence régulière d'un opérateur afin de pouvoir déplacer le radar pour se rapprocher de la cible. Son intérêt est maximal lorsque plusieurs frelons (jusqu'à dix) sont décelables dans la même aire, signant une présence probable de leur nid à proximité (voir figure 30) (Maggiore *et al.*, 2019). Cependant, certains obstacles comme la présence de ponts sur la trajectoire de l'insecte peuvent agir comme cage à Faraday, empêchant alors le suivi du transpondeur.

Cette technique présente des avantages, notamment celui de pouvoir suivre des individus marqués sur une distance de presque 500 mètres avec comme but de trouver leur nid. De plus, si des ruches sont présentes dans les environs, cela permet de suivre la trajectoire des frelons asiatiques marqués en déduisant que les aller-retours se font entre leur nid et les ruches (voir figure 30). De plus, la dernière version de ce type de radar harmonique fonctionne quelque soient les conditions météorologiques. Enfin, ce radar est monté sur une perche télescopique de six mètres, permettant de mieux suivre la trace du transpondeur (voir figure 30) (Milanesio *et al.*, 2016).

Cependant, les inconvénients sont nombreux. Le geste est technique, avec du matériel spécialisé, ce qui n'est pas à la portée de tous. Cela fonctionne mieux sur des terrains plats, ce qui en diminue la répétabilité, bien que des progrès aient été effectués pour envisager son utilisation en milieu plus montagneux (Milanesio *et al.*, 2016). Son utilisation est limitée en milieu urbain car le signal des ondes est restreint (Kennedy *et al.*, 2018). De plus, si une dizaine de frelons sont détectés dans une même aire, le nid reste à trouver. Ce peut être fastidieux, d'autant plus qu'ils sont généralement en hauteur et cachés dans un feuillage épais. Enfin, la limite majeure de ce prototype

est l'utilisation d'un véhicule pour déplacer le matériel volumineux (environ 50 kg) d'un point à l'autre, ce qui peut représenter un obstacle pour certains terrains.

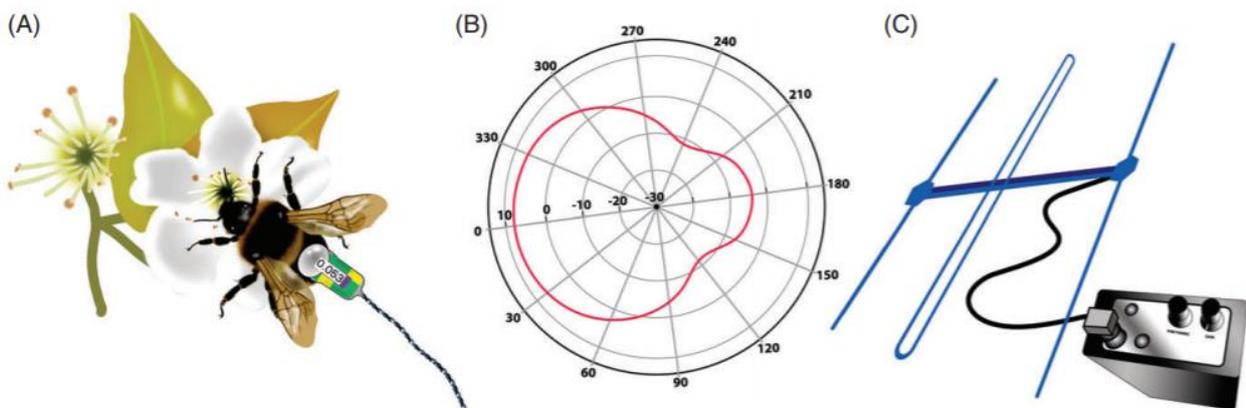
Les équipes de recherches travaillant sur ce protocole n'ont pas proposé d'estimation de prix, mais il est probable que son ensemble coûte plusieurs milliers d'euros, soit hors de portée pour des particuliers. Il s'agirait plutôt d'un investissement au minimum à l'échelle d'une commune.

Radio-télémetrie

Une variante du radar harmonique est la radio-télémetrie, qui est composée de trois éléments (voir figure 31) (Kissling *et al.*, 2014) :

- Un transpondeur actif fonctionnant sur batterie et fixé sur l'animal. Il émet le signal radio, généralement des ondes de haute fréquence (30 à 300 MHz) ;
- Un système d'antenne ;
- Une radio réceptrice, avec ou sans collecteur de données.

Figure 31 : Les principaux éléments de la radio-télémetrie. (A) Un transpondeur radio collé sur un insecte (ici, un bourdon) émet un signal radio avec des pulsations régulières à une fréquence fixée au préalable. (B) Le force du signal radio est plus importante lorsque l'antenne est tournée vers le transpondeur. La ligne rose indique le gain du signal en décibels arrivant à différents angles sur l'axe de l'antenne. (C) Une antenne yagi capte le signal radio émis par le transpondeur. Cette antenne est mobilisable par un opérateur qui peut ainsi changer l'angle de réception de l'onde afin de déterminer la direction où le signal est maximal (Kissling *et al.*, 2014).



La radio-télémetrie a été largement exploitée dans l'étude de mouvements et déplacements de vertébrés, mais la baisse de taille des transpondeurs a seulement très récemment été adaptée pour des insectes, tels que des coléoptères ou abeilles. La plupart des insectes testés pesaient plus d'un gramme, mais certains plus petits modèles comme le bourdon pesaient entre 200 et 500 mg (Kissling *et al.*, 2014). Cette technique est une autre piste à envisager, notamment grâce à son faible coût et sa portabilité, mais le transpondeur est lourd (minimum 220 mg) et un opérateur est requis afin de pouvoir orienter l'antenne réceptrice en direction du transpondeur, pouvant représenter une vraie difficulté selon le terrain. Enfin, les données distancielles manquent d'exactitude (Maggiore *et al.*, 2019).

Pour adapter le système de radio-télémetrie au frelon asiatique, ce dernier est capturé puis pesé avant d'être anesthésié au froid pendant une dizaine de minutes. Nous avons vu précédemment que les ouvrières de *Vespa velutina* pèsent entre 140 et 475 mg, et sont capables de porter de larges proies (Rome *et al.*, 2015). Les transpondeurs testés sont de poids variables, allant de 195

à 494 mg, et ce sur des frelons pesant entre 229 et 490 mg. La plupart (81 %) des frelons asiatiques sont aptes à voler en portant jusqu'à 80 % de leur poids, soit en moyenne un transpondeur de 280 mg (Kennedy *et al.*, 2018). Cette technique repose sur le caractère grégaire de l'espèce qui, notamment après un stress, cherchera à rejoindre sa colonie. L'ouvrière deviendra alors une « chèvre de Judas ».

Le matériel le plus approprié est l'utilisation d'un petit transpondeur de 220 mg (Pip19/Ag190) ou 280 mg (PicoPip/Ag337) (voir figure 32), tous deux issus de Biotracak®LD, Royaume-Uni. Ceci inclue une antenne de 10 cm et une batterie de longévité de quatre à douze jours. Ces transpondeurs peuvent être détectés individuellement, peu importe les conditions de terrain. Ils sont détectables jusqu'à environ 375 m et 800 m respectivement (Kennedy *et al.*, 2018).

Figure 32 : Exemple de montage d'un transpondeur de radio-téléométrie sur un frelon asiatique. Cette ouvrière pèse 480mg. Le transpondeur PicoPip/Ag337 pesant 280mg est fixé sur la face ventrale de son abdomen. (Photo par P. Kennedy©)



Malheureusement, les résultats sont meilleurs avec le transpondeur PicoPip/Ag377 pesant 280 mg. Par conséquent, seules les ouvrières les plus lourdes (>356 mg) sont capables de voler en portant cet appareillage. Il faut compter une vingtaine de minutes minimum avant de relâcher le frelon asiatique après lui avoir installé le transpondeur, car il faut s'assurer qu'il soit capable de voler correctement. Il vaut mieux éviter de marquer des frelons asiatiques pesant plus de 500 mg, car il peut s'agir de fondatrices. Ces dernières ne cherchent pas à retourner au nid. Ainsi, l'utilisation de la radio-téléométrie peut se voir limitée par la taille des frelons asiatiques.

La radio-téléométrie est efficace pour détecter des nids de frelons asiatiques dans tous types de milieux, même dans des environnements complexes et hétérogènes. Cette technique a déjà permis de mettre en évidence de nouveaux nids en quelques heures, résultat qu'il serait intéressant d'exploiter au front d'invasion pour agir le plus précocement possible. Dans certains cas, une seule ouvrière peut suffire à indiquer son nid (Kennedy *et al.*, 2018).

En Grande-Bretagne, l'installation de *Vespa velutina* pourrait augmenter les pertes annuelles liées au manque de production de miel et de pollinisation de 20 à 30 %, soit un coût de £30 à £45 millions pour l'économie britannique (Williams *et al.*, 2010). Pour lutter contre son invasion, l'utilisation de la radio-téléométrie pourrait doubler la détection des nids, notamment au front d'invasion, et réduire fortement la densité des nids de *Vespa velutina* et les pertes de colonies d'abeilles (Robinet *et al.*, 2017), épargnant ainsi £10 à £15 millions de pertes de profits chaque année. Cette estimation du gain financier ne prend pas en compte le temps investi par les apiculteurs à gérer les attaques de *Vespa velutina*, ni la perte économique liée à l'abandon du métier par certains apiculteurs à cause de *Vespa velutina*, ni les dépenses évitées par les autorités pour gérer cet

envahisseur. En 2018, l'équipement nécessaire à la radio-télémetrie coûte environ £2 000, en comptant l'antenne, le récepteur et le transpondeur.

Dans les études menées sur la radio-télémetrie, les ouvrières sont anesthésiées afin de les équiper. Il serait intéressant de tester la même procédure de montage réalisée dans le cadre du radar harmonique en bloquant les frelons vigiles et coller le transpondeur à l'aide de colle orthodontique. Cela leur éviterait le traumatisme de l'anesthésie et donc une meilleure prise de vol à la suite de la procédure.

Image thermique

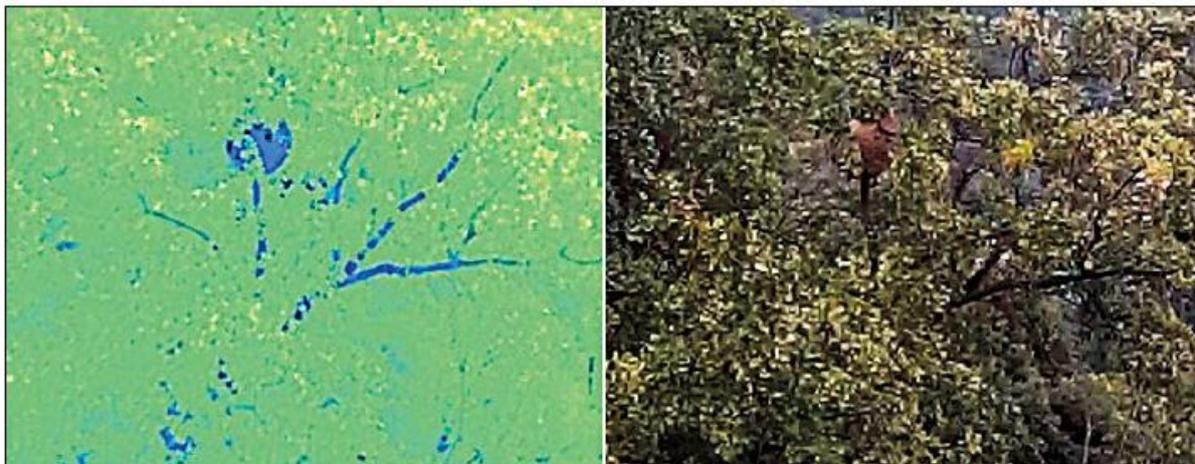
Un projet de recherche sur l'utilisation de caméras infra-rouges a été testée avec succès pour déceler des nids de frelons asiatiques camouflés dans des arbres ou buissons (Semmenge, 2018). Ce dispositif a été testé au Portugal, au Royaume-Uni et en Italie (voir figure 33). Sur ces photographies, l'image thermique met très nettement en évidence la présence du nid dans l'arbre. Cependant, ce résultat est controversé car l'intérieur du nid présente une température moyenne de 29°C et, les couches du nid étant très isolantes, la température externe du nid serait semblable à la végétation l'entourant (Villemant et Rome, 2018). Il est raisonnable de penser que la différence de température entre l'extérieur du nid et la végétation serait plus importante en période froide, où le nid apparaîtrait plus distinctement sur des images thermiques. Cependant, la période froide correspond également aux périodes où le feuillage des arbres se fait moins dense, ce qui peut représenter un biais.

Figure 33 : Utilisation de l'image thermique dans la détection des nids. Détection d'un nid dans un arbre au Portugal en 2017 grâce à l'image thermique. La photo de gauche est effectuée de jour. Celle de droite est effectuée de nuit, le cercle apparaissant en blanc correspondant au nid (Semmenge, 2018).



Un drone est monté d'une caméra multicapteurs à image thermique, permettant d'identifier les sources de chaleur, comme les nids. Des images ont ainsi permis d'identifier au moins un nid dans un arbre feuillu (voir figure 34) (Bortolotti *et al.*, 2016). Notons tout de même que les images présentées sur la figure 34 montrent que le nid était déjà visible de jour. Dans cette situation, l'utilité de l'image thermique semble peu convaincante. Il serait judicieux de renouveler l'expérience dans des conditions où le nid serait parfaitement indétectable de jour.

Figure 34 : Image d'un nid de *V. velutina* détecté à l'aide d'une caméra multicapteurs. A gauche, l'image thermique. A droite, le même environnement de jour (Bortolotti *et al.*, 2016).



Des études complémentaires seraient intéressantes à exploiter afin de confirmer les différents aspects énumérés ci-dessus.

Boucle « ficelle »

En Chine, le repérage des nids se fait entre autres en marquant un frelon avec une ficelle et une plume ou un peu de coton à son extrémité. Il est cependant nécessaire que le frelon ne s'en aperçoive pas, car alors il fera tout son possible pour s'en débarrasser. De plus, une ouvrière dotée d'un tel bagage sera refusée par les gardiennes à l'entrée du nid (Turchi et Derijard, 2018). Cette méthode est traditionnellement utilisée pour découvrir l'emplacement des frelons asiatiques afin d'en récupérer les larves dans un but gastronomique (Villemant et Rome, 2018).

Drone

Une étude datant de 2015 a permis de mettre en place expérimentalement des micro-drones, aussi appelés UAV (*Unmanned Aerial Vehicle*), dont les différents éléments entrant en jeu sont autonomes (Reynaud *et al.*, 2015). Après la capture du frelon asiatique, celui-ci est marqué par une boule de polystyrène ou un léger ruban puis relâché. Ce marqueur visuel est détecté par un premier drone (*UAV de poursuite*) qui, comme son nom l'indique, poursuit le frelon marqué et transmet plusieurs données de façon autonome à un nœud de contrôle : la localisation du frelon, sa direction et sa vitesse. Le nœud de contrôle centralise les informations pour déterminer la trajectoire de plusieurs frelons marqués et donc, par intersection, la position du nid vers lequel ils se dirigent. D'autres micro-drones peuvent être déployés, tels que des UAV de relais ou de réserve, qui permettent la radiotransmission des données si la distance entre l'UAV de poursuite et le nœud de contrôle, immobile, devient trop importante. Toutefois, malgré de premiers essais effectués sur le terrain pour valider la méthode expérimentalement, il faut à présent pouvoir les réaliser à grande échelle afin de valider leur intérêt. Bien que cette méthode devrait permettre de localiser un nid (Reynaud et Guérin-Lassous, 2016), il est en pratique plus difficile de marquer un frelon avec un objet. Le frelon asiatique retourne rarement au nid sans s'être débarrassé de cette charge au préalable (Turchi et Derijard, 2018).

L'Université de Vigo (Galice, Espagne) a utilisé des drones pour localiser les nids non visibles à l'œil nu depuis le sol. La distance maximale requise entre l'opérateur et le drone est de 500 mètres, sachant que ces nids peuvent se trouver jusqu'à 30 mètres de hauteur. D'après leurs estimations, un drone de petite taille et suffisamment robuste avoisinerait les 700 €, tandis qu'un drone permettant également la destruction du nid à l'aide de biocide (perche télescopique et réservoir) coûterait plusieurs milliers d'euros (Torres, 2015).

L'utilisation d'un tel drone, pesant alors plus de 250 g, est réglementée. L'opérateur s'implique à prendre certaines responsabilités et doit s'enregistrer auprès de la Direction Générale de l'Aviation Civile (DGAC). Enfin, la trajectoire des drones excédant les 250 g est également réglementée (Direction de l'information légale et administrative, 2021).

Bilan

La détection des nids est primordiale afin de pouvoir les détruire. En-dehors de l'observation, le système le moins coûteux est celui de la triangulation. Cela consiste à relâcher au moins trois frelons asiatiques à différents endroits, puis d'observer leur trajectoire. Si celle-ci est droite et franche, il est probable que le frelon se dirige vers son nid. Ainsi, le nid correspond à l'intersection des trajectoires. Cela suppose que les frelons sont issus de la même colonie. Cette méthode chronophage est peu exploitée sur le terrain du fait des résultats peu probants.

Le radar harmonique et la radio-téléométrie sont deux méthodes semblables fonctionnant avec des ondes. Dans le cas du radar harmonique, une onde est émise par un appareil puis réfléchi par le transpondeur qui se situe sur l'insecte. Cela permet de le localiser. Ce système fonctionne jusqu'à une distance de 500 mètres sur un terrain plat mais est quatre fois moins effectif sur un terrain montagneux. Dans le cas de la radio-téléométrie, c'est le transpondeur qui émet le signal radio. Bien que ces méthodes semblent intéressantes, elles requièrent une personne formée et du matériel spécialisé, et deviennent donc trop onéreuses pour un apiculteur. Elles pourraient être proposées à l'échelle d'une commune ou d'un département pour être exploitées au front de progression de *Vespa velutina* afin d'agir dans la prévention tant que l'espèce n'est pas bien installée.

L'utilisation de rayons infra-rouges pour détecter les nids permet d'obtenir une image thermique. Des résultats publiés semblent convaincants, mais d'autres études complémentaires semblent nécessaires pour valider cette méthode à toutes les saisons.

En Chine, les frelons sont régulièrement capturés à l'aide d'une boucle de ficelle afin de suivre l'adulte qui retourne au nid. Cette méthode est technique et chronophage, mais intéressante dans un pays où les larves et nymphes de frelons valent chers

Enfin, les drones sont régulièrement proposés pour détecter les nids de frelons asiatiques en Europe. Une fois le frelon asiatique capturé et doté d'un marqueur fluorescent, il peut relativement aisément être suivi de façon autonome par un drone qui transmet alors sa position et ses mouvements à une base de données. Cependant, l'utilisation des drones est réglementée et n'est donc pas ouverte à tous les particuliers.

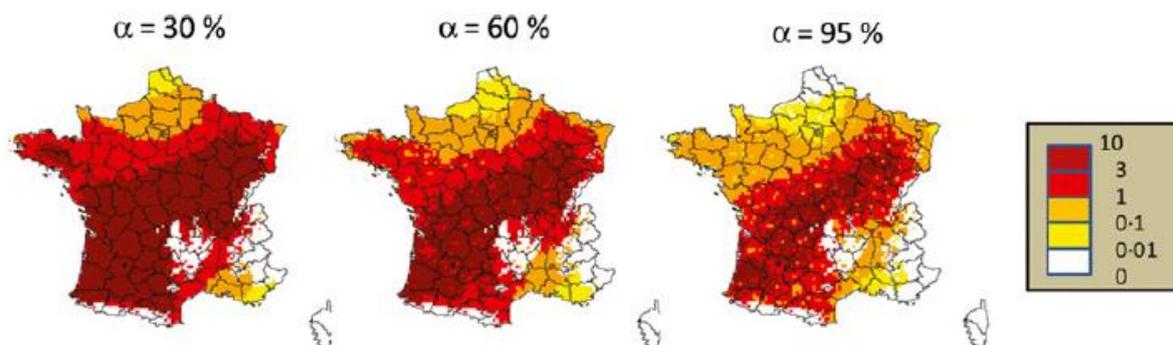
iii. Destruction de la colonie

Aujourd'hui on considère qu'en France 30 à 40 % des nids sont détectés et détruits. En augmentant ce taux à 60 %, cela réduirait la propagation de l'espèce de 17 % et la densité des nids de 29 %. Si 95 % des nids étaient détruits, alors la propagation de l'espèce pourrait diminuer de 43 % et la densité des nids de 53 % (voir figure 35) (Robinet *et al.*, 2017). Ces chiffres ont été évalués en tenant compte de la capacité de propagation de l'espèce, sans influence humaine. Ainsi, tout plan de lutte doit inclure une destruction systématique des nids (Blot, 2008). Les nids sont détruits selon leur niveau de dangerosité, soit pour l'Homme (proximité avec des habitations), soit pour l'apiculture (proximité avec des ruches). La destruction des nids, et donc leur localisation, doit se faire de préférence avant septembre. Au-delà de cette période, le couvain produit les futurs reproducteurs. Donc, bien que la destruction des nids en septembre et octobre reste nécessaire, elle perd toutefois en intérêt (Blot, 2008). Cette espèce étant diurne, les individus retournent au nid à la tombée de la nuit. En journée, au moins 30 % des frelons asiatiques ne sont pas présents dans le nid (Blot,

2008). Par conséquent, la destruction du nid doit se faire tard dans la soirée ou la nuit, avec un équipement de protection adapté (Rome *et al.*, 2011a).

La destruction des nids peut s'avérer très dangereuse. Un frelon asiatique loin de son nid se montre rarement agressif avec l'Homme. En revanche si le nid est attaqué, volontairement ou pas, un grand nombre de frelons asiatiques s'attaquent alors à l'intrus, pouvant provoquer la mort de celui-ci en raison du nombre important de piqûres (Blot, 2008). Rappelons que le nid présente une seule ouverture, d'un diamètre de deux à trois centimètres, située sur le côté du nid. Lorsque le but est de détruire le nid, la première chose à faire est d'obturer cette ouverture afin de maintenir les frelons à l'intérieur, par exemple à la mousse de polyuréthane (Blot, 2008). Différentes méthodes existent quant à la destruction des nids.

Figure 35 : Propagation estimée de *Vespa velutina* en France en 2017 pour 2020, selon différents niveaux de destruction des nids ($\alpha = 0,3$ = estimation actuelle, $\alpha = 0,6$ ou $\alpha = 0,95$). Les sauts de front d'invasion très probablement liés à l'activité humaine ne sont pas pris en compte dans cette étude. Le gradient de couleur exprime les différences de densité des nids de frelons asiatiques, avec en unité le nombre de nids par aire de 10km². (Robinet *et al.*, 2017)



Utilisation de biocides

La perméthrine a une demi-vie de 28 à 38 jours sur le sol, et de 10 jours dans l'herbe. Cependant, en raison de la coque imperméable du nid, il se pourrait que la molécule soit relarguée progressivement, au compte-goutte, augmentant ainsi sa nuisance pour l'environnement dans le temps. Cette méthode est toutefois efficace (une fois le nid trouvé) mais entraîne des dégâts collatéraux (oiseaux et autres insectes) (Ruiz-Cristi *et al.*, 2020). Il est donc nécessaire de retirer le nid après l'opération, avec un délai maximal de 48h.

En 2013, l'utilisation de dioxyde de soufre a été provisoirement autorisée par l'Anses pour détruire les nids de frelons asiatiques, et ce dans certaines conditions (Ministère de l'agriculture et de l'alimentation, 2013). Bien que son utilisation soit plus dangereuse pour le manipulateur, sa toxicité en revanche est bien moindre à l'égard de l'environnement par rapport à la perméthrine. Le manipulateur risque une forte irritation des muqueuses. Des accidents suite à son utilisation sans protection adaptée ont été rapportés (Darrouzet, 2019). En outre, le dioxyde de soufre est moins cher (Turchi et Derijard, 2018).

D'autres biocides, tels que la poudre de pyrèthre ou de Terre de Diatomée, ayant un impact environnemental *a priori* moins important que la perméthrine, peuvent être envisageables (Turchi et Derijard, 2018). La terre de diatomée est extraite des carrières de fossiles d'algues et d'organismes marins microscopiques. Cette poudre blanchâtre recouvre les insectes, agissant alors comme substance abrasive. Les articulations de l'insectes se voient bloquées, conduisant ainsi à la mort de l'individu.

Les biocides sont classiquement injectés directement dans le nid à l'aide d'une perche télescopique. Il existe d'autres utilisations possibles, comme en déposer quelques gouttes sur une ouvrière préalablement capturée, puis la laisser repartir dans son nid afin de contaminer le reste de la colonie. Il faut pour cela en capturer une petite dizaine par nid. L'avantage, comme pour les appâts alimentaires mélangés à un insecticide, est de pouvoir détruire une colonie à distance sans avoir repéré le nid. L'inconvénient reste l'incertitude quant au devenir des frelons asiatiques qui peuvent être capturés par des oiseaux. Le risque de contaminer une ruche est faible car après un épisode de stress, en l'occurrence la capture, le frelon asiatique cherche à retourner au plus vite à son nid (Turchi et Derijard, 2018), bien qu'il ait été aperçu en train de chasser devant une ruche juste après une manipulation pour l'installation d'un transpondeur (Maggiora *et al.*, 2019). Cependant, le frelon doit être en mesure de retourner au nid malgré l'insecticide déposé sur lui.

Au fusil

Détruire un nid en hauteur peut s'avérer compliqué et coûteux. Certains recommandent de tirer au fusil sur le nid lorsque l'utilisation des biocides est compromise. Cette méthode nécessite minimum quatre chasseurs se plaçant autour du nid et tirant dessus successivement par salves, à la tombée de la nuit lorsque les ouvrières sont rentrées (Jaffré, 2018).

Cette méthode détruit le nid, parfois en le fragmentant, mais ne tue pas forcément la reine. Bien qu'elle n'utilise pas de biocide, elle relargue une quantité non négligeable de plomb dans l'environnement (Turchi et Derijard, 2018). L'efficacité et la pertinence de cette méthode n'ont jamais été vérifiées scientifiquement.

A la chaleur

Afin d'éviter l'utilisation de molécules chimiques et leurs conséquences environnementales, de nouvelles méthodes de destruction des nids de frelon asiatique ont été explorées. Parmi elles, une méthode récente en cours de mise au point : l'utilisation de chaleur.

En se basant sur la méthode naturelle exercée par *Apis cerana*, le *heat-ball*, des expériences en laboratoire ont pu démontrer que l'utilisation de vapeur est la plus efficace pour tuer un maximum de frelons asiatiques en un minimum de temps (100% de mortalité en 13 secondes à 92,2°C), sans pour autant représenter un risque de combustion du nid. En revanche, une méthode à la chaleur sèche permet aux frelons de survivre jusqu'à 1 minute à plus de 100°C, leur occasionnant ainsi une possibilité de fuite (Ruiz-Cristi *et al.*, 2020).

Plusieurs espèces d'insectes sont capables de réguler la température de leur corps lors de fortes chaleurs allant jusqu'à 60°C. Cependant, leur système de refroidissement par évaporation (*evaporating cooling*) est mis à mal lorsque le taux d'humidité est élevé. Ainsi, des températures inférieures à 60°C et supérieures à 46°C mais dans des conditions humides peuvent être fatales (Prange, 1996 ; Sugahara *et al.*, 2012). Cette méthode impacte davantage les ouvrières, qui meurent en premier, que les mâles et les futures fondatrices qui résistent plus longtemps (Ruiz-Cristi *et al.*, 2020). Une fois les ouvrières éliminées, la survie des larves est forcément compromise car elles ne sont plus alimentées. Il se pourrait que l'efficacité de la vapeur soit influencée par l'état de santé des frelons et leur âge, en supposant que les ouvrières âgées soient moins résistantes aux maladies.

Cette technique est réalisée en injectant de la vapeur dans un nid, de quantité suffisante pour le remplir entièrement, et ce le plus rapidement possible (quelques secondes). Des essais sont réalisés sur le terrain afin de vérifier que la vapeur remplisse correctement tout le nid, sans que les frelons n'aient le temps de fuir. Si elle est prometteuse en conditions réelles, elle offrirait alors une

alternative à l'utilisation de perméthrine, et minimiserait ainsi considérablement l'impact écologique. Néanmoins, il faut veiller à ce que la vapeur n'excède pas les températures recommandées, sans quoi il y aurait un risque de combustion du nid.

Ensachage

Dans des pays asiatiques comme la Chine ou la Thaïlande, les nids de frelons sont très prisés pour leur utilisation gastronomique. Par conséquent, il est indispensable d'éviter l'utilisation de biocides pour récupérer le nid. Des professionnels munis de protections parviennent à envelopper le nid dans un sac en tissu à maille serrée puis décrochent le nid de son socle. Pour cela, il est nécessaire d'obturer l'entrée du nid à l'aide d'un coton épais et d'effectuer l'ensemble des mouvements calmement afin d'énerver le moins possible les gardiennes et ouvrières.

D'autres techniques font leur apparition sur le terrain, sans qu'il n'y ait de validation scientifique à ce jour. C'est le cas de l'utilisation de la bombe de froid ou d'un coton imbibé d'essence introduit dans le nid. Ces méthodes semblent anesthésier les frelons asiatiques sans les tuer. Il est donc nécessaire de récupérer le nid après quelques minutes afin de tuer ses individus.

Bilan

La destruction des nids de *Vespa velutina* est un élément incontournable dans la lutte contre cette espèce invasive. En France, on estime que 30 à 40 % des nids sont détectés puis détruits. Ce taux doit être augmenté à tout prix afin de maximiser l'impact sur les populations de *Vespa velutina*.

La destruction des nids doit se faire à la tombée de la nuit car *Vespa velutina* est une espèce diurne. Il est nécessaire d'obturer l'entrée du nid au moment de sa destruction afin d'empêcher les adultes d'en sortir.

Plusieurs types de méthodes existent. Parmi les moins respectueuses de l'environnement, l'utilisation des biocides est probablement la plus incertaine car elle consiste à déposer une goutte de perméthrine sur un individu capturé, en espérant qu'il retourne au nid et puisse contaminer le reste de la colonie. Cette technique est d'autant plus hasardeuse que le retour immédiat de cet individu dans son nid n'est pas assuré. Certaines personnes sachant manier les fusils ont suggéré de tirer sur le nid. Cette méthode n'assure pas forcément la mort de la reine et des autres individus, et propage indéniablement une quantité non négligeable de plomb dans la nature. Enfin, il est possible d'anesthésier les individus du nid en y introduisant un coton imbibé d'essence. Cette option nécessite de détruire le nid tant que les ouvrières sont encore peu ou pas réactives. Toutefois, il est déconseillé de donner ces adultes à manger à d'autres animaux.

D'autres méthodes plus respectueuses de l'environnement sont préférables, comme l'utilisation de vapeur. En effet, une bombe de vapeur à 92°C environ peut détruire la totalité du nid en quelques secondes. Cette méthode, inspirée du *heat-ball*, semble prometteuse. A l'inverse, la bombe de froid est utilisée sur le terrain pour anesthésier les frelons. De même que pour le coton imbibé d'essence, cette méthode implique la destruction du nid pendant que les adultes ne sont pas aptes à attaquer le professionnel de terrain. Enfin, l'ensachage est une méthode courante dans certains pays d'Asie. Elle consiste à obturer l'entrée du nid avec un coton épais puis envelopper le nid dans un sac en tissu avant de le décrocher de son support. Cette méthode est toutefois plus dangereuse et nécessite une combinaison de protection adaptée pour le manipulateur.

iv. Lutte biologique

Le contrôle biologique de la population de *Vespa velutina* doit être considéré sur le long terme (Turchi et Derijard, 2018) et nécessitera un investissement considérable, autant financier qu'humain.

L'utilisation d'agents pathogènes, incluant les virus, des parasites ou des champignons a été étudiée pour lutter contre *Vespa velutina*. Il peut s'agir d'agents pathogènes autochtones s'adaptant à cette nouvelle population exotique, mais l'hypothèse d'agents pathogènes exotiques importés d'Asie avec l'arrivée du premier frelon *Vespa velutina* en France ne peut être écartée, bien qu'elle semble très peu probable. En supposant que la population européenne de *Vespa velutina* ait été fondée à partir d'une seule reine (Arca *et al.*, 2015), la possibilité que de nouveaux agents pathogènes aient survécu plus de seize générations semble éloignée (Gabín-García *et al.*, 2021).

Cependant, il est nécessaire de garder à l'esprit que l'utilisation de tels agents biologiques peut mener à une sélection de ceux-ci. Il faut donc rester très prudent quant à ce type de méthodes car ces agents pathogènes sont généralement capables d'infecter ou d'infester les espèces locales. Pour l'instant, aucun ennemi connu de *Vespa velutina* n'est en mesure d'être utilisé comme agent de contrôle du frelon asiatique en Europe. La limite principale à cela est le manque de connaissance sur la biologie de *Vespa velutina*, que cela soit en Europe ou dans sa région d'origine (Laurino *et al.*, 2019).

Diploïdie des mâles

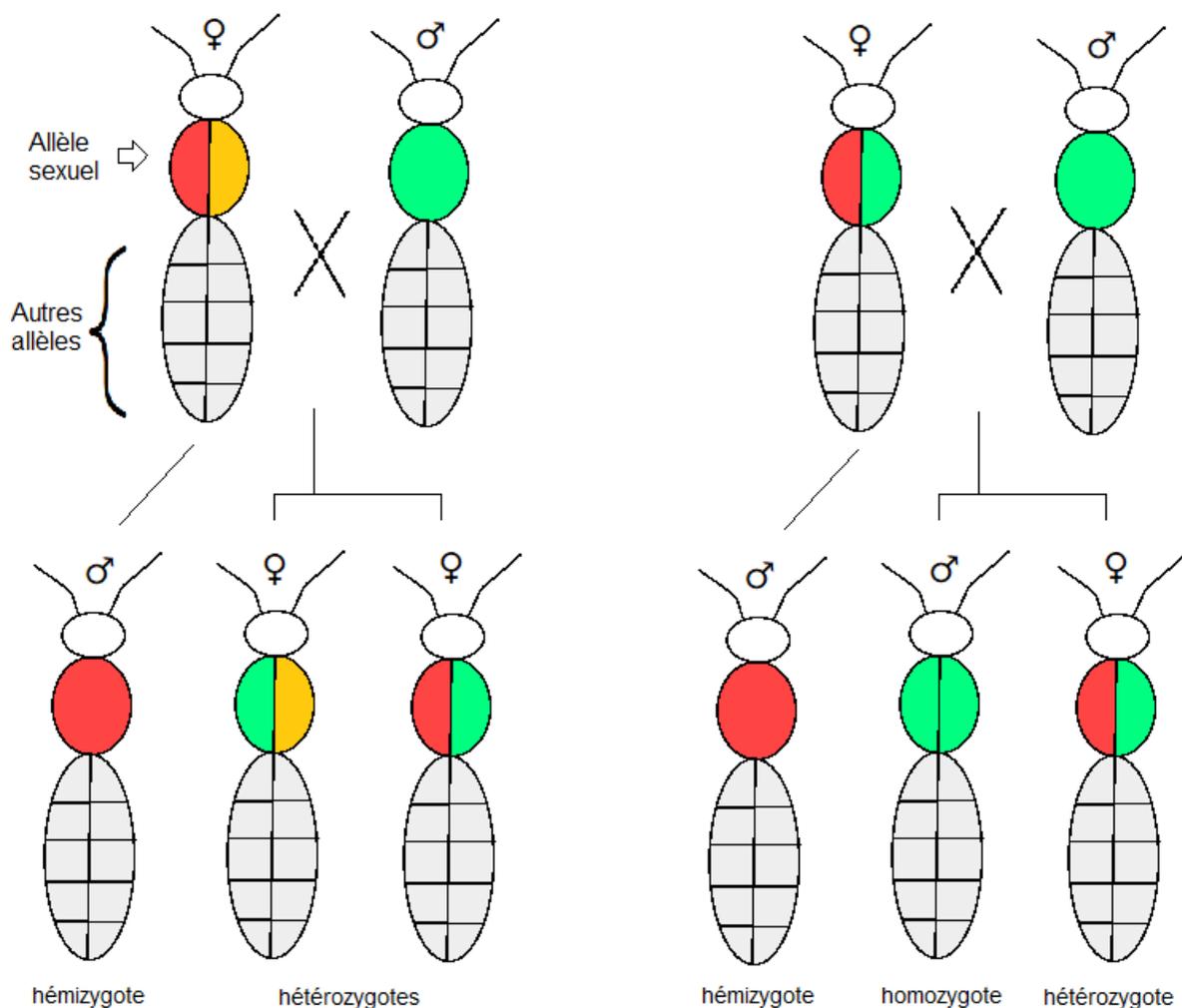
Rappelons que chez les hyménoptères haplodiploïdes, le sexe d'un individu est déterminé par un locus polyallélique, le locus CSD, qui possède plusieurs allèles. C'est l'hétérozygotie au locus CSD qui conditionne la naissance d'une femelle. Un individu fécondé est diploïde. En temps normal, grâce au brassage génétique, les individus diploïdes sont hétérozygotes au locus CSD et sont donc des femelles. Les individus non fécondés sont haploïdes. Par conséquent, ils sont hémizygotés car ils n'ont qu'une seule version allélique du locus CSD. En revanche, avec la perte de variabilité génétique, il est fréquent d'observer des individus diploïdes homozygotes au locus CSD, c'est-à-dire qu'ils présentent les mêmes allèles au locus CSD. Ces individus homozygotes sont alors des mâles (voir figure 36). Ce phénomène est observé dans les populations européennes de *Vespa velutina*.

Chez les hyménoptères, seules les femelles participent au bon fonctionnement de la colonie. Un mâle diploïde est non seulement stérile mais également dénué de tout intérêt pour la colonie, car il ne fait que profiter des apports alimentaires sans contribuer au développement de l'espèce. Ce phénomène est déjà responsable de baisse de production chez les colonies de bourdons européens (*Bombus terrestris*, dont l'installation en Tasmanie a été inaugurée par deux individus), ou d'augmentation de mortalité lors de la fondation du nid chez les fourmis (*Solenopsis invita*). D'après des études théoriques, il semblerait que cette particularité présente un risque pour la survie de l'espèce.

En raison du goulot d'étranglement génétique présent chez *Vespa velutina* en France, suite à l'introduction d'une seule reine fécondée par quatre à cinq mâles (Arca *et al.*, 2015), le risque d'obtenir des mâles diploïdes est considérablement accru. Sont en cause la consanguinité, la baisse de dérive génétique, la baisse de variabilité génétique donc pour finir, la réduction de la diversité allélique pour le locus du sexe. Ainsi en Europe, plus de la moitié des colonies produisent des mâles précocement, et ce dès le printemps (Darrouzet *et al.*, 2015a). Dans son habitat d'origine pourtant, les mâles sont produits uniquement pour la période de reproduction. En automne, les femelles sont fécondées par quatre à cinq mâles en moyenne, ce qui est plus élevé que chez d'autres espèces de *Vespa*. Cette différence pourrait contribuer à la pérennité de l'espèce, car la reine multiplie ses chances de s'accoupler avec un mâle haploïde. Cela expliquerait pourquoi la

présence parasite de mâles diploïdes dans une colonie ne semble pas freiner la propagation de *Vespa velutina*. Il serait nécessaire de déterminer si les mâles diploïdes cherchent à se reproduire avec des futures fondatrices malgré leur stérilité. Un tel comportement renforcerait le goulot d'étranglement génétique. Par exemple, une femelle fécondée par quatre mâles dont deux stériles produira indéniablement moins d'individus dans sa colonie future, diminuant davantage la variabilité génétique.

Figure 36 : Représentation de la reproduction chez le frelon asiatique dans deux cas différents. A gauche, les allèles sexuels (représentés par les couleurs) de la fondatrice diffèrent de celui du mâle. Les individus obtenus sont des mâles hémizygotes et des femelles hétérozygotes. A droite, l'allèle sexuel du mâle est identique à l'un des allèles sexuels de la fondatrice. Les individus obtenus sont des mâles hémizygotes, des mâles diploïdes homozygotes et des femelles hétérozygotes (Blanc©).



Pour lutter contre les populations de moustiques *Aedes aegypti* et *Aedes albopictus*, vecteurs de maladies humaines comme la dengue ou le virus Zika, des mâles stériles sont relâchés massivement dans la nature à la période de reproduction pour diminuer le taux d'œufs fécondés à la prochaine génération. Pour cela, ils sont exposés à des rayonnements ionisants allant de 15 à 70 Gy. Cette méthode de stérilisation par irradiation est actuellement la plus intéressante, à la fois d'un point de vue financier qu'efficacité (Bond *et al.*, 2019). Cette technique est d'autant plus intéressante chez le moustique que les femelles ne se reproduisent qu'avec un seul mâle, tandis que les mâles peuvent féconder plusieurs femelles. Chez le frelon asiatique en revanche, nous avons vu que chaque fondatrice se fait féconder par deux à quatre mâles en moyenne. Ainsi, l'utilisation

massive de mâles stériles dans l'environnement serait moins utile que chez le moustique. Cependant, cette méthode reste une possibilité à explorer dans de futures études afin d'en évaluer l'impact sur la génération suivante. Elle serait par ailleurs sans danger immédiat pour l'Homme en raison de l'absence de dard chez les mâles.

Lors de cette étude, certains mâles récoltés au printemps se trouvaient être haploïdes. Cette production est étonnante chez cette espèce, mais pourrait être bénéfique de deux façons différentes (Darrouzet *et al.*, 2015a) :

- La production précoce de mâles haploïdes pourrait être bénéfique aux futures fondatrices ayant survécu à l'hiver mais ne s'étant pas accouplées à l'automne précédent. Il serait intéressant de vérifier qu'au printemps, les fondatrices comme les mâles haploïdes sont encore aptes à se reproduire.
- Cette production précoce de mâles haploïdes pourrait être bénéfique pour les jeunes colonies orphelines. Les ouvrières peuvent développer des capacités de reines lorsque celle-ci est absente, et pourraient ainsi s'accoupler avec ces mâles pour fonder une nouvelle colonie. Cette théorie mériterait également d'être vérifiée scientifiquement.

Si ces deux hypothèses s'avèrent réelles, ces deux scénarios convergent vers une meilleure dissémination de l'espèce.

Chez beaucoup d'espèces, les mâles diploïdes sont stériles et présentent un taux de mortalité augmenté aux stades larvaire et imaginal. Toutefois, il peut leur arriver d'atteindre l'âge adulte et être fertiles, dans quel cas ils produisent un sperme diploïde, engendrant ainsi une descendance de femelles triploïdes, forcément stériles (Darrouzet *et al.*, 2015a). Il serait intéressant d'explorer le cas des femelles triploïdes, à savoir si elles atteignent l'âge adulte et participent aux copulations lors de la période de reproduction, créant ainsi un cul-de-sac épidémiologique.

Virus

L'utilisation d'agents viraux ayant déjà fait ses preuves pour lutter contre certaines espèces invasives (Pedler *et al.*, 2016), cette possibilité chez *Vespa velutina* a été explorée en Europe. Bien entendu, l'intérêt premier de cette étude est de viser spécifiquement le frelon asiatique, sans mettre en danger d'autres espèces proches (guêpes et abeilles).

Certains agents viraux ont été retrouvés chez des frelons asiatiques de différentes colonies françaises. Après analyses, plusieurs virus infectant habituellement les abeilles ont été détectés. Il semblerait que la seule voie d'inoculation en jeu soit la voie orale, avec une contamination se faisant de la proie au prédateur. Bien que la présence de certains virus soit avérée chez le frelon asiatique, rien n'indique qu'ils peuvent être vecteurs en plus d'être porteurs. Cependant, vu que l'hypothèse première est la contamination interspécifique des abeilles aux frelons, il est réaliste d'envisager que l'inverse peut également se reproduire.

Certains virus ont été retrouvés dans les cerveaux et muscles des frelons asiatiques, signifiant que le virus a pu se répliquer. Il s'agit par exemple du virus des ailes déformées (DWV *Deformed Wing virus*), du virus israélien de la paralysie aiguë (IAPV *Israeli Acute Paralysis virus*) ou du virus des cellules noires de reines (BQCV *Black Queen cell virus*). Une des souches du DWV particulièrement prédominante peut être à l'origine de symptômes (déformation des ailes). Quant aux IAPV et BQCV, leurs infimes quantités retrouvées chez *Vespa velutina* ne témoignent pas d'un réel pouvoir contaminant.

D'autres virus, comme le virus Moku, le BeeMLV (*Bee macula-like virus*) ou l'ALPV (*Aphid lethal paralysis virus*) ont été retrouvés uniquement dans les intestins du frelon. Leur pouvoir contaminant

est douteux car leur présence pourrait provenir d'une contamination alimentaire (proies infectées ou pollen contaminé).

L'étude virale paraissait intéressante au premier abord, notamment suite à la régulation de certaines espèces invasives réussie, mais s'est finalement avérée dangereuse pour la faune locale. Les abeilles domestiques risqueraient d'en être les premières victimes, ainsi que d'autres espèces voisines (guêpes et bourdons). Une infection virale massive des frelons propagerait les virus en question. Or, certains virus présentent un fort pouvoir contaminant chez les abeilles, comme c'est le cas pour les virus IAPV et BQCV, avec 90 % des colonies d'abeilles touchées. Les bourdons sont plus occasionnellement touchés par ces virus. Ainsi, les répercussions de tels agents de lutte biologiques pourraient être dramatiques pour les ruchers et l'entomofaune locale (Dalmon *et al.*, 2019).

Parasitisme

Lors de l'introduction d'une espèce devenant invasive, rares sont celles qui arrivent avec leurs propres parasites. Par conséquent, la plupart des espèces invasives n'ont pas à affronter de quelconques parasites dans leur nouvel habitat, car les parasites indigènes ne leur sont pas adaptés (Torchin *et al.*, 2003). Jusqu'à présent, les tentatives de lutte biologique à l'aide de parasitoïdes contre des insectes eusociaux ont échoué (Beggs *et al.*, 2011).

Deux types de parasites majeurs ont été mis en évidence chez *Vespa velutina*, en Europe. Il s'agit de parasites autochtones qui ont pu partiellement s'adapter au frelon asiatique. Ils sont également parasites d'autres hyménoptères de l'entomofaune locale. L'objectif est donc de déterminer si ces cas de parasitisme sont suffisamment efficaces chez le frelon asiatique pour retenir notre attention, sans pour autant devenir nocifs pour les espèces locales.

Conops vesicularis

Conops vesicularis est un diptère de la famille des Conopidae, dont les larves se développent en parasitoïdes internes (endoparasitoïdes) chez les guêpes et bourdons adultes (Darrouzet *et al.*, 2015b). Ce parasite a été isolé chez le frelon asiatique.

Les adultes de *Conops vesicularis* attaquent les frelons devant l'entrée de leur nid afin de pouvoir déposer leurs œufs sur eux (Spradbery, 1973). Ainsi, les adultes *Vespa velutina* peuvent être parasités dans l'environnement peu importe les circonstances : activité de chasse, recherche de matière première pour la fabrication du nid ou encore lors de la construction de ce dernier. L'œuf doit ensuite être consommé par l'hôte puis éclot dans son tube digestif pour donner lieu à une larve hémolymphe. Cette larve se nourrit donc du sang et de la lymphe de son hôte, ainsi que ses organes internes. Sa transformation passe par trois stades larvaires pour donner lieu à une nymphe. C'est au dernier stade larvaire qu'elle occupe toute la cavité abdominale menant ainsi à la mort de son hôte. Le conopidé reste sous sa forme de nymphe jusqu'au printemps suivant, puis achève son développement pour donner un adulte capable de se reproduire et poursuivre le cycle de vie.

Les Conopidae sont surtout actifs en été, de juin à septembre (Schmid-Hempel *et al.*, 1990) et s'attaquent donc plutôt à des ouvrières. Cependant, ils sont capables d'infester les jeunes reines au printemps, occasionnant ainsi la mort de certaines d'entre elles. Ce phénomène n'a, au final, pas de réel impact sur la population de *Vespa velutina* car elle ne fait que baisser la compétition intraspécifique qui existe naturellement entre les futures fondatrices, habituellement responsable de nombreuses morts chez les jeunes fondatrices. En France, des formes larvaires de *Conops vesicularis* ont été trouvées dans l'abdomen de certains frelons asiatiques adultes, résultant en la mort de ces derniers (Darrouzet *et al.*, 2015b ; Requier *et al.*, 2019). *C. vesicularis* a été observé chez trop peu d'individus pour pouvoir être considéré comme un moyen de contrôle auxiliaire des

populations de frelons asiatiques (Villemant *et al.*, 2015 ; Laurino *et al.*, 2019). De plus, un tel type de contrôle biologique pourrait fortement impacter d'autres populations d'hyménoptères.

Pheromermis vesparum

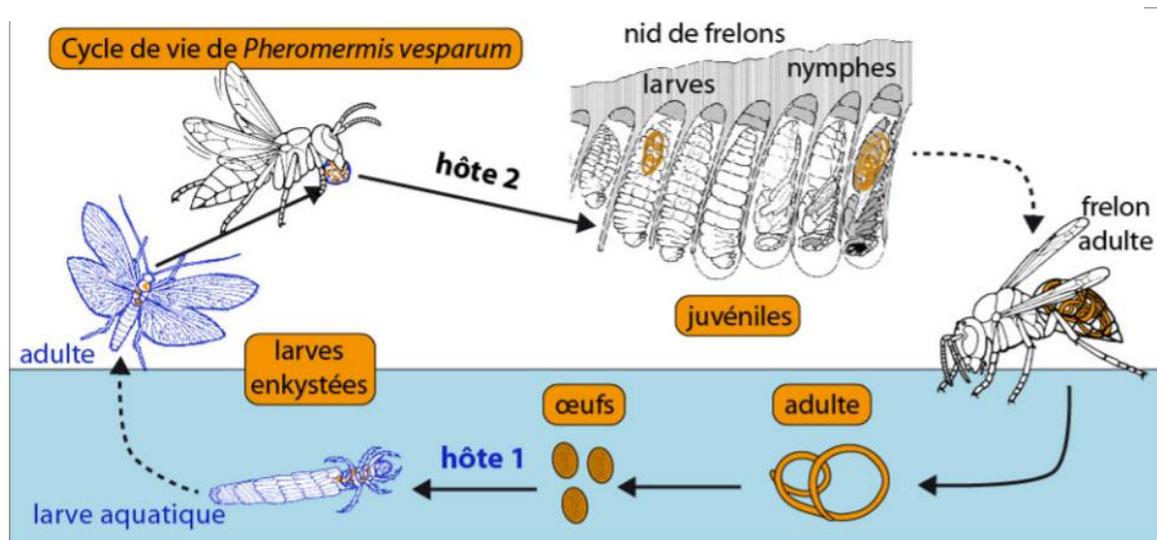
Le nématode du genre *Pheromermis*, appartenant à la famille des Mermithidae, a été découvert en 2012 chez quelques frelons asiatiques dans l'Allier et en Dordogne. Ce sont des parasites connus des guêpes sociales en Europe, dont *Vespula vulgaris* et *Vespula germanica*, deux espèces de guêpes, ainsi que *Vespa crabro*, le frelon européen (Kaiser, 1987 ; Molloy *et al.*, 1999). Il s'agit donc d'un parasite autochtone ayant parvenu à s'adapter à *Vespa velutina* (voir figure 37).

Figure 37 : Infestation d'un frelon asiatique par *Pheromermis vesparum*. A gauche, individu de *Vespa velutina*. A droite, nématode *Pheromermis*. (Rome, 2021)



Le cycle de vie de *Pheromermis* est très complexe. L'œuf est ingéré par un premier hôte, la phrygane, une larve d'insecte aquatique, puis éclot dans son tube digestif. La larve obtenue migre dans l'épithélium digestif pour atteindre les tissus périphériques et entre en quiescence en attendant que son hôte subisse sa métamorphose imaginale afin de devenir adulte. Une fois métamorphosée, la phrygane adulte deviendra un insecte volant qui peut être capturé par une ouvrière de *Vespa velutina*. Les proies étant transformées en boulettes alimentaires aux larves de *Vespa velutina*, ce sont ces dernières qui seront infestées. Une fois ingérée, la larve de *Pheromermis* sort de quiescence et consomme les tissus non vitaux des larves, tout au long de leur croissance (Kaiser, 1987). Une fois métamorphosé en adulte, le frelon asiatique adulte renferme un nématode proche de la maturité dans son tube digestif, mesurant près de 8 cm de long et 1,2 mm de diamètre, ce qui rend l'hôte stérile (Kaiser, 1987). En automne, lorsque le frelon asiatique s'approche d'un cours d'eau, le parasite quitte son hôte, ce qui le tue, et s'échappe dans l'eau, afin de s'accoupler puis pondre pour perpétuer le cycle parasitaire (voir figure 38) (Villemant *et al.*, 2015).

Figure 38 : Cycle de vie du nématode *Pheromermis*. © MNHN – Rome, Villemant (2015). Hôte 1 : insecte aquatique (phrygane). Hôte 2 : frelon asiatique.



Il existe d'autres hôtes paraténiques des *Pheromermis*, notamment les larves de trichoptères (*Trichoptera*), de perles (*Plecoptera*), de tipules (*Diptera tipulidae*) et d'éphémères (*Ephemeroptera*), ainsi que de divers coléoptères (Poinar, 1981 ; Molloy *et al.*, 1999). Cependant, d'après le régime alimentaire du frelon asiatique, il semblerait qu'il ne capture que les trichoptères parmi ces espèces, et ce en très faible quantité (0,2 % de ses proies). Bien que les ouvrières nourrissent généralement plusieurs larves avec une boulette de proie, ce processus n'est pas suffisant pour permettre aux parasites d'infester fortement une colonie. Par ailleurs, une colonie peut survivre malgré l'élimination de 75 % de ses individus (Villemant *et al.*, 2015).

En définitive, les Mermithidés ne représentent pas non plus un moyen de lutte intéressant contre *Vespa velutina nigrithorax* car ce parasitisme reste exceptionnel. En dix ans, seuls trois individus infestés ont été découverts. De la même façon que pour *Conops vesicularis*, l'infestation et la mort de seulement quelques individus d'une colonie reste sans danger pour la survie de cette dernière. De plus, le cycle complexe de *P. vesparum* en fait un mauvais candidat dans le contrôle biologique de *V. velutina*. Enfin, un bourdon adulte *Bombus impatiens* découvert aux Etats-Unis a été découvert mort et contenant dans son abdomen un nématode juvénile apparenté à un *Pheromermis* (Rao *et al.*, 2017). Cette découverte bien que rare et surprenante, du fait du régime alimentaire non carnivore des bourdons, encourage à éviter l'utilisation de ce parasite contre *Vespa velutina*. Si le parasite a été capable, même accidentellement, d'infester un bourdon en Amérique, ce phénomène pourrait se reproduire en Europe où le bourdon est une espèce menacée.

Autres parasites et parasitoïdes

Les parasitoïdes diffèrent des parasites sur un point : la survie de leur hôte. Un parasitoïde se développe sur ou dans l'organisme de son hôte. Au cours de son développement, le parasitoïde va mener à la mort de son hôte. A l'inverse, le parasite ne tue pas son hôte lors de son développement (Darrouzet, 2019), bien que cela puisse arriver lorsque le parasite n'a plus besoin de son hôte pour poursuivre son cycle de vie.

Xenos moutoni et *X. vesparum* sont deux parasitoïdes d'hyménoptères (Beani *et al.*, 2017 ; Zhang *et al.*, 2021), pouvant être des candidats dans le contrôle biologique de *V. velutina* (Turchi et Derijard, 2018). Ils sont parasites des guêpes bien qu'ayant été trouvés lors de certaines études chez des individus de *Vespa velutina* (Zhang *et al.*, 2021). L'utilisation de ces agents biologiques

n'est pas concevable dans un plan de lutte contre *Vespa velutina* à cause du risque de dommages collatéraux sur les guêpes.

Spherularia vespae et *S. bombi* Dufour sont deux nématodes parasites respectivement de *Vespa simillima*, un frelon japonais, et *Bombus* spp., qui rassemble plusieurs espèces de bourdons. Ces deux nématodes sont des parasites des futures fondatrices durant l'hibernation de ces dernières, les rendant ainsi stériles (Sayama *et al.*, 2013). Le cycle de vie de *Vespa simillima* est comparable à celui des autres espèces de frelons des milieux tempérés (Matsuura *et al.*, 1990), laissant penser que *Vespa velutina* pourrait être une potentielle victime. Le bois pourri est un matériau de nidification primordial chez le frelon, les fondatrices hibernent de préférence dans des rondins de bois humides en décomposition (Matsuura *et al.*, 1990), ce qui est propice au renouvellement du cycle des parasites. Les fondatrices non parasitées de l'année suivante chercheront à hiberner dans des rondins de bois similaires, et peuvent ainsi perpétuer le cycle parasitaire de *S. vespae*. Toutefois, bien que le cycle parasitaire soit très similaire à celui de *S. bombi*, le comportement du bourdon est tel que ses fondatrices sont moins exposées au parasitisme. Le parasitisme des fondatrices modifie leur comportement, les conduisant souvent à creuser dans des sites exposés au vent, peu recherchés par les fondatrices non parasitées lorsqu'elles cherchent un lieu d'hibernation ou de nidification car une telle exposition au vent leur coûterait de l'énergie supplémentaire (Lundberg et Svensson, 1975). Par conséquent, le cycle parasitaire de *S. bombi* est moins efficace que celui de *S. vespae* (Sayama *et al.*, 2013). Ces deux nématodes ont des cycles de reproduction simples et sont présents en France (Turchi et Derijard, 2018), ce qui en fait de potentiels agents biologiques contre *Vespa velutina* en supposant que le parasitisme affectant *Vespa simillima* et *Bombus* spp. puisse être extrapolé à *Vespa velutina*. Malheureusement, le bourdon *Bombus terrestris* étant déjà en voie de disparition, cette solution n'est pas envisageable pour lutter contre *Vespa velutina* sans risquer d'affecter l'entomofaune locale.

D'après une étude (Gabín-García *et al.*, 2021) sur le parasitisme dans les populations de frelons (*Vespa velutina*, *Vespa crabro*), guêpes (*Polistes* spp, *Vespula* spp) et bourdons (*Bombus* spp.) en Galice (Espagne), le profil parasitaire de *Vespa velutina* se rapproche le plus de celui de *Vespa crabro*. Les deux espèces présentent des populations dominées par les Nosématidae et les Trypanosomatidae (voir tableau 2), tandis que les populations de Nosematidae chez *Vespula* spp. et *Polistes* spp. sont limitées. Cependant, globalement, les échantillons de frelons sont exempts de parasites contrairement aux guêpes et bourdons. Cette observation peut être liée à plusieurs facteurs. Gabín-García évoque la possibilité que les frelons n'ingèrent pas de parasites déposés sur le pollen par d'autres insectes pollinisateurs, puisqu'ils n'en consomment pas. De plus, quand bien même les frelons pourraient ingérer de tels parasites, il se peut que les préférences florales diffèrent d'une espèce à l'autre, notamment entre frelons et autres insectes. Enfin, les frelons ont pour habitude alimentaire de ne conserver que le thorax de leurs proies pour alimenter leurs larves (Villemant *et al.*, 2011b), limitant ainsi la transmission de vers intestinaux, tandis que *Vespula* introduit occasionnellement des abdomens de leurs proies dans l'alimentation des larves (Pusceddu *et al.*, 2018). En bilan, *Vespa velutina* abrite tous les parasites retrouvés dans la population de pollinisateurs européens. Sa présence peut donc influencer les populations de parasites en Europe, dans un sens ou dans l'autre (Gabín-García *et al.*, 2021). Elle peut soit diluer la pression parasitaire (Keesing *et al.*, 2010 ; Civitello *et al.*, 2015) en agissant comme cul-de-sac épidémiologique pour certains parasites, ou au contraire favoriser l'expansion d'une espèce parasitaire en permettant sa reproduction et donc son amplification (Luis *et al.*, 2018). De plus, les populations de *Vespa velutina* se répandant à grande vitesse à travers les pays européens, elles pourraient participer à la dissémination massive de parasites. Des études supplémentaires sont nécessaires afin de mieux déterminer l'impact de *Vespa velutina* dans les relations hôtes-pathogènes locaux.

Tableau 2 : Liste détaillée des Nosematidae et Trypanosomatidae susceptibles d'être présents dans l'appareil digestif de *Vespa velutina*. Les Nosematidae sont des champignons microscopiques (microsporidies), parasites intracellulaires obligatoires. Le champignon *N. cerenae* est par ailleurs parasite de l'abeille domestique et responsable de la nosérose (Simone-Finstrom *et al.*, 2017). Les Trypanosomatidae sont des parasites fréquents chez les insectes.

Nosematidae	<i>Nosema cerenae</i>
	<i>Nosema thomsoni</i>
	<i>Nosema</i> spp.
Trypanosomatidae	<i>Crithidia bombi</i>
	<i>Crithidia mellificae</i>
	<i>Crithidae acanthocephali</i>
	<i>Lotmaria passim</i>

Ascomycètes

Les ascomycètes font partie du règne des champignons. Leur utilisation dans le cadre de lutte est déjà connue chez des micro-hyménoptères (Bethyidae, Trichogrammatidae, Braconidae), chez les fourmis ou les abeilles (généralement pour traiter contre *Varroa destructor*). Ce moyen de lutte a également été étudié sur des Vespidae invasifs, *Vespa vulgaris*, en Nouvelle-Zélande.

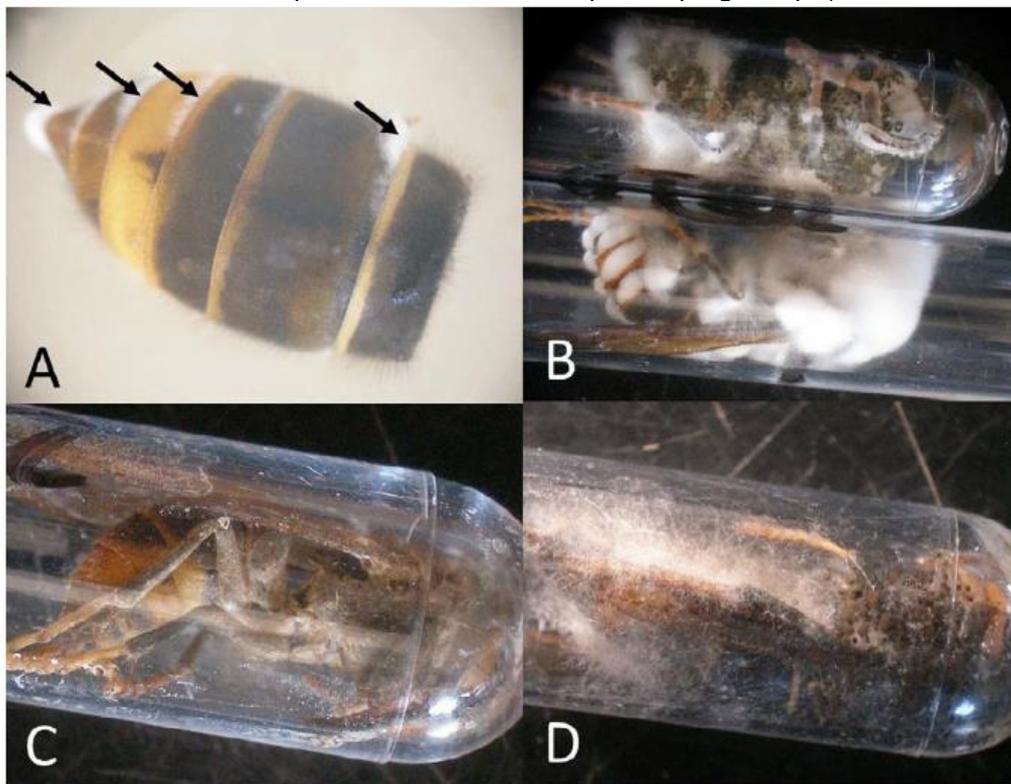
Les insectes eusociaux ont un excellent pouvoir invasif grâce à leur capacité d'adaptation. Leurs colonies fonctionnant comme des sociétés, plusieurs tâches sont effectuées : l'apport d'eau, de nourriture ou de matériel de construction. Cela implique d'importants mouvements au sein de la colonie, et donc un risque de transmission des pathogènes accru parmi les individus. Pour parer à ce phénomène, certains insectes ont su mettre en place une certaine prophylaxie. Les fourmis par exemple fonctionnent avec une hyperspécialisation des tâches et limitent ainsi les contacts entre la périphérie de la colonie et son cœur. La reine notamment est à l'abri des dangers. Les fourmis désinfectent le nid en utilisant de l'acide formique, alors que les abeilles sécrètent des molécules via les glandes mandibulaires. En revanche chez les Vespidae, le fonctionnement de la colonie est moins complexe, ce qui pourrait les exposer davantage aux infections.

Le risque de contamination par des agents infectieux chez les insectes eusociaux, dont les frelons, est élevé. Plusieurs modes d'inoculations existent :

- Par contact direct des spores (eau de pluie) ;
- En marchant sur des surfaces contaminées (arbres, proies, sol) ;
- Via la contamination alimentaire ou par trophallaxie ;
- Lors de toilettage avec un autre individu contaminé.

Chez *Vespa velutina*, c'est la contamination directe par des suspensions de spores dans et sur la colonie qui ont donné les meilleurs résultats. Cela a permis d'autres modes de contamination croisée, tels que le contact entre individus. La contamination alimentaire n'est pas concluante chez les adultes. Cependant, cela serait lié à l'absence de consommation de ces aliments par les adultes, car ils sont donnés aux larves. Il faudrait donc en étudier les conséquences chez les larves.

Figure 39 : Ouvrières *Vespa velutina* infestées par des pathogènes. (A) un champignon entomopathogène envahit l'abdomen du frelon en passant sous les tergites. (B) deux frelons contaminés par *Metarhizium robertsii* (mycélium blanc, spores verdâtres) en haut et par *Beauveria bassiana* sp. (mycélium blanc, spores crème) en bas. (C et D) Un frelon mort envahi par un champignon opportuniste grandissant sur sa surface : respectivement *Penicillium* sp. et *Aspergillus* sp. (Poidatz *et al.*, 2018)



L'utilisation de champignons entomopathogènes présente plusieurs caractéristiques intéressantes :

- Une forte spécificité entre le pathogène et son hôte ;
- Une quasi-absence de toxiques résiduels ;
- Une persistance dans le temps après inoculation ;
- Un faible coût par rapport à des produits synthétiques ;
- Un respect de l'environnement ;
- Une alternative intéressante pour les produits phytosanitaires.

Les deux champignons entomopathogènes les plus répandus sont *Metarhizium* spp. et *Beauveria* spp, tous deux des ascomycètes (voir figure 39). Leurs mécanismes d'action sont similaires. Ils commencent par la phase de reconnaissance puis de fixation de la spore sur son hôte, s'ensuit alors sa pénétration dans le tégument de l'insecte puis le contournement de son système immunitaire. Enfin, la spore prolifère, causant ainsi la mort de son hôte, puis réémerge et sporule. *Beauveria bassiana* a été décrit comme agent fongique pathogène pour *Vespula vulgaris* (Harris *et al.*, 2000). Il a donc été étudié dans le cadre d'agent biologique de contrôle possible pour *Vespa velutina*. La figure 39 met en évidence un frelon envahi par *Aspergillus* sp. Concernant ce champignon, il faut toutefois rester prudent car il s'agit un pathogène fongique connu chez l'abeille domestique *Apis mellifera* (Simone-Finstrom *et al.*, 2017).

Des isolats de *Metarhizium* sont déjà présents sur le marché dans le cadre de lutte biologique contre certains lépidoptères et diptères. *Beauveria bassiana* est commercialisé en France pour lutter contre le charançon rouge du palmier (Turchi et Derijard, 2018). Le principe est alors de contaminer une colonie via un cheval de Troie. Pour cela, deux méthodes sont envisageables. Soit il faut piéger des ouvrières de *Vespa velutina* massivement pour les contaminer puis les relâcher dans la nature, en espérant qu'elles aillent directement au nid pour contaminer le reste de la colonie. Soit en utilisant des aliments contaminés que les ouvrières rapporteraient aux larves. Cependant, et surtout pour la deuxième option, le piégeage doit être très sélectif afin de ne pas impacter d'autres espèces d'insectes.

Toutefois, lors de cette étude, l'adaptation des champignons à l'environnement n'a pas été étudiée, notamment en ce qui concerne le climat. Le plus judicieux serait probablement de rassembler plusieurs espèces de champignons entomopathogènes afin d'être le plus offensif possible, tout en étant adapté aux conditions environnementales en constante évolution. Néanmoins, dans une telle combinaison, deux risques sont à envisager : d'une part la possible compétition entre les champignons, réduisant ainsi leurs performances. D'autre part, l'utilisation de plusieurs champignons pourraient agrandir le panel d'hôtes possibles, donc perdre en spécificité (Poidatz *et al.*, 2018).

Le risque de cette méthode consiste avant tout à infecter d'autres espèces que *Vespa velutina*. Il faudrait également s'intéresser au comportement des frelons asiatiques infectés, déterminant pour toute possibilité de dissémination.

Utilisation de mammifères et oiseaux

Certains mammifères comme le blaireau (*Meles meles*) ou oiseaux peuvent capturer des frelons asiatiques afin de se nourrir. C'est le cas des poules (*Gallus gallus domesticus*), des pies (*Pica pica*), la sitelle torchepot (*Sitta europaea*), la mésange charbonnière (*Parus major*), le guêpier d'Europe (*Merops apiaster*), la bondrée apivore (*Pernis apivorus*) ou le geai des chênes (*Garrulus glandarius*). Cependant, leurs activités prédatrices sont surtout sporadiques et insuffisantes pour impacter les populations de frelons asiatiques. La bondrée apivore est le seul oiseau qui peut s'en prendre au nid directement (Macià *et al.*, 2019 ; Laurino *et al.*, 2019).

Les poules ont rapidement été très prisées par des apiculteurs pour lutter contre le frelon asiatique. Elles les capturent facilement grâce à leur vol stationnaire, ce qui peut être intéressant au printemps lorsque les fondatrices construisent leur nid. Néanmoins sur le terrain, cette méthode ne semble pas aussi efficace qu'attendue et il semblerait que la qualité du miel puisse être altérée par la présence des poules à proximité des ruches, notamment pour des conditions d'hygiène.

Utilisation de phéromones

L'utilisation des phéromones sexuelles est connue dans le contrôle de certaines populations d'insectes invasifs. C'est par exemple le cas de *Lobesia botrana*, un insecte qui ravage les vignes. Grâce à cette utilisation, leur reproduction en est perturbée (Ioriatti *et al.*, 2011). L'intérêt a donc été d'explorer cette possibilité chez *Vespa velutina*.

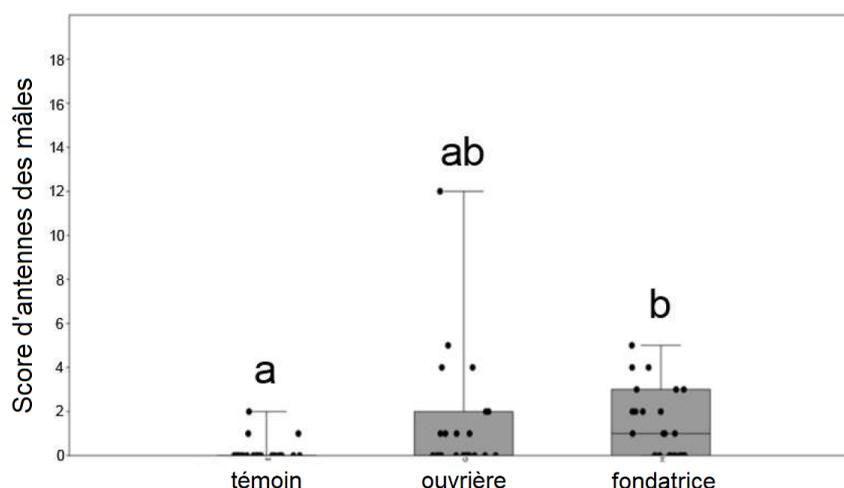
Plusieurs types de phéromones existent chez le frelon asiatique. D'une part, comme nous l'avons vu précédemment, il existe très probablement une phéromone de recrutement qui permet à *Vespa velutina* de chasser en groupe (Couto *et al.*, 2014). Ceci est corroboré par la constatation que le nombre de frelons asiatiques collectés dans un piège augmente considérablement à partir du moment où les premiers individus ont été capturés (Couto, 2017). D'autre part, comme chez de nombreux hyménoptères et, plus précisément, de Vespidae, les femelles émettent des phéromones sexuelles auxquelles les mâles sont réceptifs. Ces phéromones sont attractives sur de courtes ou de longues distances. Les phéromones d'attraction sur de courtes distances déclencheraient alors les tentatives d'accouplement du mâle (Couto *et al.*, 2016).

Il existe deux classes de phéromones lors d'interactions entre différentes espèces. Lorsqu'une phéromone émise par un individu A est captée par un individu B, A et B provenant de deux espèces distinctes, ce phénomène peut être favorable à l'individu A (émetteur) ou B (récepteur). On parle, respectivement, d'allomone ou de kairomone. Nous avons vu, par exemple, que le géraniole est une phéromone d'agrégation de l'abeille, mais qui permet à *Vespa velutina* se repérer une ruche. Cette phéromone étant favorable à l'individu récepteur, *Vespa velutina*, le géraniole est une kairomone dans ce contexte. Cela prouve qu'il existe des interactions interspécifiques au niveau des phéromones, en l'occurrence entre *Apis mellifera* et *Vespa velutina*. De la même façon que pour le géraniole, il pourrait y avoir une phéromone d'agrégation chez le frelon asiatique, expliquant que les futures fondatrices se réunissent souvent dans des abris communs durant l'hiver (Spradbery, 1973 ; Couto, 2017).

Plusieurs équipes de recherche travaillent sur l'isolement d'une phéromone capable d'attirer les frelons asiatiques (Couto *et al.*, 2014 ; Wen *et al.*, 2017 ; Gévar *et al.*, 2017). Le piégeage intensif des frelons reproducteurs, mâles et fondatrices, grâce aux phéromones pourrait aider à combattre la propagation de l'espèce. La reproduction ainsi entravée, avec pas ou peu de mâles reproducteurs disponibles pour les futures fondatrices, diminuerait la probabilité de trouver un partenaire et limitant ainsi les populations de nids à venir (Cappa *et al.*, 2019a). De plus, si la quantité de mâles dans l'environnement diminue, il est envisageable que leur qualité soit moins bonne et donc la colonie à venir moins viable. Les attractifs sexuels sont de bons candidats pour lutter contre une espèce invasive, notamment car ils sont en général très spécifiques d'espèce et ne peut pas nuire à d'autres espèces (Monceau et Thiéry, 2017b).

Les mâles sont attirés par les femelles, quelle que soit la caste des femelles. Cependant, ils le sont davantage par des fondatrices que des ouvrières. Cela suggère l'entrée en jeu de phéromones sexuelles (Cappa *et al.*, 2019a). Chez les frelons, des phéromones sont émises par les glandes sternales et les glandes à venin. Les phéromones contenues dans le venin ne sont pas attrayantes pour le mâle. Leur composition ne diffère d'ailleurs pas entre une ouvrière et une fondatrice. En revanche, les sécrétions des glandes sternales diffèrent selon la caste féminine, avec certains cétoacides présents uniquement chez les fondatrices, ce qui n'empêche tout de même pas le mâle d'être attiré à la fois par les ouvrières et les fondatrices, bien que cet effet soit moindre pour les ouvrières (voir figure 40) (Cappa *et al.*, 2019a). Dans cette étude, l'attractivité des mâles pour les femelles a été évaluée avec le score d'antennes, soit le degré de réponse antennale. Ce principe est décrit ci-après.

Figure 40 : Résultats comportementaux des mâles évalués par leurs réponses antennales (score d'antennes). Les mâles sont présentés à différents composés volatils : (a) volatiles de venin et (b) sécrétions de glandes sternales, toutes extraites de femelles (ouvrières ou fondatrices). (Source : Cappa *et al.*, 2019a)



Chez *Vespa velutina auraria*, une autre sous-espèce très proche de *Vespa velutina nigrithorax* (Perrard *et al.*, 2014), les phéromones sexuelles des fondatrices sont émises par la glande sternale à la sixième jonction intersegmentaire en position ventrale de leur abdomen. Les composés principaux sont l'acide 4-oxo-octanoïque (4-OOA) et l'acide 4-oxo-décanoïque (4-ODA), le 4-OOA étant majoritaire à 78 %. Les mâles sont attirés par ces molécules, d'autant plus si elles respectent le rapport 4-OOA/4-ODA naturel de 78 % (Wen *et al.*, 2017). Pour mieux libérer ses phéromones, la femelle se frotte l'abdomen et le sternum avec les pattes métathoraciques. L'attractivité est maximale entre septembre et décembre en milieu de journée, de 10 h à 15 h, avec une température ambiante variant de 15°C à 22°C idéalement. L'attractivité est unidirectionnelle : seuls les mâles sont attirés par les femelles (Wen *et al.*, 2017). L'attractivité des mâles est évaluée avec leur comportement, grâce à un mouvement d'antennes qui permet de mieux capter les phéromones, appelé réponse antennale (Cappa *et al.*, 2019a). Des structures spécialisées sont situées sur les antennes, les sensilles, et captent les phéromones sexuelles dispersées dans l'air puis transforment ce message chimique en message électrique. La neuroanatomie du lobe antennaire des mâles révèle des macrostructures dont le rôle est probablement lié à la captation des phéromones sexuelles (Couto *et al.*, 2016). Ces macroglomérules, qui correspondent à des glomérules hypertrophiés, jouent un rôle dans le traitement des substances des phéromones sexuelles chez de nombreux insectes. A l'inverse, la neuroanatomie du lobe antennaire est identique qu'il s'agisse d'une fondatrice ou d'une ouvrière (Couto *et al.*, 2016). Ce score d'antenne est le seul comportement sexuel observé chez les mâles, en-dehors de l'accouplement. Il est utilisable en conditions de laboratoire où seules des odeurs sont proposées. Chez *Vespa velutina nigrithorax*, des essais ont été effectués afin d'estimer l'attractivité d'un mélange synthétique contenant du 4-OOA et 4-ODA tout en respectant le pourcentage idéal de 78 % trouvé dans le cas de *Vespa velutina auraria*. Toutefois, les résultats obtenus avec les mâles de *Vespa velutina nigrithorax* n'ont pas été concluant (Cappa *et al.*, 2019a). Pourtant, ces deux composés sont retrouvés dans les sécrétions des glandes sternales des fondatrices et non des ouvrières, chez *Vespa velutina nigrithorax* (Cappa *et al.*, 2019a), or les mâles sont effectivement attirés par les sécrétions issues des glandes sternales des fondatrices. Ceci confirme donc la présence de substances attractives pour les mâles contenues dans ces sécrétions. Il serait intéressant de déterminer quelles sont ces molécules et de vérifier qu'il ne s'agit pas de 4-OOA ni 4-ODA à l'aide d'une autre méthode d'application que celle effectuée par l'équipe de recherche de F. Cappa en 2019. Par exemple, d'autres substances ont été décelées dans les échantillons des sécrétions des glandes sternales, dont majoritairement des acétates aliphatiques. Parmi eux, l'acétate de citronellyle a été isolé, alors qu'il est déjà connu pour être sécrété et capté par *Vespa crabro* (Wheeler *et al.*, 1983). Cet élément est à souligner car l'utilisation de cette molécule pourrait interférer avec cette autre espèce de frelons, ce qui serait à écarter grâce à des expérimentations scientifiques.

Nous avons vu que les mâles sont sexuellement réactifs aux sécrétions des glandes sternales des ouvrières, bien que d'intensité moindre par rapport aux fondatrices. Cette attractivité pourrait être expliquée par la présence d'autres composés, notamment des acides gras et hydrocarbures cuticulaires (CHC), dont les effets agirait sur une distance relativement courte (Gévar *et al.*, 2017). Cette hypothèse est réaliste au vu des conditions expérimentales de laboratoire (Cappa *et al.*, 2019a). Chez *Vespa velutina auraria*, la reproduction des mâles et fondatrices a lieu à l'extérieur du nid (Wen *et al.*, 2017). C'est pourquoi il est nécessaire que les fondatrices excrètent des phéromones agissant à grande distance, comme les 4-ODA et 4-OOA. Chez *Vespa velutina nigrithorax* en revanche, la reproduction des mâles et des fondatrices n'a pour l'heure jamais été observée à l'extérieure du nid, soit par manque d'observation de ces individus, soit car elle a lieu à l'intérieur du nid. Chez la plupart des frelons, l'accouplement n'a pas lieu au cours du vol mais lorsque les individus sont posés sur un substrat solide comme un nid (Matsuura *et al.*, 1990 ; Monceau *et al.*, 2014). Les parades nuptiales présentes chez les populations indigènes de Vespinae

(Matsuura *et al.*, 1990) n'ont jamais été décrites chez le frelon asiatique en Europe (Monceau *et al.*, 2014 ; Darrouzet *et al.*, 2015a). Cette hypothèse a été émise au vu de la consanguinité qui existe dans les populations de *Vespa velutina nigrithorax* en Europe, suggérant qu'elle soit due non seulement à un goulot d'étranglement génétique (Monceau *et al.*, 2014 ; Darrouzet *et al.*, 2015a) mais également à des comportements de l'espèce elle-même qui promeuvent la consanguinité. Ce comportement n'étant pas retrouvé chez les populations natives de *Vespa velutina nigrithorax*, cela signifierait qu'il s'agit d'un comportement modifié propre à la population européenne du frelon asiatique (Cappa *et al.*, 2019a). Chez la fourmi argentine par exemple, *Linepithema humile*, son introduction dans de nouveaux environnements a souvent été accompagnée de modifications comportementales et structurelles de la colonie, ce qui a contribué au succès de propagation de ces populations (Tsutsui *et al.*, 2000). Dans une telle configuration où la reproduction aurait lieu à l'intérieur même du nid, les mâles n'auraient pas besoin de différencier les fondatrices des ouvrières à partir des phéromones agissant sur de grandes distances, comme c'est le cas pour 4-OOA et 4-ODA chez *Vespa velutina auraria*, mais cette différence se ferait grâce à d'autres substances, comme les CHC qui agissent sur de courtes distances (Gévar *et al.*, 2017 ; Cappa *et al.*, 2019a). De plus, l'attractivité des mâles pour les fondatrices pourrait aussi se baser sur des critères physiques des femelles. Les réserves adipeuses des fondatrices sont plus abondantes que celles des ouvrières, ce qui garantit davantage la survie de la future fondatrice durant l'hiver et donc la fondation d'une colonie bien portante au printemps. Or, les mâles sont préférentiellement attirés par les femelles les plus corpulentes, ce qui correspond en général aux fondatrices (Cappa *et al.*, 2019b). L'hypothèse d'une reproduction avant de quitter le nid semble d'autant plus plausible qu'en conditions de laboratoire, les mâles étaient indifféremment attirés par les fondatrices issues ou non de leur propre colonie (Cappa *et al.*, 2019b). Toutefois, il est nécessaire de conserver à l'esprit que le laboratoire n'étant pas le milieu naturel du frelon asiatique, les comportements des mâles peuvent être altérés. De plus, à l'extérieur du nid en conditions réelles, il se peut que d'autres comportements limitent la consanguinité. Par exemple, les futures fondatrices pourraient rejeter les mâles provenant de leur même colonie (Cappa *et al.*, 2019b).

Il serait intéressant d'envisager l'utilisation de phéromones attractives chez le frelon asiatique pour augmenter la spécificité des pièges. Le type de phéromones varie selon les périodes de l'année, en fonction de l'évolution de la colonie. Ainsi, les fondatrices doivent être ciblées au printemps, les ouvrières en été et les reproducteurs (fondatrices et mâles) en automne (Couto *et al.*, 2016). Malheureusement, l'absence de macroglomérule dans le lobe antennaire des femelles (fondatrices et ouvrières) empêche de trouver une phéromone attractive pour ces deux castes, séparément ou ensemble, tout en étant spécifique d'espèce. A l'inverse, le mâle présente sept macroglomérules distribués dans deux régions du lobe antennaire. Ceci laisse penser que les mâles sont réceptifs à certaines phéromones. Cependant, de même que le piégeage de fondatrices au printemps est controversé du fait de la diminution de compétition intraspécifique, l'élimination d'une partie des mâles à l'automne ne garantit pas une baisse de fécondation ni de succès d'installation d'une colonie au printemps suivant. Au mieux, cela pourrait favoriser la consanguinité et donc l'apparition de mâles diploïdes voire d'individus triploïdes. Toutefois, ce phénomène ne semble pas, pour l'heure, perturber la propagation de *Vespa velutina* à travers l'Europe. Enfin, le risque majeur dans l'utilisation de phéromones sexuelles chez *Vespa velutina* serait de nuire à d'autres espèces, notamment s'il existe des interférences avec *Vespa crabro* (Couto, 2017). Afin d'exploiter les connaissances sur la neuroanatomie de *Vespa velutina*, il faudrait pouvoir identifier tous les composés impliqués dans sa communication intraspécifique. L'utilisation de leurres olfactifs a été suggérée pour détourner l'attention des ouvrières en période de chasse (Couto, 2017), cependant comme ces dernières sont particulièrement attirées par les produits de la ruche, un tel leurre risquerait de confondre également les abeilles. Cette possibilité est donc à étudier avec précautions sur le terrain afin de la confirmer ou non.

Si des résultats futurs sur l'utilisation des phéromones pour piéger des mâles sont prometteurs, ceci pourrait permettre de diminuer le taux de fécondité des femelles et donc l'entrée en jeu de fondatrices peu ou pas fécondées lors des compétitions intra- et interspécifiques au printemps. De plus, ceci pourrait accentuer la consanguinité et donc augmenter la production de mâles diploïdes dès le printemps, nuisant ainsi à l'efficacité de la colonie. Toutefois, de telles répercussions restent à prouver à l'avenir.

Utilisation future de gènes

Le contrôle de populations d'insectes grâce à la technologie de l'ADN a beaucoup évolué ces dernières années, notamment en ce qui concerne les moustiques Anopheles (Gantz *et al.*, 2015).

Un gène d'intérêt chez *V. velutina* amplifié par PCR sur lequel un ARN interférant agit afin de tuer l'individu, probablement plus une larve car l'administration serait plus aisée, étant donné que les larves sont majoritairement carnivores. L'avantage d'une telle méthode est la spécificité d'espèces, évitant ainsi toute répercussion sur l'environnement (Turchi et Derijard, 2018). Une autre option serait de choisir un gène menant à la stérilité de l'espèce après interférence avec l'ARN. Néanmoins, cette méthode impliquant des ARNi nécessite un contrôle absolu car son plus grand risque est une introduction accidentelle de ces ARNi dans l'habitat d'origine du frelon asiatique, causant alors de grands dégâts.

Des gènes cibles ont été repérés chez le frelon asiatique, impliquant des gènes de diverses fonctions : le développement, la reproduction, le système sensoriel notamment l'odorat ainsi que les systèmes nerveux, digestif et immunitaire (Wang *et al.*, 2020). Ces données restent toutefois à exploiter afin de mettre au point des pièges chimiques spécifiques.

Bilan

Le contrôle biologique est à considérer sur le long terme. Cependant, il faut garder à l'esprit que l'utilisation d'agents biologiques tels que des virus ou des parasites peut mener à une sélection de ceux-ci, avec des dégâts collatéraux incontrôlables.

Le système de reproduction des frelons engendre des femelles diploïdes et des mâles haploïdes. Néanmoins, en raison du goulot d'étranglement génétique, de nombreux mâles diploïdes apparaissent dans les populations de *Vespa velutina* en Europe. Ces mâles apparaissent dès le printemps, représentant alors un frein pour le développement de la colonie étant donné qu'ils ne participent pas à son fonctionnement mais en consomment les réserves. Grâce à la faible variabilité génétique présente dans la population européenne, la proportion de mâles diploïdes pourrait augmenter à l'avenir. Cette augmentation pourrait être renforcée grâce à un lâcher de mâles diploïdes dans la nature, par ailleurs inoffensifs pour l'Homme car ils ne piquent pas. Ceci pourrait contribuer à réduire la variabilité génétique et possiblement produire des femelles triploïdes, stériles. Cette option suppose que les mâles diploïdes et stériles cherchent tout de même à féconder les futures fondatrices à l'automne, ce qui serait à vérifier au préalable.

Certaines populations européennes de *Vespa velutina* sont porteuses de virus. Néanmoins, ceux-ci étant également présents chez d'autres hyménoptères dont *Apis mellifera* et *Bombus* spp., une utilisation biologique de ces virus pour contrôler les populations de *Vespa velutina* s'avère risquée pour ces espèces. De même, de nombreux parasites et parasitoïdes peuvent occasionnellement infester les larves de *Vespa velutina*. Certains nématodes comme *Pheromermis vesparum* ou *Spherularia vespae* ont été identifiés chez le frelon mais manquent de spécificité. D'autres sont des parasitoïdes, comme *Conops vesicularis* ou *Xenos moutoni*, également présents chez les guêpes ou les bourdons. De plus, certains ascomycètes peuvent contaminer les frelons ainsi que d'autres hyménoptères. Les dommages collatéraux liés à l'utilisation

de ces virus, parasites ou champignons seraient donc trop importants pour l'entomofaune locale pour espérer y voir un agent de lutte biologique contre *Vespa velutina*.

En France, les prédateurs du frelon asiatique se font rares. Parmi les oiseaux, la bondrée apivore est probablement l'espèce la plus sélective mais sa rareté en fait un outil de lutte biologique peu prometteur. De même, les poules sont relativement prisées sur le terrain car elles sont capables de capturer les frelons asiatiques grâce à leur vol stationnaire. Cependant, les poules retournent souvent beaucoup de poussières, risquant de dégrader la qualité du miel. Toutefois, la consommation de frelons asiatiques par les oiseaux ou mammifères pourrait être encouragée en leur en mettant des individus morts à disposition, ce qui implique une méthode de destruction du nid respectueuse de l'environnement. A terme, ces animaux pourraient s'habituer à définir le frelon asiatique comme une proie.

L'utilisation de phéromones sexuelles ayant fait ses preuves chez d'autres insectes invasifs, cette possibilité a été étudiée chez le frelon asiatique en Europe. Les composés chimiques 4-OOA et 4-ODA sont responsables de l'attractivité des mâles. L'exploitation de ces composés a été concluante chez une espèce proche du frelon asiatique, *Vespa velutina auraria*, mais leur attractivité fut décevante pour *Vespa velutina nigrithorax*. D'autres molécules doivent donc probablement être découvertes afin de mieux comprendre l'attractivité des mâles pour les femelles. Si cette méthode permet à l'avenir de piéger des mâles, cela pourrait réduire le taux de fécondité des femelles et donc l'entrée en jeu de fondatrices peu ou pas fécondées lors des compétitions intra- et interspécifiques au printemps. De plus, cela participerait à augmenter la consanguinité chez ces populations. Néanmoins, il faudra veiller à ce que ce procédé n'entrave pas avec la reproduction de *Vespa crabro*.

Enfin, l'interférence génétique peut perturber le développement larvaire et atteindre, entre autres, le système reproducteur des adultes. Cette méthode n'est pas exploitable sur le terrain à ce jour. Son risque majeur est de disséminer des ARNi dans l'environnement, pouvant interférer soit avec le génome d'insectes proches comme *Vespa crabro*, soit avec les populations natives de *Vespa velutina* dans le cas d'une introduction accidentelle en Asie.

II. Protection des abeilles domestiques

Nous avons vu que certains critères permettent de suspecter la prédation par *Vespa velutina*, tels que la variabilité des réserves de miel ou du nombre d'individus présents dans la colonie d'abeilles (voir tableau 1). Ainsi, lors d'une baisse de population concomitante à une augmentation des réserves de miel, la prédation est faible mais la population doit être agrandie par l'apiculteur afin de minimiser les risques de mortalité de la colonie durant l'hiver. En revanche, une forte prédation du frelon asiatique tendra à faire augmenter la population d'abeilles car elles ne sortent plus de la ruche, et diminuer les réserves de pollen et miel car les ouvrières interrompent leur activité. En plus de la lutte contre le prédateur, il est primordial de soutenir la colonie d'abeilles grâce avec des compléments alimentaires (Requier *et al.*, 2019).

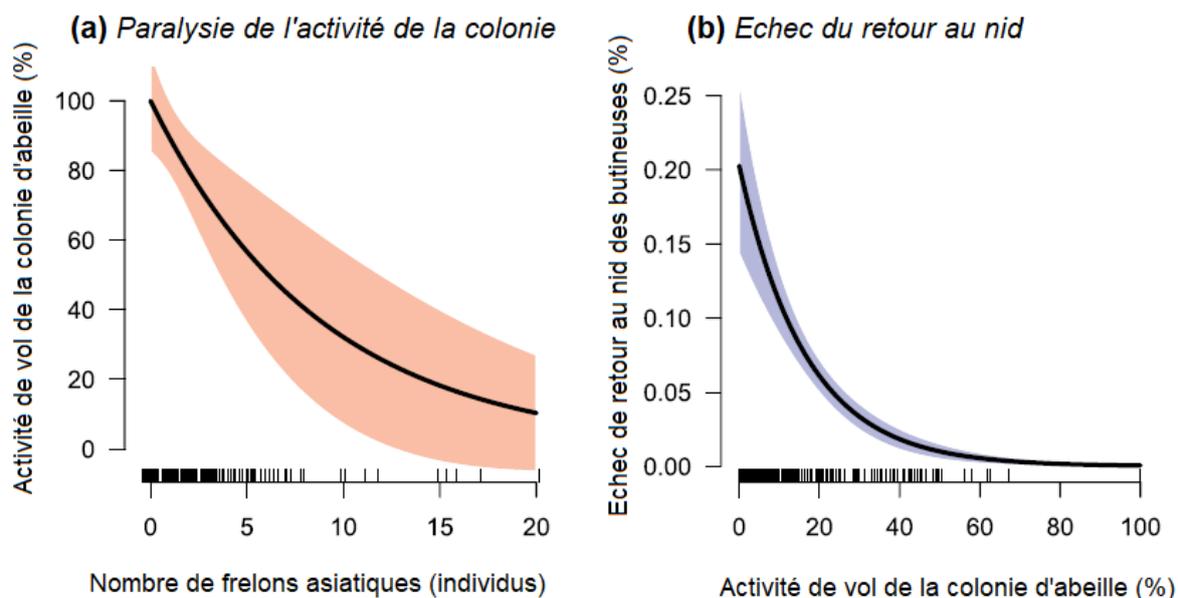
Les études convergent à dire que *Vespa velutina* représente une cause supplémentaire du déclin des abeilles, en plus d'autres facteurs prédominants tels que le parasitisme par *Varroa destructor*, l'utilisation de pesticides ou la perte de diversité florale (Requier *et al.*, 2019). De nombreuses méthodes de lutte contre *Vespa velutina* ont été abordées ci-dessus. Toutefois, aucune d'entre elles ne semble totalement satisfaisante de nos jours, encourageant ainsi davantage de recherches à effectuer dans ce domaine. Les méthodes traditionnelles (appâts) peuvent être source de perte de colonies d'abeille en raison du remue-ménage effectué autour des ruches, ce qui peut représenter un stress supplémentaire pour la colonie. Il est donc conseillé de chercher à protéger les ruches avant de chercher à nuire aux populations de frelons asiatiques (Requier *et al.*,

2019). Cela éviterait également l'utilisation massive d'appâts non spécifiques qui impactent l'entomofaune locale. En cas de forte pression de prédation, le piégeage des frelons asiatiques autour des ruches est recommandé afin d'aider les abeilles à maintenir une activité normale (Requier *et al.*, 2019).

a) Impact du stress chez les abeilles domestiques

Les frelons sont en vol stationnaire devant les ruches afin de capturer les butineuses chargées de pollen qui retournent au nid (Monceau *et al.*, 2013b). Les abeilles les plus lourdes, transportant plus de pollen, sont les plus vulnérables et représentent des proies faciles pour les frelons. De plus, les abeilles butineuses sont les plus âgées (Robinson, 1992 ; Calderone, 1998), augmentant ainsi la probabilité d'avoir des ailes abîmées (Higginson et Barnard, 2004 ; Nouvian *et al.*, 2016). Le retour au nid est un danger, ainsi que l'approvisionnement de la colonie en nourriture (voir figure 41).

Figure 41 : Impact du frelon asiatique sur l'abeille domestique. (a) La présence du frelon asiatique devant la ruche d'abeilles entraîne une paralysie de l'activité de la colonie, ainsi qu'une forte baisse des activités de butinage. (b) Parallèlement à la baisse d'activité de vol de la colonie d'abeilles, le nombre d'abeilles capturées par les frelons augmente ce qui augmente le risque d'échec de retour au nid dû à la prédation. Les aires rouge et bleue autour de la médiane indiquent l'intervalle de confiance à 95 % (Requier *et al.*, 2019).



La peur du prédateur représente un autre facteur influençant l'activité des butineuses. Les butineuses *Apis mellifera* favorisent les lieux de pollinisation ne présentant pas de danger, et évitent de retourner sur un site où elles ont subi de la prédation (Dukas, 2001). Cependant, les colonies d'abeilles formant un super-organisme, il convient de prendre en compte leur réaction à l'échelle individuelle et à l'échelle de la colonie (Anderson et Ratrieks, 1999). A l'échelle de l'individu, une butineuse seule diminue son activité lorsqu'un fort danger occupe le lieu de butinage (Tan *et al.*, 2013a). En cas de danger moyen, son activité ne varie pas à moins de trouver une autre ressource alimentaire de même teneur glucidique à moindre danger. A l'échelle de la colonie, lorsque plusieurs abeilles butinent au même endroit, l'activité diminue lors de la présence d'un danger, quelle que soit la récompense nutritive du lieu de butinage (Tan *et al.*, 2013a). Toutefois cette étude a été menée en Chine, avec des abeilles asiatiques *Apis cerana*. *Apis mellifera*, quant à elle, diminue les efforts de recrutement des congénères lorsque la ressource alimentaire est considérée comme étant dangereuse (Abbott et Dukas, 2009). Non seulement les abeilles diminuent l'intensité des

dances de recrutement, mais elles émettent également un signal d'arrêt indiquant un danger sur le lieu de butinage. Ce signal émis à 380 Hz dure 150 ms et est transmis aux abeilles réalisant des danses en huit pour les empêcher de recruter davantage de butineuses sur ce site (Nieh, 2010).

La présence de *Vespa velutina* devant l'entrée de la ruche présente un stress important pour l'abeille domestique qui ne se défend pas efficacement face à ce prédateur. Il s'agit d'un réel stress oxydatif conduisant à des dommages internes chez les abeilles (Leza *et al.*, 2019). La colonie diminue toute activité (paralysie de l'activité de la colonie), les butineuses ne sortent plus ou peu (Monceau *et al.*, 2018). Or, moins les abeilles volent devant l'entrée de la ruche, plus le frelon asiatique parvient à en capturer (Requier *et al.*, 2019). Par conséquent, le nombre d'abeilles dans la ruche augmente en journée, impactant négativement l'approvisionnement en ressources alimentaires et augmentant la consommation des réserves. Tout ceci crée un cercle vicieux qui entraîne une perte des provisions alimentaires et un risque accru de perte de la colonie en période d'hibernation car elle est mal préparée. De plus, l'affaiblissement des colonies les rend plus sujettes aux maladies car les abeilles se défendent moins bien contre les parasites, virus et champignons (Laurino *et al.*, 2019).

Bilan

La présence de *Vespa velutina* devant l'entrée des ruches engendre un stress chez les abeilles. Celles-ci ne sortent plus, cessant ainsi leur activité de butinage. Par conséquent, le nombre d'abeilles dans la ruche augmente tandis que les réserves diminuent car elles ne sont pas renouvelées. Une telle observation est la preuve d'une prédation forte par le frelon asiatique. Cela implique de lutter contre le prédateur à l'aide de piégeage sélectif et de soutenir la colonie d'abeilles sur le plan nutritif. A l'inverse, une diminution du nombre d'abeilles dans la ruche associée à une augmentation des réserves est un signe de prédation faible sur la colonie.

b) Méthodes existantes

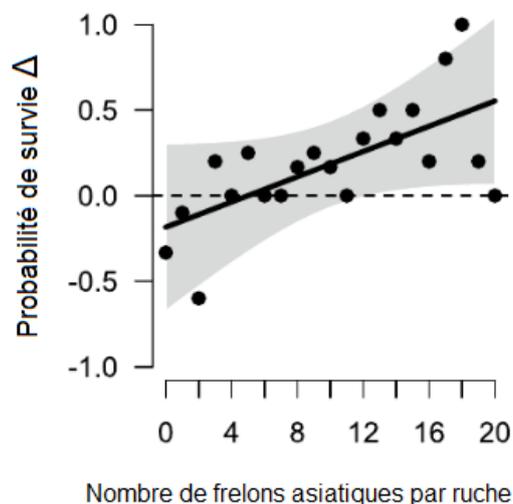
Face au danger que représente cette menace pour la production de miel, les apiculteurs ont été rapidement contraints de prendre des décisions quant à des méthodes de lutte, sans avoir eu le temps d'attendre les conseils scientifiques (Fournier, 2018). Des méthodes de protection des colonies d'abeilles sont utilisées et permettent de renforcer la colonie. Plusieurs méthodes existent (Requier *et al.*, 2019):

- Fusionner des petites colonies d'abeilles avant l'hibernation pour diminuer le risque de mortalité durant l'hiver ;
- Leur proposer des compléments alimentaires (pain d'abeilles, mixture de pollen et de miel) lorsque des frelons asiatiques ont été repérés dans les parages ;
- Leur proposer du sirop sucré, utilisé en pratique courante pour compenser la baisse de ressources florales dans les milieux agricoles en été (Requier *et al.*, 2017).

i. Muselières et méthodes similaires

Les muselières sont des grilles de protection placées à l'entrée de la ruche et permettant de tenir les frelons asiatiques à distance car ils ne passent pas (Turchi et Derijard, 2018). Cela permet de diminuer le stress des abeilles et atténuer la paralysie de l'activité de la colonie (Requier *et al.*, 2019). L'utilisation de muselières grillagées accroît de 51 % la probabilité de survie d'une colonie dans une situation où la prédation par *Vespa velutina* est forte, soit au-delà de cinq prédateurs attaquant une ruche (voir figure 42) (Requier *et al.*, 2020). Cette technique est recommandée pour limiter l'impact du frelon asiatique sur les colonies d'abeilles fortement touchées. De plus, elle représente un faible coût et un impact environnemental nul (Requier *et al.*, 2020)

Figure 42 : Effets de l'utilisation d'une muselière grillagée sur la probabilité de survie des colonies stressées par la présence de frelons asiatiques. L'utilisation de muselière accroît la probabilité de survie dans un contexte de pression de prédation forte par *Vespa velutina* (plus de cinq individus devant l'entrée de la ruche). La valeur Δ correspond à la différence du taux de survie entre les colonies d'abeilles contrôles ou témoins (sans muselières) et les colonies d'abeilles dotées d'une muselière. La droite pointillée horizontale correspond au seuil de bénéfice de l'utilisation de muselière sur la probabilité de survie. La droite épaisse oblique montre le modèle de prédiction avec l'aire ombrée indiquant l'intervalle de confiance à 95 %. (Requier *et al.*, 2020)



L'intérêt de la muselière est de maintenir le frelon asiatique à distance de l'entrée de la ruche (voir figure 43). Tenu à distance par une grille dont les orifices font 6 x 6 mm de taille, le frelon peut difficilement la traverser tandis que les abeilles le peuvent plus facilement. Ainsi, les frelons s'aventurent rarement à l'intérieur de la muselière, risquant de ne pas pouvoir s'en échapper en urgence. Les abeilles s'habituent rapidement à cet outil (Turchi et Derijard, 2018). Le maillage de ces muselières est variable. Un maillage plus grand (8 x 10 mm) pourrait faciliter les allées et venues des abeilles sans pour autant réduire l'efficacité de protection contre *Vespa velutina* (Requier *et al.*, 2020).

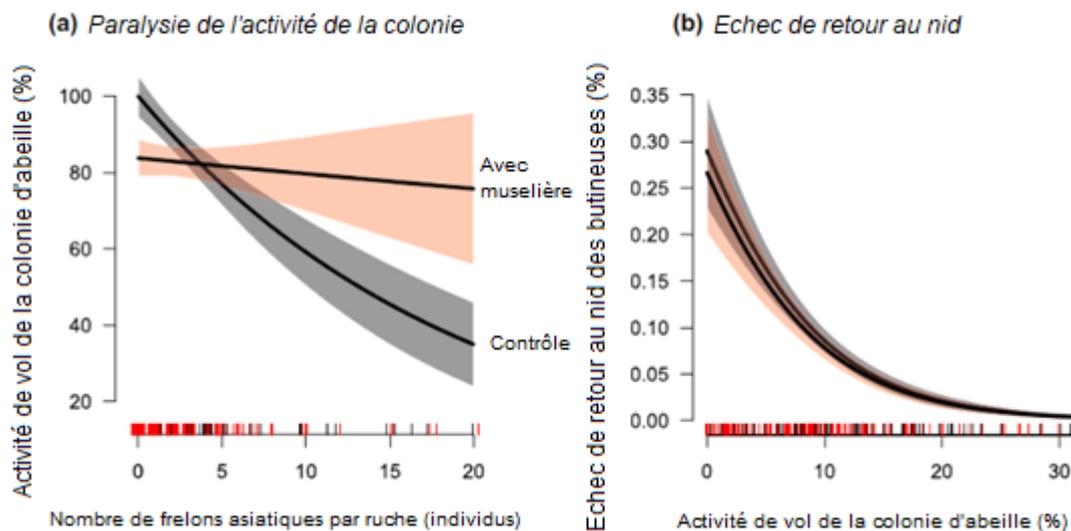
Le taux de survie des colonies équipées de muselières a été évalué mathématiquement. Il est supérieur (50 à 55 %) à celui des colonies non équipées de muselières (35 %). Cependant, ceci est vrai dans les situations où la pression de prédation par *Vespa velutina* est forte, soit plus de cinq individus chassant devant la ruche. La muselière accroît alors la probabilité de survie des colonies d'abeilles de 51 % par rapport aux colonies témoins exemptes de muselières. Dans le cas inverse, où la pression de prédation est faible avec moins de cinq individus chassant devant la ruche, c'est l'effet inverse qui se produit (Requier *et al.*, 2020). Il n'est donc pas recommandé d'installer des muselières si le frelon asiatique ne s'attaque pas aux ruches en masse. Par conséquent, les muselières doivent être installées en début de période de prédation, soit dès mi-août. Cette période de prédation peut être variable selon les régions, il convient donc à l'apiculteur d'observer attentivement ses ruches. Certains préconisent son retrait seulement au début du printemps suivant (Monceau *et al.*, 2013a ; Requier *et al.*, 2019 ; Requier *et al.*, 2020), mais il est admis que ces muselières doivent être installée d'août à octobre au minimum lors de prédation. Les abeilles mettent environ deux jours à s'habituer au dispositif (Patingre, 2021).

Figure 43 : Muselière installée devant la planche d'envol d'une ruche. Les abeilles y entrent et sortent, mais deux frelons asiatiques sont bloqués sur la grille. (Source : GDSA 85)



La muselière ne permet pas de diminuer l'échec de retour au nid, comme le montre la figure 44, mais réduit significativement (41 %) la paralysie de l'activité de la colonie due à la présence proche de *Vespa velutina*. Elle peut ainsi aider la colonie à maintenir une activité de butinage correcte malgré la présence du prédateur, et donc augmenter sa probabilité de survie en cas de forte prédation (Requier *et al.*, 2020).

Figure 44 : Effets de la muselière sur la paralysie de l'activité d'une colonie ou de l'échec de retour au nid des butineuses, liés au frelon asiatique. a La présence de frelons asiatiques devant une ruche entraîne une paralysie de l'activité de la colonie. Cet effet est atténué par l'installation d'une muselière sur la ruche. b Alors que l'activité de vol de la colonie d'abeilles diminue, les frelons asiatiques capturent davantage de butineuses, augmentant ainsi le risque d'échec de retour au nid, indépendamment de la présence de muselière ou non. Les lignes épaisses montrent les modèles de prédiction avec une aire ombrée indiquant l'intervalle de confiance à 95%. (Requier *et al.*, 2020)



De la même façon que les muselières à grille, l'utilisation de serres peut s'avérer intéressante. Il s'agit de placer une ou plusieurs ruches à l'intérieur de serres où le frelon asiatique ne peut pas

entrer. Ce dispositif est cependant encombrant et nécessite une plus grande phase d'adaptation des abeilles.

Dans le même esprit, des cloches anti-frelons confectionnées avec des grillages sont posées par-dessus la ruche. Ces cloches ne sont pas les mêmes que les pièges à cloche de petit format commercialisés en ligne. Le frelon asiatique est capable de traverser les orifices pour se rendre à l'intérieur de la cloche, mais sa fuite est compliquée et dangereuse, d'autant plus s'il doit porter une proie. Dans un environnement où d'autres proies sont plus facilement accessibles, la cloche anti-frelons dissuade les prédateurs de risquer une chasse compliquée et peu fructueuse.

Certains apiculteurs ont confectionné des muselières à tubes, appelées aussi planches Norma (voir figure 45) (Mathieu, 2018). La muselière est constituée d'une caisse entièrement opaque, l'intérieur pouvant être peint en noir pour en assurer l'obscurité. Deux tubes sont placés sur la partie supérieure de la muselière. L'un est blanc et orienté vers le ciel, à 45°. Les abeilles voient en ce tube, grâce à sa couleur claire et son orientation, une voie idéale pour décoller à grande vitesse. L'autre est noir et orienté horizontalement. Les abeilles revenant à la ruche comprennent qu'il s'agit du tube qui leur permet de rentrer et y volent également à grande vitesse. Ces tubes permettent aux abeilles entrantes et sortantes de voler à grande vitesse autour de la ruche, rendant plus difficile leur capture par des prédateurs. Ce dispositif peut être conceptualisé avec trois tubes, deux d'entre eux étant alors orientés vers le haut (tubes de décollage) et le dernier étant horizontal (tube d'atterrissage). En pratique, le frelon asiatique s'aventure rarement dans la ruche car il n'y serait pas en sécurité. De plus, ces abeilles et ce couvain devenant des proies difficiles, le frelon asiatique préfère chercher une autre proie plus accessible (Patingre, 2021).

Figure 45 : Muselière à tubes : A gauche, une muselière à trois tubes : les deux tubes périphériques sont orientés vers le haut (45°), le tube central est horizontal. La forme des tubes limite les dégâts liés à la pluie. Ici, les tubes n'ont pas été peints en couleurs sombre et claire. (AAVO, 2021) A droite, une planche Norma : l'unique tube est orienté à 45°. Une fente en partie ventrale permet l'évacuation de l'eau de pluie (Mathieu, 2018).



Les tubes utilisés peuvent être de formes variables. Une trappe peut être conçue sur la devanture de la caisse afin de vérifier régulièrement la propreté et la qualité du bois. D'après des essais effectués sur le terrain, un temps d'adaptation d'un à deux jours suffit pour les abeilles. Les nettoyeuses sont capables de sortir les déchets par le ou les tubes. Une fente ou un orifice est réalisé dans le tube en partie ventrale pour permettre l'évacuation de l'eau de pluie. De même, une plaque

criblée de petits orifices peut être installée en partie ventrale de la caisse afin de favoriser l'évacuation de l'eau. Enfin, le bois utilisé doit être vernis afin de mieux résister aux intempéries (F. Soulat, communication personnelle). Une telle muselière doit être installée quelques jours avant la période de prédation, soit au début de l'été.

Il existe plusieurs variétés de muselières. Les muselières vénitiennes sont confectionnées avec des planches de bois dont le degré de pente est variable (Patingre, 2021). Ceci permet des entrées et sorties accélérées des abeilles. Ce type de dispositif est en cours d'essai sur le terrain, mais sans vérification scientifique valable à ce jour.

L'utilisation de muselières est intéressante à combiner avec celle des harpes électriques. La muselière représentant un obstacle pour le frelon asiatique, ce dernier vole d'une ruche à l'autre pour rechercher une proie plus facile, en faisant bien souvent le tour des ruches. Ainsi, placer une harpe électrique entre deux ruches, de préférence au bout d'un alignement des ruches, peut s'avérer utile pour piéger un certain nombre de prédateurs (Patingre, 2021).

ii. Grilles d'entrée

Les grilles d'entrée anti-frelons sont des dispositifs pratiques d'utilisation, pouvant être installées ou retirées facilement contre l'entrée de la ruche (voir figure 46). Les orifices font une hauteur de 5,5 mm en moyenne, rendant impossible l'intrusion de *Vespa velutina* à l'intérieur du nid (Laurino *et al.*, 2019). Ce dispositif ne gêne pas les abeilles.

Figure 46 : Grille d'entrée anti-frelon. (Crédit : JC Raibaud©)



Néanmoins, cela n'empêche pas le frelon de chasser devant l'entrée de la ruche, ce qui continuera de stresser les ouvrières à l'intérieur de la ruche et de diminuer leur activité de butinage. Ainsi, si l'apiculteur n'intervient pas pour éliminer les frelons asiatiques, la colonie sera vouée à s'effondrer (Laurino *et al.*, 2019).

Bilan

La protection des ruches est essentielle lors de forte prédation par le frelon asiatique, car ce dernier se réoriente vers d'autres proies si les ruches sont difficiles d'accès. Il existe pour cela plusieurs types de muselières. La muselière à grille, la plus répandue, accroît de 51 % la probabilité de survie d'une colonie forte impactée par le frelon asiatique. D'autres muselières, comme les muselières à tubes ou « planche Norma » paraissent très prometteuses notamment grâce à la caisse opaque empêchant les ouvrières de voir le frelon asiatique et donc de rester à l'intérieur de la ruche. Le piège à bec est une muselière qui a été abordée dans la partie sur les pièges. Cette muselière permet à la fois une protection de l'entrée et aussi un piégeage des frelons qui s'attaquent à ce même rucher. L'installation de ces muselières ne doit être réalisée qu'en cas

de pression de prédation avérée. Dans le cas contraire, sa présence serait contre-productive pour la colonie d'abeilles.

La grille d'entrée anti-frelons est un outil facile d'utilisation empêchant le frelon asiatique de pénétrer dans la ruche. Cependant, il n'empêche pas la paralysie de la colonie en cas de prédation.

III. De nouveaux horizons pour *Vespa velutina*

Dans certains pays d'Asie, comme la Chine, la chasse au frelon est lucrative grâce à d'autres types d'utilisations décrits ci-dessous. Si celles-ci venaient à être exploitées en Europe, cela pourrait susciter un intérêt général dans la chasse à *Vespa velutina*.

a) Utilisation gastronomique

En Chine, les larves de *Vespa velutina* sont très prisées dans la cuisine ou dans des alcools traditionnels, au point que les colonies se fassent rares dans certaines régions (Villemant et Rome, 2018). Les larves et nymphes grillées sont un met raffiné, expliquant leur prix élevé à l'achat (Darrouzet, 2019). L'alcool de frelons est préparé en laissant macérer des adultes pendant une année environ dans un alcool entre 20 et 45° (« Les criquets migrateurs », 2018).

La consommation d'insectes n'est certes pas une habitude en Europe, mais elle se démocratise de plus en plus grâce à son apport de protéines. Si les restaurants cuisinant divers insectes proposent des larves ou adultes de frelons asiatiques, cela impliquerait une chasse au nid respectueuse de l'environnement car alors l'utilisation de biocides serait prohibée. Dans une telle situation, d'autres méthodes comme l'utilisation de la chaleur humide seraient plus appropriées.

b) L'essor des cosmétiques

Le venin d'hyménoptères, notamment abeilles et guêpes, est déjà utilisé dans les cosmétiques chinois. Des recherches sont en cours pour déterminer les bienfaits cosmétiques de certaines substances contenues dans le venin de frelon asiatique, pour lutter contre le vieillissement de la peau notamment, lié à l'action des UV B. Les premiers résultats ont d'ores et déjà démontré l'action antioxydante d'une fraction moléculaire du venin de frelon. Parmi ces molécules identifiées, la sérotonine en est le composé principal. La sérotonine est une molécule bien connue pour ses propriétés pro-inflammatoires, notamment grâce à l'induction d'une vasodilatation et le recrutement de facteurs de croissances et cellules de l'immunité. Cette vasodilatation permet par ailleurs une meilleure distribution sanguine du venin lorsque celui-ci est injecté. Cependant, la sérotonine améliore également la prolifération cellulaire des kératinocytes et fibroblastes, d'où son intérêt thérapeutique dans la cicatrisation des plaies (Sadiq *et al.*, 2018). Les molécules antioxydantes identifiées dans le venin de frelon asiatique piègent les radicaux libres et protègent les kératinocytes humains du stress oxydatif (Le *et al.*, 2020). L'utilisation de produits naturels étant en plein essor en cosmétique, si les études scientifiques en cours prouvent l'intérêt du venin de frelons asiatiques dans cette filière, cela permettrait de débloquer des fonds financiers potentiellement importants provenant des marques de cosmétique. Dans quel cas la recherche des nids de frelons asiatiques serait bien plus lucrative qu'aujourd'hui, et cela pourrait accélérer la lutte contre cette espèce en y impliquant de nouveaux acteurs.

c) Médecine chinoise

La médecine chinoise s'y intéresse également, utilisant parfois des ouvrières en acupuncture ou le nid lui-même comme base médicamenteuse (Darrouzet, 2019). En Chine, certains produits contenant du venin d'hyménoptère sont également utilisés contre les douleurs musculaires (Darrouzet, 2019).

Bilan

La consommation des insectes se démocratisant en Europe, de nouveaux plats comme la friture de larves et nymphes ou l'alcool d'adultes de *Vespa velutina* sont à promouvoir. En outre, les insectes présentent un intérêt nutritionnel grâce à leur haute teneur en protéines. L'utilisation du venin d'adultes se popularise en Chine dans les cosmétiques. Si les résultats sont concluants, une implication des marques de cosmétiques pourrait accélérer la chasse au frelon asiatique. Enfin, il semblerait que les produits issus des frelons (nid, venin, dard) puissent être utilisés dans différentes branches de la médecine chinoise. Cet aspect reste à explorer avant de les inclure dans la médecine occidentale.

Discussion

La prédation de *Vespa velutina* sur les ruchers européens ont de fortes conséquences écologiques et socio-économiques. En dehors de l'apiculture, d'autres filières sont touchées. C'est le cas de l'agriculture à cause de la baisse de pollinisation des cultures, et donc de toute la filière agro-alimentaire. Depuis son apparition en France en 2004, l'avancée des populations de *Vespa velutina* a été plus rapide que celle de la science. Par conséquent, de nombreux apiculteurs se sont vus contraints d'agir sur le terrain sans pouvoir attendre les directives scientifiques. Ainsi, de nombreux pièges non spécifiques, généralement à base d'appâts alimentaires, ont fait leur apparition. La plupart de ces systèmes souvent artisanaux utilisent des recettes très variables à base de sirops et alcool (Turchi et Derijard, 2018). Malheureusement, ce manque de sélectivité amène à piéger plusieurs autres insectes, notamment des diptères, perturbant ainsi l'équilibre de l'entomofaune locale plus que ne l'aurait fait *Vespa velutina* à lui seul locale (Rome *et al.*, 2011a ; Rojas-Nossa *et al.*, 2018 ; Rodríguez-Flores *et al.*, 2019). Or, cette situation se retourne directement contre les abeilles car avec la baisse de densité de l'entomofaune locale, le frelon asiatique recherche d'autres proies faciles : les abeilles. Ces pièges ayant des impacts environnementaux non négligeables, surtout pour l'entomofaune, ils ont par conséquent des retombées économiques encore non évaluées pour l'instant. C'est pourquoi un piège spécifique d'espèce doit être largement favorisé, tel que l'utilisation de phéromones. Toutefois, les recherches sur l'utilisation des phéromones sont longues et fastidieuses, expliquant que cette option n'est pas encore disponible à grande échelle. De plus, Sachant qu'une colonie de *V. velutina* produit jusqu'à 13 000 individus en une saison, il est primordial de pouvoir éliminer la colonie entière. Les nids étant souvent difficiles à détecter et à atteindre, les repérer devient une nécessité afin de pouvoir les détruire si possible à distance (Rome *et al.*, 2015).

Parmi l'ensemble de pièges étudiés précédemment, deux catégories sont à distinguer. D'une part, ceux qui visent la colonie entière. C'est le cas pour les appâts empoisonnés, le contrôle biologique ou les nouvelles technologies génétiques en cours de recherche. D'autre part, les pièges qui n'affectent que les ouvrières, comme les pièges électriques ou les pièges caisses. Les pièges à l'échelle individuelle impliquant la capture d'ouvrières n'ont qu'un très faible impact sur les colonies de frelons asiatiques (Turchi et Derijard, 2018), mais peuvent aider à protéger les ruches subissant la prédation. La période de prédation la plus importante a lieu en été, alors que la colonie est à son apogée. C'est également la période où les pièges se multiplient pour piéger parfois plusieurs dizaines de frelons asiatiques. L'utilisation de telles méthodes ne conforteraient-elles pas surtout les acteurs de la filière apicole qui voient un résultat immédiat, celui de frelons asiatiques capturés, et ont donc l'impression d'agir efficacement ? Bien souvent, d'autres hyménoptères sont piégés. Pour éviter de déséquilibrer l'entomofaune locale, les pièges ne tuant pas les insectes sont préconisés afin de pouvoir effectuer un tri.

Si nous nous intéressons de plus près à certaines méthodes de lutte décrites dans ce manuscrit, des pistes restent à explorer afin d'en améliorer l'utilisation. Par exemple, les sarracénies étudiées dans le jardin botanique de Nantes provenaient de deux souches nord-américaines. Sachant que *Vespa velutina* est une espèce endémique à l'Asie, il était peu probable que ces plantes puissent émettre des molécules attirant spécifiquement les frelons asiatiques. Il serait donc intéressant d'explorer cette possibilité en se penchant sur des espèces présentes en Chine, dans la région native de *Vespa velutina* (Darrouzet, 2019). De façon générale, afin de mieux combattre une espèce invasive, il est primordial de s'intéresser à l'ensemble de sa biologie dans son aire d'origine. Par ailleurs, d'autres pièges sont très prisés sur le terrain, comme les pièges Jabeprode®, Red Trap® ou le piège caisse. Les résultats sur le terrain semblent prometteurs d'après leurs utilisateurs, mais une validation par un protocole scientifique rigoureux serait bienvenue afin de pouvoir conclure

objectivement. Idéalement, ce protocole inclurait une comparaison entre ces différents pièges. Cependant, le manque de validation scientifique pour ce type de pièges est probablement dû au manque d'intérêt financier dans un tel investissement, étant donné que la colonie de frelons asiatiques survit malgré la destruction de 75 % de ses individus (Villemant *et al.*, 2015).

Le repérage des nids doit être davantage effectué sur le terrain. Elle peut se réaliser simplement par triangulation, bien que cette technique soit très chronophage et peu concluante lorsque le terrain est vaste (Turchi et Derijard, 2018). D'autres méthodes plus complexes ont fait leur apparition, telles que le radar harmonique, la radio-téléométrie (Milanesio *et al.*, 2017 ; Kennedy *et al.*, 2018) ou les drones (Reynaud et Guérin-Lassous, 2016), mais sont peu exploitables sur le terrain à ce jour, notamment en raison de leur coût et de leur mise en place. L'intérêt de ces méthodes repose par son utilisation au front d'invasion, afin de pouvoir mettre en place des mesures de préventions dans les régions encore indemnes de frelons asiatiques. Cette détection des nids n'est intéressante que si elle est couplée à leur destruction, qui passe le plus souvent par une injection de biocides (perméthrine). Pour un meilleur respect de l'environnement, il serait judicieux de systématiser l'utilisation de chaleur pour détruire les membres d'une colonie, bien que cette méthode soit plus technique car la température doit être contrôlée afin d'être efficace tout en évitant la combustion du nid. Un renfort des stratégies de lutte contre *Vespa velutina* permettant la destruction de deux fois plus de nids pourrait réduire la propagation de l'espèce de 17 % et donc sa densité de nids de 29 % (Robinet *et al.*, 2017). Par conséquent, les coûts liés à leur destruction doubleraient également (soit 23,8 M€ par an). Si la destruction des nids détectés atteint 95 %, les coûts inhérents triple-raient, menant à un coût annuel de 35,7 M€ chaque année mais permettant la réduction de la propagation de l'espèce de 43 % et de la densité de nids de 53 % (Robinet *et al.*, 2017 ; Barbet-Massin *et al.*, 2020). Ces coûts représentés sont ceux liés à la destruction des nids. Il est important de conserver à l'esprit qu'ils permettraient de grandes économies par ailleurs, grâce à un impact plus faible de *Vespa velutina* dans les secteurs apicoles et agricoles.

Une combinaison de plusieurs méthodes décrites précédemment serait probablement la meilleure option (Turchi et Derijard, 2018). Cela pourrait consister à utiliser des pièges sélectifs (phéromones ou pièges caisses) associés à une libération des autres insectes piégés, tout en poursuivant la destruction active des nids. Comme nous l'avons vu, aucune de ces méthodes n'est parfaitement efficace à elle seule, mais elles pourraient agir en synergie et donner de meilleurs résultats.

Il semblerait qu'à ce jour, parmi les méthodes existantes, la meilleure ne soit pas une méthode de lutte contre le frelon asiatique à proprement dite, mais une méthode de protection des ruches. Il s'agit des muselières, dont les modèles sont variables. Cette méthode a l'avantage d'être peu coûteuse et inoffensive pour l'environnement, tout en réduisant le stress des colonies menacées par une prédation forte de *Vespa velutina*, au point d'accroître leur probabilité de survie de 51 % par rapport à une ruche d'abeilles non dotée d'une muselière (Requier *et al.*, 2020). Bien évidemment, ce taux pourrait varier selon le modèle de muselière utilisé. Néanmoins, elle ne permet pas de détruire les frelons asiatiques mais seulement de les tenir à distance de l'entrée de la ruche. Or, les frelons attaquent également un grand nombre d'insectes sauvages, pollinisateurs ou non. Par conséquent, la destruction des nids de frelons asiatiques doit être maintenue. De plus, les apiculteurs sont encouragés à approvisionner leurs colonies avec du sirop de glucose en période de pré-hibernation et d'hibernation afin d'augmenter leurs chances de survie (Requier *et al.*, 2020).

Il serait envisageable de sélectionner des populations d'abeilles (*Apis mellifera*) capables de se défendre efficacement contre *Vespa velutina* (Monceau *et al.*, 2018). Tout comme *Apis cerana* l'a appris en évoluant auprès de *Vespa velutina* au fil des siècles, l'abeille européenne pourrait réussir à développer des méthodes de lutte efficaces contre le frelon asiatique. Ces comportements ayant une certaine héritabilité (Breed *et al.*, 2004), la possibilité de sélectionner des colonies adoptant des comportements de défense adaptés s'offre (Monceau *et al.*, 2018). Néanmoins ce processus

de sélection naturelle vis-à-vis du frelon asiatique sera long et ne permet pas de répondre au besoin urgent actuel. De même, accentuer le goulot d'étranglement génétique pourrait favoriser l'apparition de mâles diploïdes qui freinent la progression des colonies. Ce processus est long et semble, pour l'heure, peu contraindre les capacités de dissémination de l'espèce.

Aucun modèle de propagation ne pouvant actuellement déterminer avec exactitude la date d'arrivée du frelon asiatique dans un nouveau territoire, il est nécessaire de sensibiliser davantage les potentiels importateurs du frelon asiatique (marchandise du commerce international, touristes) (Robinet *et al.*, 2018) ainsi que les populations résidant dans les territoires à risque. Cette sensibilisation passerait par un entraînement visuel de reconnaissance du frelon asiatique et de son nid, afin de soit éliminer les individus de l'importation (dans le cadre du commerce international ou d'un véhicule touristique), soit de prendre en charge le début de l'invasion de façon adéquate, dans le cadre d'une première observation dans un nouveau territoire. Cette communication doit aussi être améliorée entre les secteurs scientifique et apicole. Une étude menée en 2014 a mis en évidence un fossé dans les conseils scientifiques et les actions menées par les apiculteurs. Cela a pour conséquence une absence de coordination, les apiculteurs agissant parfois à tort pour répondre à l'urgence de la situation lorsque la communauté scientifique ne propose pas de solution immédiate. De plus, bien souvent, ils ne se sentent pas écoutés et préfèrent donc mener leurs actions de façon autonome. Cette disjonction entre la science et l'action, avérée dans le cas du frelon asiatique, doit faire place à un nouveau mode de communication entre scientifiques et apiculteurs, où les connaissances et l'expérience des acteurs de terrain doivent impérativement être prises en compte (Fournier, 2018). Ceci permettrait une meilleure entente entre ces deux secteurs, donc une meilleure compréhension et, pour finir, un résultat plus probant qu'actuellement.

Bien que *Vespa velutina* représente indéniablement un danger non négligeable pour les abeilles, et plus largement pour les filières apicoles et agricoles, d'autres dangers possiblement plus redoutables menacent d'arriver en Europe. Parmi eux, on peut compter d'autres espèces de frelons provenant d'Europe et d'Asie, comme *Vespa orientalis*, *Vespa tropica* ou *Vespa mandarinia*. Un nid de frelons orientaux, *Vespa orientalis*, a été découvert en septembre 2021 dans une ancienne usine située à Marseille, dans le quartier de la Cabucelle (Gereys *et al.*, 2021). Son introduction très récente en France crée de grandes inquiétudes dans le monde apicole, craignant l'arrivée d'un frelon plus redoutable pour les abeilles domestiques, et un prédateur supplémentaire contre lequel les abeilles sont peu armées. Toutefois, ce frelon cohabitant déjà avec *Apis mellifera* dans des pays comme le sud de l'Italie ou la Grèce laisse penser que son impact sur *Apis mellifera* sera moindre que celui de *Vespa velutina*. *Vespa tropica*, plus grand et plus agressif que *Vespa velutina*, est davantage redouté par les abeilles asiatiques *Apis cerana* (Tan *et al.*, 2013a). Quant à *Vespa mandarinia*, également appelé frelon japonais géant, il s'agit de la plus grande espèce de frelon. Les ouvrières chassant en groupe, elles sont capables de décimer une colonie d'abeilles en une heure (Abrol, 2006). Depuis 2019, *Vespa mandarinia* a fait son apparition en Amérique du Nord, au Canada comme aux Etats-Unis (Gill *et al.*, 2020). Du fait des échanges commerciaux à l'échelle mondiale, le risque d'importation d'une espèce invasive est considérable. Il est nécessaire de rester vigilant quant à l'importation possible de ces espèces en Europe, dans un futur plus ou moins proche. L'impact de ces espèces pourrait être supérieur à celui de *Vespa velutina*.

Conclusion

Ce travail a pour but de récapituler l'ensemble de la bibliographie scientifique disponible sur *Vespa velutina* et les pistes des méthodes de lutte, ainsi que d'exposer différentes méthodes de lutte ou de protection des abeilles utilisées par les acteurs de la filière apicole. De nombreux modèles de pièges n'ont pas été décrits dans ce manuscrit soit car ils s'apparentaient à d'autres pièges décrits, soit parce que leur intérêt semblait moindre. En ce qui concerne l'aspect scientifique de cette thèse, les avancées sont en constante progression au sujet de *Vespa velutina*. Ainsi, il se peut que cette thèse ne soit plus à jour dans un laps de temps variable selon l'avancée scientifique. Pour finir, il aurait été intéressant de valider les différents pièges et protections des ruchers sur le terrain à l'aide d'une étude expérimentale, en comparant différentes utilisations sur des colonies d'abeilles témoins (sans protection ni piège à proximité) et des colonies testées. En effet, seule une étude scientifique rigoureusement menée peut mener à des conclusions fiables.

Cette vue d'ensemble nous permet néanmoins de conclure à un manque de possibilités de lutte contre *Vespa velutina*. Les pièges les plus couramment utilisés sur le terrain sont les moins spécifiques d'espèces. A l'heure actuelle où des moyens de lutte spécifiques et utilisables à grande échelle ne sont pas encore disponibles, il semble primordial de protéger les ruches en proie aux attaques de *Vespa velutina*. Dans cet esprit, les muselières semblent être le meilleur parti. Enfin, il est nécessaire de continuer à détruire les nids de frelons, quelle que soit la saison bien que cela soit plus intéressant avant l'automne.

Tout citoyen peut s'investir dans la lutte contre le frelon asiatique. Plutôt que de se hasarder avec des pièges confectionnés soi-même, il est préférable d'avertir l'administration locale (mairie) ainsi que le Museum d'Histoire Naturelle (MNHN), qui est impliqué dans un vaste programme de gestion de population du frelon asiatique, dès qu'un nid est repéré. Ce formulaire disponible en ligne sur le site www.frelonasiatique.mnhn.fr est également exploitable pour le traçage de *Vespa orientalis*, arrivé il y a peu sur le territoire français en métropole.

Bibliographie

- AAVO (2021) Le matériel de protection des ruchers. *In Les Amis des Abeilles du Val-d'Oise*.
[https://www.abeilles95.fr/?page_id=3468] (consulté le 20/10/2021)
- ABBOTT K.R., DUKAS R. (2009) Honeybees consider flower danger in their waggle dance. *Animal Behaviour* 78(3), 633-635
- ABROL D.P. (2006) Defensive behaviour of *Apis cerana* F. against predatory wasps. *Journal of Apicultural Science* 50(2), 39-46
- ANDERSON C., RATNIEKS F.L.W. (1999) Worker allocation in insect societies: coordination of nectar foragers and nectar receivers in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46(2), 73-81
- ARCA M., PAPACHRISTOFOROU A., MOUGEL F., *et al.* (2014) Defensive behaviour of *Apis mellifera* against *Vespa velutina* in France: Testing whether European honeybees can develop an effective collective defence against a new predator. *Behavioural Processes* 106, 122-129
- ARCA M., MOUGEL F., GUILLEMAUD T., *et al.* (2015) Reconstructing the invasion and the demographic history of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina*, in Europe. *Biological Invasions* 17(8), 2357-2371
- ARCHER M.E. (2010) The queen colony phase of vespine wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux* 57(2), 133-145
- Arrêté du 22 janvier 2013 interdisant sur le territoire national l'introduction de spécimens du frelon à pattes jaunes *Vespa velutina* (2013). *In LegiFrance*. [<https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000027048139>] (consulté le 27/05/2021)
- Arrêté du 26 décembre 2012 relatif au classement dans la liste des dangers sanitaires du frelon asiatique (2012). *In LegiFrance*. [<https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000026844543/>] (consulté le 16/01/2021)
- ASAKURA T., ADACHI K., SHAPIRO M., FRIEDMAN S., SCHWARTZ E. (1975) Mechanical precipitation of hemoglobin köln. *Biochimica et Biophysica Acta* 412(2), 197-201
- BARACCHI D., CUSSEAU G., PRADELLA D., TURILLAZZI S. (2010) Defence reactions of *Apis mellifera ligustica* against attacks from the European hornet *Vespa crabro*. *Ethology Ecology & Evolution* 22(3), 281-294
- BARBET-MASSIN M., ROME Q., MULLER F., *et al.* (2013) Climate change increases the risk of invasion by the Yellow-legged hornet. *Biological Conservation* 157, 4-10
- BARBET-MASSIN M., ROME Q., VILLEMANT C., COURCHAMP F. (2018) Can species distribution models really predict the expansion of invasive species? *PLoS One* 13(3), e0193085
- BARBET-MASSIN M., SALLES J.-M., COURCHAMP F. (2020) The economic cost of control of the invasive yellow-legged Asian hornet. *NeoBiota* 55, 11-25
- BEANI L., MARCHINI D., CAPPÀ F., *et al.* (2017) Subtle effect of *Xenos vesparum* (Xenidae, Strepsiptera) on the reproductive apparatus of its male host: Parasite or parasitoid? *Journal of Insect Physiology* 101, 22-30
- BECKING J.H. (1989) Henri Jacob Victor Sody (1892-1959): his life and work: a biographical and bibliographical study. New York, E.J. Brill
- BEGGS J.R., BROCKERHOFF E.G., CORLEY J.C., *et al.* (2011) Ecological effects and management of invasive alien Vespidae. *BioControl* 56(4), 505-526
- BEYOU W., DARSEZ O., PUYDARRIEUX P., *et al.* (2016) Le service de pollinisation. *EFESE*, 1-4
- BLOT J. (2008) Localisation et destruction des nids de frelons asiatiques. *Bulletin Technique Apicole* 35(2), 95-100
- BLOT J. (2017) Projet collaboratif frelon asiatique. *In ADANA - Apiculture région Nouvelle-Aquitaine*. [https://adana.adafrance.org/infos/En%20savoir%20plus.php?request_temp=blot] (consulté le 02/06/2021).
- BOND J.G., OSORIO A.R., AVILA N., *et al.* (2019) Optimization of irradiation dose to *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* in a sterile insect technique program. *PLoS One* 14(2), e0212520
- BORTOLOTTI L., CERVO R., FELICOLI A., *et al.* (2016) Progetto Velutina : La ricerca italiana a caccia di soluzioni. *Atti Accademia Nazionale di Entomologia* LXIV, 143-149
- BRADSHAW C.J.A., LEROY B., BELLARD C., *et al.* (2016) Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nature Communications* 7(1), 12986

- BREED M.D., GUZMÁN-NOVOA E., HUNT G.J. (2004) DEFENSIVE BEHAVIOR OF HONEY BEES: Organization, Genetics, and Comparisons with Other Bees. *Annual Review of Entomology* 49(1), 271-298
- BREED M.D., ROGERS K.B. (1991) The behavioral genetics of colony defense in honeybees: Genetic variability for guarding behavior. *Behavior Genetics* 21(3), 295-303
- CALDERONE N.W. (1998) Proximate mechanisms of age polyethism in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Apidologie* 29(1-2), 127-158
- CAPPA F., CINI A., PEPICIELLO I., *et al.* (2019a) Female volatiles as sex attractants in the invasive population of *Vespa velutina nigrithorax*. *Journal of Insect Physiology* 119, 103952
- CAPPA F., CINI A., PEPICIELLO I., PETROCELLI I., CERVO R. (2019b) Female body size, weight and fat storage rather than nestmateship determine male attraction in the invasive yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax*. *Ethology Ecology & Evolution* 31(1), 73-85
- CHARDONNEREAU E. (2014) Les frelons (Hyménoptères Vespoidea du genre *Vespa*), ennemis potentiels de l'abeille domestique (*Apis mellifera*). Cas du frelon asiatique (*Vespa velutina*) en France. Thèse Méd. Vét. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort
- CHOI M.-B., MARTIN S.J., LEE J.-W. (2011) Distribution, spread and impact of the invasive hornet *Vespa velutina* in South Korea: Annual General Meeting Autumn 2011. *Entomological Research* 41(6), 276-276
- CIVITELLO D.J., COHEN J., FATIMA H., *et al.* (2015) Biodiversity inhibits parasites: Broad evidence for the dilution effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 112(28), 8667-8671
- COUTO A., MONCEAU K., BONNARD O., THIÉRY D., SANDOZ J.-C. (2014) Olfactory Attraction of the Hornet *Vespa velutina* to Honeybee Colony Odors and Pheromones. *PLoS One* 9(12), e115943
- COUTO A., LAPEYRE B., THIÉRY D., SANDOZ J.-C. (2016) Olfactory pathway of the hornet *Vespa velutina* : New insights into the evolution of the hymenopteran antennal lobe: The Hornet Olfactory Pathway. *Journal of Comparative Neurology*. 524(11), 2335-2359
- COUTO A. (2017) Étude neurophysiologique et comportementale du frelon asiatique *Vespa velutina*. Thèse Univ., Université Paris-Saclay, Gif-sur-Yvette
- DALMON A., GAYRAL P., DECANTE D., *et al.* (2019) Viruses in the Invasive Hornet *Vespa velutina*. *Viruses* 11(11), 1041
- DANIEL KISSLING W., PATTEMORE D.E., HAGEN M. (2014) Challenges and prospects in the telemetry of insects: Insect telemetry. *Biological Reviews*. 89(3), 511-530
- DARROUZET E., GÉVAR J., GUIGNARD Q., ARON S. (2015a) Production of Early Diploid Males by European Colonies of the Invasive Hornet *Vespa velutina nigrithorax*. *PLoS One* 10(9) 1-9
- DARROUZET E., GÉVAR J., DUPONT S. (2015b) A scientific note about a parasitoid that can parasitize the yellow-legged hornet, *Vespa velutina nigrithorax*, in Europe. *Apidologie* 46(1), 130-132
- DARROUZET E. (2019) Le frelon asiatique : un redoutable prédateur : le connaître pour mieux le combattre, Paris, Syndicat National d'Apiculture.
- DECANTE D. (2015) Lutte contre le frelon asiatique *Vespa velutina* - Évaluation comparative des modalités de piégeage de protection du rucher. In *ITSAP*. [https://itsap.asso.fr/wp-content/uploads/2016/03/cr_evaluation_piegeage_vvelutina_2014.pdf] (consulté le 02/06/2021)
- DE HARO L., LABADIE M., CHANSEAU P., *et al.* (2010) Medical consequences of the Asian black hornet (*Vespa velutina*) invasion in Southwestern France. *Toxicon* 55(2-3), 650-652
- Direction de l'information légale et administrative (2021) Drone : règles de pilotage à respecter. In *Service Public*. [<https://www.service-public.fr/particuliers/vosdroits/F34630>] (consulté le 15/06/2021).
- DUKAS R. (2001) Effects of perceived danger on flower choice by bees. *Ecology Letters* 4(4), 327-333
- ECO-U (2017) Without bees the world would be different. In *ECO-U* [<http://www.eco-u.org/without-bees-the-world-would-be-different/>] (consulté le 09/11/2021)
- European Commission. Joint Research Centre. (2019) Invasive alien species impact on ecosystem services: Asian hornet (*Vespa velutina nigrithorax*) case study. LU, Publications Office [<https://data.europa.eu/doi/10.2760/134398>] (consulté le 16/12/2020)
- FOURNIER A., BARBET-MASSIN M., ROME Q., COURCHAMP F. (2017) Predicting species distribution combining multi-scale drivers. *Global Ecology and Conservation* 12, 215-226
- FOURNIER A. (2018) Modéliser et prédire les invasions biologiques. Thèse Univ. Université Paris Saclay, Orsay

- FRANCEAGRIMER (2021) Observatoire de la production de miel et gelée royale 2021 (données 2020). In *Etudes Apiculture*. [https://www.franceagrimer.fr/content/download/66981/document/SYN-API-Observatoire_Miel_et_Gel%C3%A9e_Royale_2020.pdf] (consulté le 01/10/2021)
- FRANKLIN D.N., BROWN M.A., DATTA S., *et al.* (2017) Invasion dynamics of Asian hornet, *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae): a case study of a commune in south-west France. *Applied Entomology and Zoology* 52(2), 221-229
- GABÍN-GARCÍA L.B., BARTOLOMÉ C., GUERRA-TORT C., *et al.* (2021) Identification of pathogens in the invasive hornet *Vespa velutina* and in native Hymenoptera (Apidae, Vespidae) from SW-Europe. *Scientific Reports* 11(1), 11233
- GANTZ V.M., JASINSKIENE N., TATARENKOVA O., *et al.* (2015) Highly efficient Cas9-mediated gene drive for population modification of the malaria vector mosquito *Anopheles stephensi*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 112(49), E6736-E6743
- GEREYS B., COACHE A., FILIPPI G. (2021) Présence en France métropolitaine d'un frelon allochtone : *Vespa orientalis* Linnaeus, 1771 (Le Frelon oriental) (Hymenoptera, Vespidae, Vespinae). *Faunitaxys* 9(32), 1-5
- GÉVAR J., BAGNÈRES A.-G., CHRISTIDÈS J.-P., DARROUZET E. (2017) Chemical Heterogeneity in Inbred European Population of the Invasive Hornet *Vespa velutina nigrithorax*. *J Chem Ecol* 43(8), 763-777
- GILL C., JACK C., LUCKY A. (2020) Asian Giant Hornet *Vespa mandarinia* Smith (1852) (Insecta: Hymenoptera: Vespidae). *EDIS* 2020(3), 5
- GOLDARAZENA A., DE HEREDIA I.P., ROMON P., *et al.* (2015) Spread of the yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* du Buysson (Hymenoptera: Vespidae) across Northern Spain. *EPPO Bulletin* 45(1), 133-138
- GOULSON D., NICHOLLS E., BOTIAS C., ROTHERAY E.L. (2015) Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* 347(6229), 1255957-1255957
- HARRIS R.J., HARCOURT S.J., GLARE T.R., ROSE E.A.F., NELSON T.J. (2000) Susceptibility of *Vespula vulgaris* (Hymenoptera: Vespidae) to Generalist Entomopathogenic Fungi and Their Potential for Wasp Control. *Journal of Invertebrate Pathology* 75(4), 251-258
- HAXAIRE J., VILLEMANT C. (2010) Impact sur l'entomofaune des « pièges à frelon asiatique ». *Insectes* n°159, 1-6
- HIGGINSON A.D., BARNARD C.J. (2004) Accumulating wing damage affects foraging decisions in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Ecological Entomology* 29(1), 52-59
- IORIATTI C., ANFORA G., TASIN M., *et al.* (2011) Chemical Ecology and Management of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Economic Entomology* 104(4), 1125-1137
- ITSAP (2020) Technico - économique. In *ITSAP*. [https://itsap.asso.fr/pages_thematiques/gestion-du-cheptel-et-production/] (consulté le 01/10/2021)
- JAFFRÉ D. (2018) Destruction des nids très hauts – Au Tir aux fusils. In *AAAFA*. [<http://anti-frelon-asiatique.com/piegeage/destruction-des-nids-tres-hauts-tirs-aux-fusils/>] (consulté le 03/06/2021)
- KAISER H. (1987) Biologie, Ökologie und Entwicklung des europäischen Wespen-Parasitoiden *Pheromermis vesparum* n. sp. (Mermithidae, Nematoda). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 114(4), 421-449
- KEELING M.J., FRANKLIN D.N., DATTA S., BROWN M.A., BUDGE G.E. (2017) Predicting the spread of the Asian hornet (*Vespa velutina*) following its incursion into Great Britain. *Scientific Reports* 7(1), 6240
- KEESING F., BELDEN L.K., DASZAK P., *et al.* (2010) Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* 468(7324), 647-652
- KENNEDY P.J., FORD S.M., POIDATZ J., THIÉRY D., OSBORNE J.L. (2018) Searching for nests of the invasive Asian hornet (*Vespa velutina*) using radio-telemetry. *Communications Biology* 1(1), 88
- LAURINO D., LIOY S., CARISIO L., MANINO A., PORPORATO M. (2019) *Vespa velutina*: An Alien Driver of Honey Bee Colony Losses. *Diversity* 12(1), 5
- LE T.N., DA SILVA D., COLAS C., *et al.* (2020) Asian hornet *Vespa velutina nigrithorax* venom: Evaluation and identification of the bioactive compound responsible for human keratinocyte protection against oxidative stress. *Toxicon* 176, 1-9

- Les criquets migrateurs (2018) Chasse et élevage de guêpes et de frelons au Japon. (2018) *In Les Criquets Migrateurs*. [<https://lescriquetsmigrateurs.com/2018/01/17/chasse-et-elevage-de-guepes-et-de-frelons/>] (consulté le 17/11/2021)
- LEZA M., HERRERA C., MARQUES A., *et al.* (2019) The impact of the invasive species *Vespa velutina* on honeybees: A new approach based on oxidative stress. *Science of The Total Environment* 689, 709-715
- LIOY S., LAURINO D., CAPELLO M., *et al.* (2020) Effectiveness and Selectiveness of Traps and Baits for Catching the Invasive Hornet *Vespa velutina*. *Insects* 11(10), 706
- LUIS A.D., KUENZI A.J., MILLS J.N. (2018) Species diversity concurrently dilutes and amplifies transmission in a zoonotic host–pathogen system through competing mechanisms. *Proceedings of the National Academy Sciences USA* 115(31), 7979-7984
- LUNDBERG H., SVENSSON B. (1975) Studies on the behaviour of *Bombus* Latr. species (Hym., Apidae) parasitized by *Sphaerularia bombi* Dufour (Nematoda) in an alpine area. *Norway Journal of Entomology* 22(2), 129-134
- MACIÀ F.X., MENCHETTI M., CORBELLA C., GRAJERA J., VILA R. (2019) Exploitation of the invasive Asian Hornet *Vespa velutina* by the European Honey Buzzard *Pernis apivorus*. *Bird Study* 66(3), 425-429
- MAGGIORA R., SACCANI M., MILANESIO D., PORPORATO M. (2019) An Innovative Harmonic Radar to Track Flying Insects: the Case of *Vespa velutina*. *Scientific Reports* 9(1), 11964
- MATHIEU N. (2018) Adaptateur NORMA. *In Congrès International d'Apiculture et d'Apithérapie de Rouen. ESAT La Hêtraie, 27/10/2018, Rouen, HEVEA*, pp 1-12
- MATSUURA M., YAMANE S., SAKAGAMI S.F. (1990) *Biology of the vespine wasps: With 104 figures*. Berlin Springer
- MEURGEY F., PERROCHEAU R. (2015) Les Sarracénies pièges pour le frelon à pattes jaunes. *Insectes* n°177, 9-12
- MILANESIO D., SACCANI M., MAGGIORA R., LAURINO D., PORPORATO M. (2016) Design of an harmonic radar for the tracking of the Asian yellow-legged hornet. *Ecology and Evolution* 6(7), 2170-2178
- MILANESIO D., SACCANI M., MAGGIORA R., LAURINO D., PORPORATO M. (2017) Recent upgrades of the harmonic radar for the tracking of the Asian yellow-legged hornet. *Ecology and Evolution* 7(13), 4599-4606
- MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION (2013) Lutte contre le frelon asiatique : autorisation temporaire pour le recours au dioxyde de soufre. [<https://agriculture.gouv.fr/lutte-contre-le-frelon-asiatique-autorisation-temporaire-pour-le-recours-au-dioxyde-de-soufre>] (consulté le 18/01/2021).
- MOLLOY D.P., VINIKOUR W.S., ANDERSON R.V. (1999) New North American Records of Aquatic Insects as Paratenic Hosts of *Pheromermis* (Nematoda: Mermithidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 74(1), 89-95
- MONCEAU K., MAHER N., BONNARD O., THIÉRY D. (2013a) Predation pressure dynamics study of the recently introduced honeybee killer *Vespa velutina*: learning from the enemy. *Apidologie* 44(2), 209-221
- MONCEAU K., ARCA M., LEPRÊTRE L., *et al.* (2013b) Native Prey and Invasive Predator Patterns of Foraging Activity: The Case of the Yellow-Legged Hornet Predation at European Honeybee Hives. *PLoS One* 8(6), e66492
- MONCEAU K., BONNARD O., THIÉRY D. (2014) *Vespa velutina*: a new invasive predator of honeybees in Europe. *Journal of Pest Science* 87(1), 1-16
- MONCEAU K., ARCA M., LEPRÊTRE L., *et al.* (2018) How *Apis mellifera* Behaves with its Invasive Hornet Predator *Vespa velutina*? *Journal of Insect Behavior* 31(1), 1-11
- MONCEAU K., THIÉRY D. (2017a) *Vespa velutina* nest distribution at a local scale: An 8-year survey of the invasive honeybee predator: *Vespa velutina* nest distribution at a local scale. *Insect Science* 24(4), 663-674
- MONCEAU K., THIÉRY D. (2017b) *Vespa velutina* : current situation and perspectives. *Atti Accademia Nazionale di Entomologia* LXIV, 137-142

- MULLER F., ROME Q., PERRARD A., VILLEMANT C. (2009) Potential influence of habitat type and seasonal variations on prey spectrum of the invasive alien species *Vespa velutina* var. *nigrothorax* Du Buysson, 1905 (Hym.: Vespidae), the Asian Hornet. *In Europe 41st Apiondia Congress*. Montpellier, 09/2009, pp 1-24
- NAKAMURA M., SONTICHAI S. (2004) Nesting Habits of Some Hornet Species (Hymenoptera, Vespidae) in Northern Thailand. *Kasertarts Journal of Natural Science*. 38(2), 196-206
- NEUMANN P., CARRECK N.L. (2010) Honey bee colony losses. *Journal of Apicultural Research* 49(1), 1-6
- NIEH J.C. (2010) A Negative Feedback Signal That Is Triggered by Peril Curbs Honey Bee Recruitment. *Current Biology* 20(4), 310-315
- NOUVIAN M., REINHARD J., GIURFA M. (2016) The defensive response of the honeybee *Apis mellifera*. *Journal of Experimental Biology* 219(22), 3505-3517
- ONO M., IGARASHI T., OHNO E., SASAKI M. (1995) Unusual thermal defence by a honeybee against mass attack by hornets. *Nature* 377(6547), 334-336
- PAPACHRISTOFOROU A., RORTAIS A., ZAFEIRIDOU G., et al. (2007) Smothered to death: Hornets asphyxiated by honeybees. *Current Biology* 17(18), R795-R796
- PAPACHRISTOFOROU A., RORTAIS A., SUEUR J., ARNOLD G. (2011) Attack or retreat: Contrasted defensive tactics used by Cyprian honeybee colonies under attack from hornets. *Behavioural Processes* 86(2), 236-241
- PATINGRE J. (2021) Muselières, harpes et pièges sélectifs. *In GDSAIF Journée Technique SA OVS, OVVT et Fredon*. Trappes, 18/09/2021
- PEDLER R.D., BRANDLE R., READ J.L., et al. (2016) Rabbit biocontrol and landscape-scale recovery of threatened desert mammals: Biocontrol and Desert Mammal Recovery. *Conservation Biology* 30(4), 774-782
- PÉREZ-DE-HEREDIA I., DARROUZET E., GOLDARAZENA A., ROMÓN P., ITURRONDOBEITIA J.C. (2017) Differentiating between gynes and workers in the invasive hornet *Vespa velutina* (Hymenoptera, Vespidae) in Europe. *Journal of Hymenoptera Research* 60, 119-133
- PERRARD A., HAXAIRE J., RORTAIS A., VILLEMANT C. (2009) Observations on the colony activity of the Asian hornet *Vespa velutina* Lepeletier 1836 (Hymenoptera: Vespidae: Vespinae) in France. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 45(1), 119-127
- PERRARD A., ARCA M., ROME Q., et al. (2014) Geographic Variation of Melanisation Patterns in a Hornet Species: Genetic Differences, Climatic Pressures or Aposematic Constraints? *PLoS One* 9(4), e94162
- POIDATZ J., LÓPEZ PLANTEY R., THIÉRY D. (2018) Indigenous strains of *Beauveria* and *Metharizium* as potential biological control agents against the invasive hornet *Vespa velutina*. *Journal of Invertebrate Pathology* 153, 180-185
- POINAR G. (1981) Distribution of *Pheromermis achysoma* (Mermithidae) determined by paratenic invertebrate hosts. *Journal of Nematology* n°13, 421-426
- POTTS S.G., BIESMEIJER J.C., KREMEN C., et al. (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution* 25(6), 345-353
- POTTS S.G., IMPERATRIZ-FONSECA V.L., NGO H.T. et al. (2016) The assessment report on pollinators, pollination and food production: summary for policymakers. Germany, IPBES.
- PRANGE H.D. (1996) Evaporative cooling in insects. *Journal of Insect Physiology* 42(5), 493-499
- PUSCEDDU M., MURA A., FLORIS I., SATTA A. (2018) Feeding strategies and intraspecific competition in German yellowjacket (*Vespa germanica*). *PLoS One* 13(10), e0206301
- RAO S., POINAR G., HENLEY D. (2017) A scientific note on rare parasitism of the bumble bee pollinator, *Bombus impatiens*, by a mermithid nematode, *Pheromermis* sp. (Nematoda: Mermithidae). *Apidologie* 48(1), 75-77
- REQUIER F., ODOUX J.-F., HENRY M., BRETAGNOLLE V. (2017) The carry-over effects of pollen shortage decrease the survival of honeybee colonies in farmlands. *Journal of Applied Ecology* 54(4), 1161-1170
- REQUIER F., ROME Q., CHIRON G., et al. (2019) Predation of the invasive Asian hornet affects foraging activity and survival probability of honey bees in Western Europe. *Journal of Pest Science* 92(2), 567-578

- REQUIER F., ROME Q., VILLEMANT C., HENRY M. (2020) A biodiversity-friendly method to mitigate the invasive Asian hornet's impact on European honey bees. *Journal of Pest Science* 93(1), 1-9
- REYNAUD L., GUÉRIN LASSOUS I., CALVAR J.-O. (2015) Mobilité Contrôlée pour la poursuite de frelons. In *ALGO TEL 2015 - 17èmes Rencontres Francophones sur les Aspects Algorithmiques des Télécommunications*. Beaune, France, 06/2015
- REYNAUD L., GUÉRIN-LASSOUS I. (2016) Design of a force-based controlled mobility on aerial vehicles for pest management. *Ad Hoc Networks* 53, 41-52
- RHODES C.J. (2018) Pollinator Decline – An Ecological Calamity in the Making? *Science Progress* 101(2), 121-160
- RICHTER M.R. (2000) Social Wasp (Hymenoptera: Vespidae) Foraging Behavior. *Annual Review of Entomology* 45(1), 121-150
- ROBINET C., SUPPO C., DARROUZET E. (2017) Rapid spread of the invasive yellow-legged hornet in France: the role of human-mediated dispersal and the effects of control measures. *Journal of Applied Ecology* 54(1), 205-215
- ROBINET C., DARROUZET E., SUPPO C. (2018) Spread modelling: a suitable tool to explore the role of human-mediated dispersal in the range expansion of the yellow-legged hornet in Europe. *International Journal of Pest Management* 65(3), 258-267
- ROBINSON G.E. (1992) Regulation of Division of Labor in Insect Societies. *Annual Review of Entomology* 37(1), 637-665
- RODRÍGUEZ-FLORES M.S., SEIJO-RODRÍGUEZ A., ESCUREDO O., SEIJO-COELLO M. del C. (2019) Spreading of *Vespa velutina* in northwestern Spain: influence of elevation and meteorological factors and effect of bait trapping on target and non-target living organisms. *Journal of Pest Science* 92(2), 557-565
- ROJAS-NOSSA S.V., NOVOA N., SERRANO A., CALVIÑO-CANCELA M. (2018) Performance of baited traps used as control tools for the invasive hornet *Vespa velutina* and their impact on non-target insects. *Apidologie* 49(6), 872-885
- ROME Q., PERRARD A., MULLER F., VILLEMANT C. (2011) Monitoring and control modalities of a honeybee predator, the yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae). *Aliens* n°31, 7-15
- ROME Q., MULLER F., THÉRY T., *et al.* (2011) Impact sur l'entomofaune des pièges à bière ou à jus de cirier dans la lutte contre le frelon asiatique. In *Journée Scientifique Apicole*. Arles, 11/02/2011, ONIRIS-FNOSAD, Nantes, pp 18-20
- ROME Q., MULLER F.J., TOURET-ALBY A., *et al.* (2015) Caste differentiation and seasonal changes in *Vespa velutina* (Hym.: Vespidae) colonies in its introduced range. *Journal of Applied Entomology* 139(10), 771-782
- ROME Q. (2021) Actualités sur le frelon asiatique. In *MNHN - INPN*. [<http://frelonasiatique.mnhn.fr/identification>, <http://frelonasiatique.mnhn.fr/identification/>] (consulté le 10/09/2021)
- RORTAIS A., VILLEMANT C., GARGOMINY O., *et al.* (2010) A new enemy of honeybees in Europe : The Asian hornet *Vespa velutina*. In *Atlas of biodiversity risks*. Settele J. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria, p. 181
- ROY H.E., ROY D.B., ROQUES A. (2011) Inventory of terrestrial alien arthropod predators and parasites established in Europe. *BioControl* 56(4), 477-504
- RUIZ-CRISTI I., BERVILLE L., DARROUZET E. (2020) Characterizing thermal tolerance in the invasive yellow-legged hornet (*Vespa velutina nigrithorax*): The first step toward a green control method. *PLoS One* 15(10), e0239742
- SADIQ A., SHAH A., JESCHKE M., *et al.* (2018) The Role of Serotonin during Skin Healing in Post-Thermal Injury. *International Journal of Medical Students* 19(4), 1034
- SARRAZIN L. (2020) Un agriculteur tué par des frelons asiatiques en Charente ce dimanche 8 novembre. [https://actu.fr/nouvelle-aquitaine/chalais_16073/un-agriculteur-tue-par-des-frelons-asiatiques-en-charente-ce-dimanche-8-novembre_37345174.html] (consulté le 27/05/2021).
- SAYAMA K., KOSAKA H., MAKINO S. (2013) Release of juvenile nematodes at hibernation sites by overwintered queens of the hornet *Vespa simillima*. *Insectes Sociaux* 60(3), 383-388

- SCHMID-HEMPEL P., MÜLLER C., SCHMID-HEMPEL R., SHYKOFF J.A. (1990) Frequency and ecological correlates of parasitism by conopid flies (Conopidae, Diptera) in populations of bumblebees. *Insectes Sociaux* 37(1), 14-30
- SEMMENCE N. (2018) Asian Hornet : Update from the National Bee Unit. *In Incorporating the British Bee Journal BBKA News*, 270-272 [nationalbeeunit.com/downloadDocument.cfm?id=1352] (consulté le 22/10/2021)
- SIMONE-FINSTROM M., BORBA R., WILSON M., SPIVAK M. (2017) Propolis Counteracts Some Threats to Honey Bee Health. *Insects* 8(2), 46
- SPRADBERY J.P. (1973) : Feeding and Foraging. *In Wasps : an account of the biology and natural history of solitary and social wasps., Biology series.* Seattle, University of Washington Press, pp 128-157
- SUGAHARA M., NISHIMURA Y., SAKAMOTO F. (2012) Differences in Heat Sensitivity between Japanese Honeybees and Hornets Under High Carbon Dioxide and Humidity Conditions Inside Bee Balls. *Zoological Science* 29(1), 30-36
- SUGAHARA M., SAKAMOTO F. (2009) Heat and carbon dioxide generated by honeybees jointly act to kill hornets. *Naturwissenschaften* 96(9), 1133-1136
- TAKEUCHI T., TAKAHASHI R., KIYOSHI T., *et al.* (2017) The origin and genetic diversity of the yellow-legged hornet, *Vespa velutina* introduced in Japan. *Insectes Sociaux* 64(3), 313-320
- TAN K., HEPBURN H.R., RADLOFF S.E., *et al.* (2005) Heat-balling wasps by honeybees. *Naturwissenschaften* 92(10), 492-495
- TAN K., RADLOFF S.E., LI J.J., *et al.* (2007) Bee-hawking by the wasp, *Vespa velutina*, on the honeybees *Apis cerana* and *A. mellifera*. *Naturwissenschaften* 94(6), 469-472
- TAN K., WANG Z., LI H., *et al.* (2012a) An 'I see you' prey-predator signal between the Asian honeybee, *Apis cerana*, and the hornet, *Vespa velutina*. *Animal Behaviour* 83(4), 879-882
- TAN K., YANG M.-X., WANG Z.-W., *et al.* (2012b) Cooperative wasp-killing by mixed-species colonies of honeybees, *Apis cerana* and *Apis mellifera*. *Apidologie* 43(2), 195-200
- TAN K., HU Z., CHEN W., *et al.* (2013a) Fearful Foragers: Honey Bees Tune Colony and Individual Foraging to Multi-Predator Presence and Food Quality. *PLoS One* 8(9), e75841
- TAN K., WANG Z., CHEN W., HU Z., OLDROYD B.P. (2013b) The 'I see you' prey-predator signal of *Apis cerana* is innate. *Naturwissenschaften* 100(3), 245-248
- THOMAS C.R. (1960) The European wasp (*Vespula germanica* Fab.) in New Zealand. Wellington, Dept of scientific and industrial research.
- TORCHIN M.E., LAFFERTY K.D., DOBSON A.P., MCKENZIE V.J., KURIS A.M. (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421(6923), 628-630
- TORRES M. (2015) Drones para vigilar la vespa velutina. *In La Voz de Galicia*. [https://www.lavozdeg Galicia.es/noticia/somosagro/agricultura/2015/10/19/drones-vigilar-vespa-velutina/0003_201510G19P8991.htm] (consulté le 15/06/2021).
- TSUTSUI N.D., SUAREZ A.V., HOLWAY D.A., CASE T.J. (2000) Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(11), 5948-5953
- TURCHI L., DERIJARD B. (2018) Options for the biological and physical control of *Vespa velutina nigrithorax* (Hym.: Vespidae) in Europe: A review. *Journal of Applied Entomology* 142(6), 553-562
- UENO T. (2015) Flower-visiting by the invasive hornet *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera : Vespidae). *IJCEBS* 3(6), 444-448
- VALLON J., POINTEAU S. (2021) Note technique : Lutte contre le frelon asiatique - Piégeage des fondatrices au printemps. *ITSAP : Institut de l'Abeille*. 1-3
- VANENGELSDORP D., MEIXNER M.D. (2010) A historical review of managed honey bee populations in Europe and the United States and the factors that may affect them. *Journal of Invertebrate Pathology* 103, S80-S95
- VILLEMANT C., BARBET-MASSIN M., PERRARD A., *et al.* (2011a) Predicting the invasion risk by the alien bee-hawking Yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* across Europe and other continents with niche models. *Biological Conservation* 144(9), 2142-2150
- VILLEMANT C., MULLER F., HAUBOIS S., PERRARD A., DARROUZET E. (2011b) Bilan des travaux (MNHN et IRBI) sur l'invasion en France de *Vespa velutina*, le frelon asiatique prédateur d'abeilles. *In Journée Scientifique Apicole*. Arles, 11 février 2011, Nantes, pp 3-12

- VILLEMANT C., MULLER F., ROME Q., *et al.* (2014) Estimating the Potential Range Expansion and Environmental Impact of the Invasive Bee-Hawking Hornet, *Vespa velutina nigrithorax*. In *In Silico Bees*. Boca Raton, CRC Press, pp 19
- VILLEMANT C., ZUCCON D., ROME Q., *et al.* (2015) Can parasites halt the invader? Mermithid nematodes parasitizing the yellow-legged Asian hornet in France. *PeerJ* 3, e947
- VILLEMANT C., ROME Q. (2018) Bilan des connaissances sur l'invasion du frelon asiatique en France et dans le monde. In *Conférence MNHN : Espèces Exotiques Envahissantes*. Paris, 14 mars 2018
- WANG M., LI H., ZHENG H., *et al.* (2020) De novo Transcriptomic Resources in the Brain of *Vespa velutina* for Invasion Control. *Insects* 11(2), 1-15
- WEIS-FOGH T. (1967) Respiration and Tracheal Ventilation in Locusts and other Flying Insects. *Journal of Experimental Biology* 47(3), 561-587
- WEN P., CHENG Y.-N., DONG S.-H., *et al.* (2017) The sex pheromone of a globally invasive honey bee predator, the Asian eusocial hornet, *Vespa velutina*. *Scientific Reports* 7(1), 12956
- WHEELER J.W., SHAMIM M.T., BROWN P., DUFFIELD R.M. (1983) Semiterpenoid esters from the venom of the European hornet, (Hymenoptera: Vespidae). *Tetrahedron Letters* 24(52), 5811-5814
- WILLIAMS F., ESCHEN R., HARRIS A.S., *et al.* (2010) The economic cost of invasive non-native species on Great Britain. In *CABI VetMed Resources*. [<https://www.cabi.org/Uploads/CABI/Japanese%20Knotweed%20Alliance/JK%20costs%20-%20Williams%20et%20al..pdf>] (consulté le 30/09/2021)
- WYCKE M.-A., PERROCHEAU R., DARROUZET É. (2018) *Sarracenia* carnivorous plants cannot serve as efficient biological control of the invasive hornet *Vespa velutina nigrithorax* in Europe. *Rethinking Ecology* 3, 41-50
- ZHANG R., LI J., MAO C., *et al.* (2021) The mitochondrial genome of one 'twisted-wing parasite' *Xenos* cf. *moutoni* (Insecta, Strepsiptera, Xenidae) from Gaoligong Mountains, Southwest of China. *Mitochondrial DNA B Resource* 6(2), 512-514

Annexes

Annexe 1 – Liste EEE espèces animales

Nom scientifique	Dénomination anglaise	Dénomination française	Entrée en vigueur
<i>Acridotheres tristis</i>	Common myna	Martin triste	15 août 2019
<i>Alopochen aegyptiaca</i>	Egyptian goose	Ouette d'Egypte	2 août 2017
<i>Arthurdendyus triangulatus</i>	New Zealand flatworm	(Plathelminthe)	15 août 2019
<i>Callosciurus erythraeus</i>	Pallas' Squirrel	Ecureuil de Pallas	3 août 2016
<i>Corvus splendens</i>	Indian house crow	Corbeau familier	3 août 2016
<i>Eriocheir sinensis</i>	Chinese mitten crab	Crabe chinois	3 août 2016
<i>Herpestes javanicus</i>	Small Asian mongoose	Mangouste de Java	3 août 2016
<i>Lepomis gibbosus</i>	Pumpkinseed	Perche japonaise	15 août 2019
<i>Lithobates catesbeianus</i>	American bullfrog	Ouaouaron	3 août 2016
<i>Muntiacus reevesi</i>	Muntjac deer	Muntjac de Reeves	3 août 2016
<i>Myocastor coypus</i>	Coypu	Ragondin	3 août 2016
<i>Nasua nasua</i>	Coati	Coati roux	3 août 2016
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Raccoon dog	Chien viverrin	2 février 2019
<i>Ondatra zibethicus</i>	Muskrat	Rat musqué	2 août 2017
<i>Orconectes limosus</i>	Spiny-cheek crayfish	Ecrevisse américaine	3 août 2016
<i>Orconectes virilis</i>	Virile crayfish	(Ecrevisse)	3 août 2016
<i>Oxyura jamaicensis</i>	Ruddy duck	Erismature rousse	3 août 2016
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	Signal crayfish	Ecrevisse de Californie	3 août 2016
<i>Percottus glenii</i>	Amur sleeper	Goujon de l'amour	3 août 2016
<i>Plotosus lineatus</i>	Striped eel catfish	Poisson-chat rayé	15 août 2019

<i>Procambarus clarkii</i>	Red swamp crayfish	Ecrevisse de Louisiane	3 août 2016
<i>Procambarus fallax f. virginalis</i>	Marbled crayfish	Ecrevisse marbrée	3 août 2016
<i>Procyon lotor</i>	Raccoon	Raton laveur commun	3 août 2016
<i>Pseudorasbora parva</i>	Stone moroko	Goujon asiatique	3 août 2016
<i>Sciurus carolinensis</i>	Grey squirrel	Ecureuil gris	3 août 2016
<i>Sciurus niger</i>	Fox squirrel	Ecureuil noir de l'Est	3 août 2016
<i>Tamias sibiricus</i>	Siberian chipmunk	Tamia de Sibérie	3 août 2016
<i>Threskiornis aethiopicus</i>	Sacred ibis	Ibis sacré	3 août 2016
<i>Trachemys scripta</i>	Red-eared, yellow-bellied and Cumberland sliders	Tortue de Floride	3 août 2016
<i>Vespa velutina nigritorax</i>	Asian hornet	Frelon asiatique	3 août 2016

PRÉVENTION ET LUTTE CONTRE LE FRELON ASIATIQUE, *VESPA VELUTINA NIGRITHORAX*, EN FRANCE

AUTEUR : Brigitte BLANC

RÉSUMÉ :

Depuis son introduction en France en 2004, *Vespa velutina nigrithorax* communément appelé frelon asiatique, s'est propagé à travers plusieurs pays européens. En raison de son impact sur la filière apicole et du manque de moyens financiers déployés pour le combattre, de nombreux apiculteurs se retrouvent démunis face à ce nouveau prédateur. Ce travail a été effectué dans le but de sensibiliser les lecteurs à l'impact écologique et socioéconomique du frelon asiatique en Europe, et de proposer aux apiculteurs une étude objective des différents moyens de lutte et de protection des ruchers. Cette étude bibliographique a permis de recenser un grand nombre d'informations sur le mode de vie de *Vespa velutina*.

En France, le rôle des insectes pollinisateurs dans la production agricole est évalué entre 2,3 et 5,3 milliards d'euros chaque année, dont la moitié est associée à l'activité de l'abeille domestique *Apis mellifera*. Selon les régions, la prédation de *Vespa velutina* sur les ruches peut aboutir à d'importantes pertes de colonies d'abeilles. L'impact du frelon asiatique touche directement les filières apicoles et agricoles, et donc agroalimentaires. Sa progression étant d'environ 60 km chaque année, il est vivement recommandé aux régions limitrophes d'agir dans la prévention tant qu'il en est temps.

De nombreux pièges sont utilisés sur le terrain, la plupart d'entre eux utilisant un appât alimentaire. Souvent peu sélectifs, ils risquent de piéger un grand nombre d'autres insectes qui aurait pu servir d'alimentation au frelon asiatique. C'est naturellement que le frelon asiatique se rabat sur les ruchers lorsque l'entomofaune locale s'appauvrit. Le piégeage doit donc être réfléchi et réalisé de préférence en été et à l'automne. La destruction des nids est une étape phare dans le contrôle des populations de *Vespa velutina*. Malheureusement, les méthodes de détection des nids sont soit peu efficaces soit trop onéreuses pour être utilisées facilement sur le terrain. Une destruction respectueuse de l'environnement est préconisée. Enfin, les colonies d'abeilles doivent être systématiquement protégées lors de forte prédation par *Vespa velutina*. Ceci implique une observation rapprochée des ruchers dès le début de l'été.

Dans un avenir proche, l'utilisation de la génétique pourrait être déployée afin de lutter contre ces populations invasives. Par exemple, relâcher des mâles stériles dans la nature renforcerait le goulot d'étranglement génétique déjà constaté. Enfin, d'autres utilisations des frelons asiatiques pourraient accélérer la destruction des nids.

MOTS CLÉS : FRELON ASIATIQUE, VESPA VELUTINA, APICULTURE, ABEILLE DOMESTIQUE, APIS MELLIFERA, LUTTE, PREVENTION

JURY :

Présidente : Pr Bénédicte GRIMARD-BALLIF

Directeur de thèse : Pr Andrew PONTER

Examineur : Dr Radu BLAGA

PREVENTION AND CONTROL MEASURES OF THE ASIAN HORNET, *VESPA VELUTINA NIGRITHORAX*, IN FRANCE

AUTHOR: Brigitte BLANC

SUMMARY:

Since its introduction into France in 2004, *Vespa velutina nigrithorax*, commonly known as the Asian hornet, has spread across several European countries. Due to its impact on the beekeeping industry and the lack of financial support to control it, many beekeepers find themselves at a loss when faced with this new predator. This work was carried out with the aim of raising awareness of the ecological and socio-economic impact of the Asian hornet in Europe, and to offer beekeepers an objective study of the various methods of control and protection of beehives. This bibliographical study allowed the compilation of a large amount of information on the life cycle of *Vespa velutina*.

In France, the role of pollinators in agriculture is estimated at between 2.3 and 5.3 billion euros each year, half of which is associated to the honeybee activity, *Apis mellifera*. Depending on the region, *Vespa velutina*'s predation on hives can lead to significant losses of bee colonies. The impact of the Asian hornet directly affects the beekeeping and agricultural sectors, and therefore the food industry. As the hornet's range of progression is approximately 60 km per year, it is strongly recommended that neighbouring regions adopt preventive measures while it is still possible.

Many traps are used in the field, most of them using food bait. These traps are often poorly selective and may trap many other insects that could have been used as prey by the Asian hornet. As a matter of course, the Asian hornet will prey on apiaries when the local entomofauna is impoverished. Trapping should therefore be carefully considered and preferably carried out in summer and autumn. Nest destruction is a key step in the control of *Vespa velutina* populations. Unfortunately, nest detection methods are either poorly effective or too expensive to be easily used in the field. Green method destruction is recommended. Finally, bee colonies must be systematically protected during strong predation by *Vespa velutina*. This involves close surveillance of the apiaries from the beginning of the summer.

In the near future, the use of genetics could be applied to combat these invasive populations. For example, releasing sterile males into the wild could reinforce the genetic bottleneck already observed. Finally, alternative uses of Asian hornets could enhance the destruction of nests.

KEYWORDS: ASIAN HORNET, VESPA VELUTINA, BEEKEEPING, HONEYBEE, APIS MELLIFERA, CONTROL, PREVENTION

JURY:

Chairperson: Pr Bénédicte GRIMARD-BALLIF

Thesis director: Pr Andrew PONTER

Reviewer: Dr Radu BLAGA