

AFPP – COLLOQUE RAVAGEURS ET INSECTES INVASIFS ET ÉMERGENTS
MONTPELLIER – 21 OCTOBRE 2014

COMPORTEMENT DE PRÉDATION DU FRELON ASIATIQUE A PATTES JAUNES (*VESPA VELUTINA*) ET
PROTECTION DES RUCHES PAR DIFFÉRENTES STRATÉGIES DE PIÉGEAGE

D. THIERY^(1,2), O. BONNARD^(1,2), N. MAHER^(1,2), J. POIDATZ^(1,2) et K. MONCEAU⁽³⁾

⁽¹⁾ INRA, UMR 1065 SANTE ET AGROÉCOLOGIE DU VIGNOBLE (SAVE), ISVV, 33882 VILLENAVE
D'ORNON CEDEX, FRANCE,

thiery@bordeaux.inra.fr, bonnard@bordeaux.inra.fr, poidatz@bordeaux.inra.fr

⁽²⁾ UNIVERSITE DE BORDEAUX, BORDEAUX SCIENCES AGRO, UMR 1065 SAVE, 33882 VILLENAVE
D'ORNON CEDEX, FRANCE,

⁽³⁾ UMR CNRS 6282 BIOGÉOSCIENCES, ÉQUIPE ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE, UNIVERSITÉ DE BOURGOGNE,
6 Bd GABRIEL, 21000 DIJON, FRANCE, karine.monceau@u-bourgogne.fr

RÉSUMÉ

Depuis l'introduction accidentelle en France d'une reine près d'Agen en 2004, le frelon asiatique à pattes jaunes, *Vespa velutina*, ne cesse de s'étendre en France et en Europe. Il est devenu une nuisance importante de l'apiculture française et européenne. La taille importante des colonies de *V. velutina* impose une prédation intense, puisque le couvain est nourri par des protéines animales dont les abeilles représentent la majeure partie. Son comportement de prédation contribue ainsi à l'affaiblissement et potentiellement à l'effondrement des colonies d'abeilles domestiques. Nous analysons le comportement de prédation du frelon, son impact et sa fidélité aux sites de chasse, et évaluons l'efficacité combinée de différentes stratégies de piégeage des chasseuses autour des ruchers. Nous présentons ici un point sur les travaux de recherche actuels et discutons les perspectives de lutte contre ce prédateur d'abeilles.

Mots-clés : abeilles, comportement de chasse, insectes sociaux, invasion biologique, Vespidae.

ABSTRACT

PREDATION BEHAVIOUR OF THE YELLOW-LEGGED HORNET (*VESPA VELUTINA*) AND BEEHIVE PROTECTION BY DIFFERENT TRAPPING STRATEGIES

Since its accidental introduction into western France in 2004, the yellow-legged hornet has expanded its range through France and Europe. It has become an important pest for French and European beekeeping activities. The impressive size the colonies may reach implies a huge predation on beehives especially because honeybees constitute a considerable part of the hornet larvae diet. Thus, the predation behaviour of the yellow-legged hornet contributes to the weakening of domestic honeybee colonies and eventually to their collapse. We are mainly working on the hornet predation behaviour, its impact, its fidelity to hunting sites and we evaluate the efficiency of different strategies of trapping of hunting hornets in apiaries. Here, we propose to make the point on current works and to propose research and management perspectives for this species.

Keywords: biological invasion, honeybees, hunting behaviour, social insect, Vespidae.

INTRODUCTION

Depuis quelques décennies, les invasions biologiques se sont intensifiées, principalement suite à l'augmentation des échanges internationaux (commerciaux et touristiques) mais également aux changements climatiques générant des changements d'aires géographiques encore imprévisibles (Chapin *et al.*, 2000). Parmi les récentes invasions sur le territoire Français, le frelon asiatique à pattes jaunes, *Vespa velutina*, est sans doute la plus médiatisée à ce jour, notamment à cause de sa prédation sur le cheptel apicole, mais aussi pour sa proximité aux activités humaines qui en fait aussi une nuisance urbaine importante en particulier dans le sud-ouest de la France.

L'invasion de *V. velutina* débute en 2004 près de la ville d'Agen (47) où une première colonie a été observée. Une étude récente en génétique des populations révèle que cette invasion serait le résultat de l'introduction d'une seule reine provenant des provinces de Zhejiang ou Jiangsu dans le sud-est de la Chine (Arca, 2012). Cette reine fondatrice aurait probablement été importée dans un container de poteries provenant de ces régions chinoises (Rortais *et al.*, 2010). En quelques années, le nombre de colonies de *V. velutina* a fortement augmenté, d'abord dans le sud-ouest puis sur l'ensemble du territoire français, et depuis quelques années chez nos voisins européens. La présence de *V. velutina* est maintenant avérée en Espagne, au Portugal et en Italie (Monceau *et al.*, 2014).

Comme tous les Vespidae, les frelons sont des prédateurs qui alimentent leur couvain (les larves) avec des protéines animales dont la principale source est constituée d'insectes. Dans le cas de *V. velutina*, Villemant *et al.* (2011) ont montré que les Apidae (abeilles, bourdons) constituaient la majorité des proies (Figure 1). L'invasion par *V. velutina* a été d'autant plus spectaculaire que les colonies sont souvent installées à proximité des zones d'activités humaines (villes ou zones périurbaines) contrairement au frelon européen, *V. crabro*, espèce native en Europe généralement observée en zone rurale. Il est étonnant que l'invasion de *V. velutina* ait été sous-estimée à ses débuts alors que cette espèce présente les caractéristiques d'un bon envahisseur par sa productivité (les colonies peuvent être numériquement très importantes), et qu'elle est connue depuis une vingtaine d'années pour sa prédation sur les abeilles domestiques en Asie (Matsuura et Yamane, 1990).

Figure 1 : *Vespa velutina* en posture typique devant une ruche. L'ouvrière en chasse est en vol stationnaire pendant quelques secondes. Elle déplace sa position, parfois soudainement, de quelques dizaines de centimètres puis va fondre sur une proie qu'elle a identifiée.
Vespa velutina in its typical hovering hunting position in front of the hive entrance. The hunting worker hovers for few seconds, moves a few centimeters and then pounces on its prey.



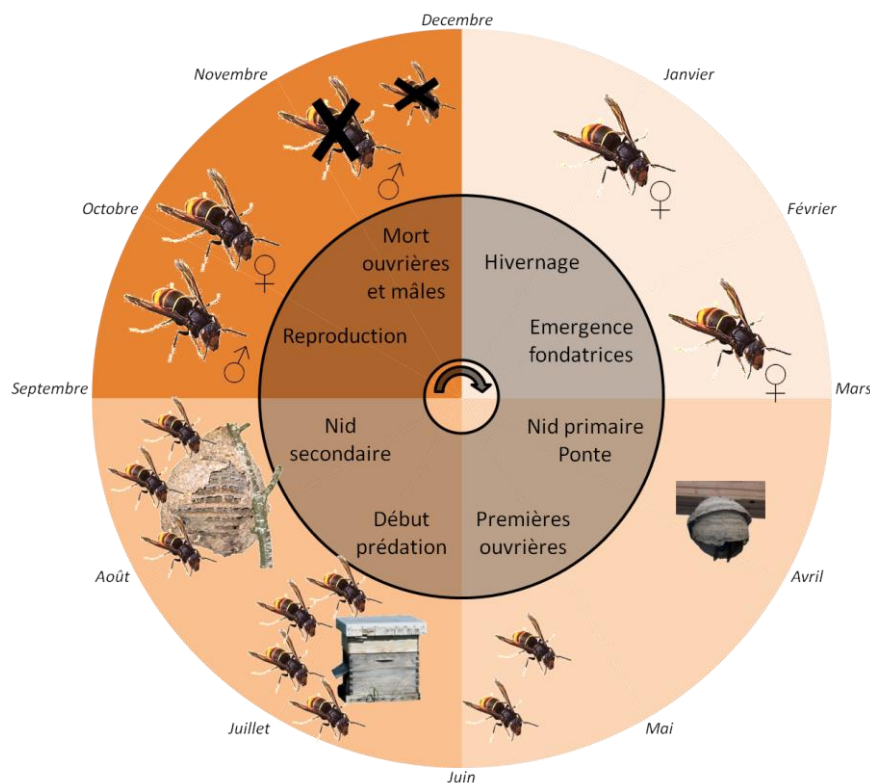
Comme dans de nombreuses invasions biologiques, nous sommes confrontés à une espèce envahissante dont les caractéristiques biologiques, comportementales et écologiques sont encore peu connues et notamment les capacités d'adaptation à un nouvel écosystème, et donc d'expansion géographique. Dans le cas de *V. velutina*, un certain nombre d'informations a été dans un premier temps extrapolé à partir des connaissances acquises sur d'autres espèces de frelons. En effet, cette famille d'hyménoptères sociaux a été bien moins étudiée que les abeilles, bourdons ou fourmis. L'enjeu des recherches actuelles est donc de mieux connaître le comportement de *V. velutina*, condition incontournable pour mettre en place un plan de gestion efficace pour limiter l'impact de cette espèce. **Nous présentons ici un point sur les travaux de recherche actuels et discutons les perspectives de lutte contre ce prédateur d'abeilles.**

COMPRENDRE LE CYCLE DU PRÉDATEUR

Comme tous les frelons, le cycle de vie d'une colonie de *V. velutina* est annuel (Figure 2). Chaque année au printemps, les femelles fondatrices émergent de leur refuge hivernal lorsque la température moyenne avoisine les 10°C (Monceau *et al.*, 2012) et cherchent un site pour fonder leur nid, celui-ci étant créé par une seule femelle (Arca, 2012). Une fois l'ébauche de nid réalisée (de la taille d'une balle de golf), la reine pond ses premiers œufs d'où émergent les premières ouvrières une cinquantaine de jours après (durée variable en fonction de la température). Alors, les ouvrières prennent en charge les tâches liées à l'entretien du nid et à l'élevage des larves. L'élevage des larves nécessite de fournir des quantités de plus en plus importantes de protéines et donc de chasser de plus en plus intensément. À l'automne les sexués émergent, quittent le nid et s'accouplent. Puis, la reine de l'année, les ouvrières et les mâles meurent. Les futures reines cherchent alors un refuge pour passer tout l'hiver, refuge qu'elle peuvent parfois quitter lors de journées chaudes pour s'alimenter.

Figure 2 : Cycle de vie annuel du frelon asiatique à pattes jaunes, *Vespa velutina*. Les croix noires indiquent les individus qui ne passent pas l'hiver.

Annual life cycle of the yellow legged Asian hornet *Vespa velutina*. Black crosses indicate the individuals that do not pass winter.



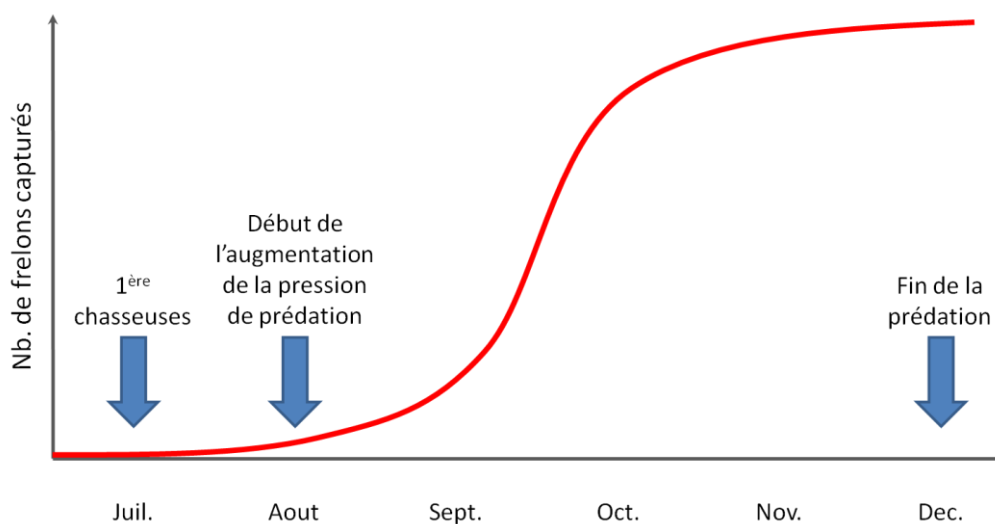
DYNAMIQUE DE PRÉDATION DURANT L'ÉTÉ

La prédation sur le rucher dure environ 5 mois et peut être divisée en trois grandes phases (Figure 3). Les premières ouvrières apparaissent courant juillet puis une quarantaine de jours après leur apparition, la pression de prédation augmente de façon drastique entre août et novembre puis s'affaiblit progressivement jusqu'à la disparition des frelons en décembre.

La première phase (appelée the « first forty days », Spradbery, 1973) correspond à l'émergence de la première cohorte d'ouvrières produites par la reine. A cette période, le ratio ouvrières/larves est faible et les larves reçoivent donc peu de nourriture ou de moins bonne qualité ce qui se manifeste par une masse et une taille faible des ouvrières à cette période. Avec l'augmentation des émergences dans la colonie, la pression de prédation augmente durant l'été et ce ratio tend à augmenter. Ainsi, les larves produites plus tard durant l'été reçoivent de la nourriture en plus grande qualité ou de meilleure qualité ce qui se manifeste par une augmentation de leur masse.

Figure 3 : Dynamique de prédation observée au cours de l'été en France obtenue à partir du nombre cumulé de frelons capturés sur le rucher. (Simplifié de Monceau *et al.*, 2013a).

Predation dynamics observed during summer in France and obtained from the cumulative number of hornet within the apiary (Simplified from Monceau *et al.*, 2013a).



COMPORTEMENT DE CHASSE DU FRELON DEVANT LES RUCHES

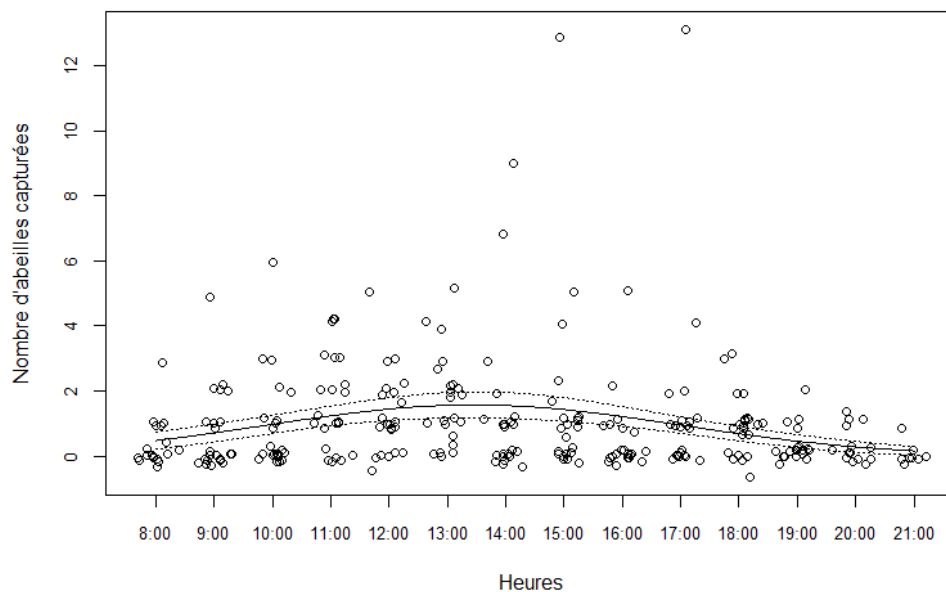
La chasse des abeilles par les frelons est une tâche réservée aux ouvrières. Il est en effet très rare d'observer des reines de frelons chasser devant les ruches, cette tâche étant trop risquée. La chasse par les ouvrières commence le matin pour se terminer le soir. Bien que le nombre de frelons soit constant au cours de la journée, leur efficacité maximum à la capture d'abeilles est atteinte entre midi et 14h00 (Monceau *et al.*, 2013b, Figure 4), probablement du fait que l'énergie solaire est maximale à cet horaire. En effet, des études récentes ont montré que la cuticule de *V. orientalis* fonctionne comme des cellules photovoltaïques, convertissant l'énergie solaire en énergie métabolique (Ishay, 2004 ; Volynchik *et al.*, 2008). Néanmoins, ce principe de fonctionnement serait à approfondir dans le cas de *V. velutina*.

Globalement, à chaque visite, un frelon est capable de repartir vers son nid avec une abeille préalablement découpée afin de ne garder que le thorax, partie renfermant les muscles et donc nutritivement plus riche pour le couvain. Les frelons sont globalement des chasseurs solitaires comme la plupart des Vespidae à l'exception de *V. mandarinia* qui est capable de réaliser un véritable « raid » dirigé contre une colonie d'abeille (Matsuura et Yamane, 1990). *Vespa velutina*

chasse donc en solitaire même si des comportements collaboratifs ont été observés devant les ruches. Les ouvrières chasseuses attrapent principalement les abeilles en vol notamment celles revenant de l’approvisionnement alourdis par leur collecte de nectar, pollen ou propolis (Monceau *et al.*, 2013b, Figure 1). Ils se tiennent à une distance d’une cinquantaine de centimètres de la barbe formée par les abeilles et fondent rapidement sur des abeilles isolées afin de les capturer.

Figure 4 : Nombre d’abeilles capturées par les frelons à pattes jaunes en fonction de l’heure de la journée (le trait plein représente les valeurs prédites par le GLM (modèle linéaire généralisé) \pm intervalle de confiance à 95% en pointillés). (D’après Monceau *et al.*, 2013b).

Number of honeybees caught by yellow-legged hornet workers during the day (the plain line stands for the predicted values fitted with the GLM model \pm 95% confidence interval in dash lines). (From Monceau *et al.*, 2013b).

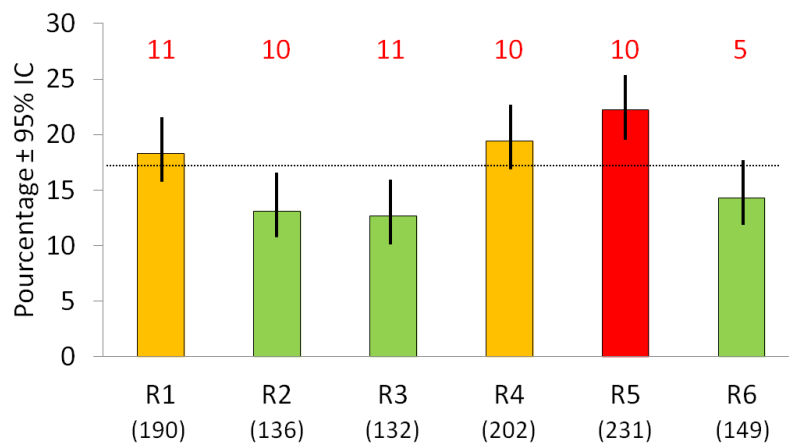


Une expérience de capture-marquage-recapture (CMR) sur 360 individus marqués individuellement avec un code couleur différent a permis d’estimer à 350 le nombre de frelons visitant chaque jour ce rucher avec en moyenne une visite effectuée par demi-journée (Monceau *et al.*, sous presse). Pour ceux effectuant, des visites plus fréquentes, l’intervalle entre deux visites successives semble diminuer au fur et à mesure suggérant un gain d’efficacité de la part des ouvrières chasseuses. Un autre point intéressant est que la distribution des frelons sur le rucher ne semble pas être homogène mais au contraire les ruches semblent plus ou moins attractives, et ce même sur un petit nombre de ruches (Figure 5). La ruche la plus attaquée n’était ni la plus forte ni la moins forte et la nature de l’attraction des frelons reste à établir.

Même si nous avons pu établir que plus de la moitié des frelons marqués étaient fidèles à leur site de prédation (rucher devant lequel ils ont été marqués), nous sommes, dans l’état actuel des connaissances, incapables de déterminer le nombre et la localisation des sites de chasses ou d’approvisionnement exploités par les ouvrières d’une colonie donnée. Il est toutefois légitime de supposer que ce nombre et leur localisation varient durant le cycle en fonction de l’abondance de la ressource, de facteurs climatiques (vents dominants, pression atmosphérique, température, radiation), mais aussi de la taille de la colonie. Actuellement, nous ne connaissons pas le rayon d’action des ouvrières chasseuses. Des distances de plusieurs kilomètres sont toutefois cohérentes avec les capacités de vol de cet insecte, mais aussi avec les nombreuses observations d’apiculteurs.

Figure 5 : Répartition du nombre de visites sur les six ruches suivies (le nombre total de visites est indiqué entre parenthèses). La ligne pointillée représente le pourcentage de visites attendues pour une répartition homogène des visites. Les nombres en rouge correspondent à la taille de la colonie (nombre de cadres avec abeilles, max. = 12). La ruche en rouge était la plus visitée, celles en vert les moins visitées, et en orange les intermédiaires. Remarque : le nombre de visites n'est pas lié au nombre de cadres.

Distribution of the number of hornet visit at 6 beehives (the total number of visits is given in brackets). The dashed line stands for the proportion of equal visits over the 6 hives. The red numbers stand for the honeybee colony size (number of frame with honeybees, max. = 12). The red bar stands for the most visited hive, those in green least visited and in orange the intermediates. Note: The number of visits is not related to the colony size.



COMPORTEMENT DE DÉFENSE DES ABEILLES

Dans son aire d'origine, *V. velutina* est connu pour chasser l'abeille asiatique, *Apis cerana*, mais également l'abeille européenne, *A. mellifera*, qui a été introduite il y a plusieurs dizaines d'années en Asie pour sa productivité. Le comportement anti-prédateur de ces deux espèces d'abeilles ont été largement étudié (Ken *et al.*, 2005 ; Tan *et al.*, 2007, 2010, 2012a, 2012b, 2013) notamment à cause des différences entre l'espèce native et l'espèce introduite. En effet, *A. cerana* a coévolué avec *V. velutina* et différents comportements anti-prédateurs efficaces ont pu être sélectionnés : la barbe d'abeilles à l'entrée de la ruche (« beecarpet », Figure 1), l'agitation des abdomens des abeilles de la barbe (« shimmering ») et la boule thermique (« heat-balling ») où le frelon est emprisonné à l'intérieur d'un agglomérat d'abeilles. L'augmentation de température combinée avec l'asphyxie vont tuer le frelon. A l'exception du « shimmering » qui n'a jamais été observé, *A. mellifera* est capable d'effectuer ce comportement anti-prédateur mais reste moins efficace que *A. cerana* et est donc sujette à une plus forte pression de prédation par *V. velutina* (Ken *et al.*, 2005 ; Tan *et al.*, 2007, 2010, 2012a, 2012b, 2013). En Europe, la situation est équivalente à l'Asie puisque *A. mellifera* est capable de former une barbe d'abeille et de réaliser le « heat-balling » mais cela reste peu efficace pour limiter la prédation de *V. velutina* (Arca *et al.*, 2014).

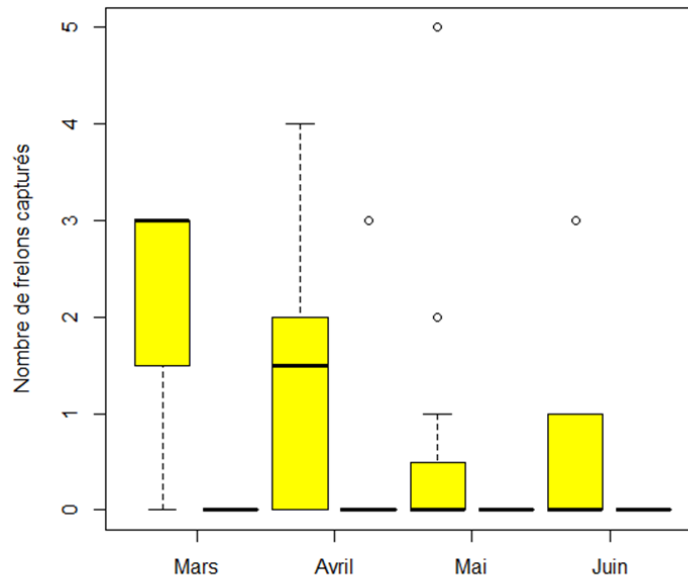
LE PIÉGEAGE DES FRELONS EST-IL UNE STRATÉGIE PÉRENNE ET EFFICACE ?

Le piégeage est classiquement utilisé pour contrôler les populations invasives ou celles de ravageurs. Plusieurs types d'appâts peuvent être employés : des appâts alimentaires ou à base de phéromones en tant qu'attractifs, le tout couplé ou non avec un insecticide pour tuer les cibles. En ce qui concerne *V. velutina*, différents types de piégeage peuvent être envisagés en fonction de la période et du but recherché. Globalement, les appâts de type carbohydrates (sucrés) attirent tous les adultes (fondatrices + ouvrières) alors que les appâts à base de protéines animales (poisson frais) sont efficaces pour les ouvrières en été (Figure 6).

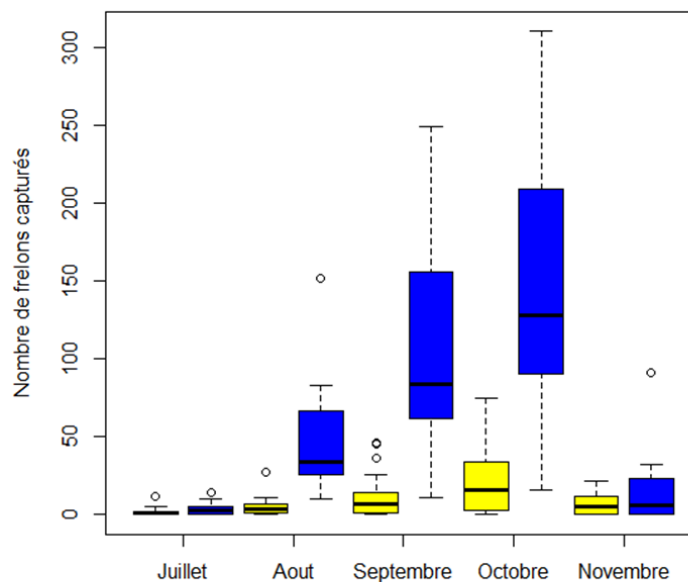
Figure 6 : Rendement de capture (tous les 2-3 jours) de *Vespa velutina* capturés avec deux types d'appâts alimentaire (2 x 2 pièges) : des carbohydrates (sucre) en jaune et des protéines (poisson frais) en bleu au printemps (a) et durant l'été et l'automne (b).

Capture yields (every 2-3 days) of Vespa velutina trapped using two baits (2 x 2 traps): carbohydrates (sugar) in yellow and proteins (fresh fish) in blue in spring (a) and during summer and autumn (blue).

a) Printemps (Spring)



b) Eté/automne (Summer/autumn)



Piégeage des fondatrices

Le piégeage des fondatrices ne s'effectue à ce jour qu'avec des appâts alimentaires de type carbohydrates (sucrés, Figure 6a). Il peut être réalisé soit à l'automne soit au printemps. Cette technique a très tôt été utilisée, aussi bien par les apiculteurs que par les municipalités ou même le grand public et cela malgré des réticences de deux études scientifiques montrant la faible efficacité

de ce type de piégeage, et les effets non-intentionnels négatifs sur l'entomofaune auxiliaire de printemps (Haxaire et Villemant, 2010 ; Monceau *et al.*, 2012). L'expérience d'autres pays confrontés aux invasions de Vespidae tels que la Nouvelle-Zélande montre que, même à grande échelle, le piégeage d'automne est inefficace pour lutter contre l'invasion (Thomas, 1960). Ceci est notamment dû au fait que sur le nombre de fondatrices produites à l'automne, très peu survivent à l'hiver. Ainsi, la sélection naturelle est peut être à ce niveau là bien plus efficace que l'action humaine. Ceci étant, nous pensons que le piégeage des fondatrices dispersantes à l'automne, à proximité des nids serait préférable à celui de printemps.

Au printemps, une fraction inconnue des fondatrices produites à l'automne sort d'hivernage et recherche un site propice pour fonder une colonie. Cette période est considérée comme la plus critique dans le cycle de vie des frelons car la reine est seule pour réaliser l'ensemble des tâches (Spradbery, 1973). Bien que cette technique de lutte soit toujours débattue à l'heure actuelle pour ses différents aspects négatifs, elle reste néanmoins une solution envisageable si elle pouvait être généralisée et sous réserve d'observer certaines précautions visant à limiter l'impact sur l'entomofaune non-cible. Ainsi, en utilisant des pièges ne tuant pas directement les individus piégés, placés à des endroits susceptibles d'être propices aux fondatrices de *V. velutina* (point d'eau par exemple, voir Monceau *et al.*, 2012), en surveillant quotidiennement les pièges, et en relâchant régulièrement les insectes non-cibles, son efficacité pourrait éventuellement être plus importante qu'à l'heure actuelle (Figure 6a). Néanmoins, cela représente un ensemble de contraintes limitant ainsi l'efficacité de la méthode.

Aucune étude à ce jour n'a été capable de quantifier l'impact réel du piégeage de fondatrice de *V. velutina* sur la dynamique populationnelle et invasive de cette espèce. Globalement, la principale limitation est relative à l'usage d'appâts alimentaires. Le développement d'appâts à base de phéromones spécifiques et plus attractifs serait probablement l'issue la plus efficace limitant ainsi les dommages collatéraux.

Piégeage des ouvrières

Le piégeage des ouvrières a principalement pour but de protéger le rucher en proposant aux frelons un appât alimentaire les détournant des abeilles. Ainsi, à cette période, les pièges les plus efficaces sont ceux à base de poisson (Figure 6b). Néanmoins, bien que les rendements de captures soient importants, il ne semble pas réguler efficacement la prédation sur les abeilles. De même que pour le piégeage de fondatrices, des appâts plus attractifs seraient plus efficaces pour une protection optimale des ruchers.

Quelles perspectives pour le piégeage ?

L'efficacité du piégeage apparaît dans tous les cas limitée par la puissance et la spécificité des appâts employés. Dans le cas du piégeage de printemps des fondatrices, la faible abondance de celles ci dans le milieu implique de multiplier le nombre de pièges et de réaliser un réel effort de coordination afin de créer un réseau de piégeage. En effet, les politiques municipales/communales sont extrêmement hétérogènes, certaines municipalités réalisant un piégeage et d'autres non, laissant ainsi des zones libres à l'établissement des colonies de *V. velutina*. À l'inverse, le piégeage des ouvrières cible une population considérable de frelons (comme nous l'avons vu précédemment avec l'expérience de CMR) et le piégeage devient donc juste une solution locale permettant de protéger les ruchers. Par contre, dans sa formule actuelle, il ne peut en aucun cas servir à limiter la croissance des colonies car les frelons peuvent se reporter sur d'autres ressources (c'est-à-dire d'autres proies à chasser).

Dans tous les cas, ce type de lutte engendre très vite des coûts de travail (pose des pièges, surveillance, maintenance des pièges) qui nous paraissent incompatibles avec les contraintes économiques actuelles à moins de pouvoir développer des attractifs à la fois spécifiques et puissants.

PERSPECTIVES POUR LES RECHERCHES FUTURES EN MATIÈRE DE LUTTE ET PRÉVENTION

Comme cela a été abordée pour le piégeage, l'urgence est de trouver des molécules permettant d'augmenter la spécificité et l'efficacité des pièges que ce soit pour capturer les ouvrières sur le rucher ou les fondatrices pour éviter qu'elles puissent fonder leur colonie. Le nid étant l'unité fondamentale d'une colonie, leur détection et destruction systématique est une priorité dans la lutte contre *V. velutina*. La destruction de nid est couramment réalisée surtout pour des nids situés à moins de 20m de hauteur. Pour ceux situés au-delà, des drones pourraient maintenant être efficaces, dans un premier temps pour la détection des nids, en tenant compte de certaines limitations légales (autorisations de vols) et pratiques/techniques (certains nids sont situés bien à l'intérieur des branchages limitant l'accès des drones). Le problème majeur pour les nids réside surtout dans leur détection précoce car souvent *V. velutina* est un locataire discret bien que les colonies atteignent des tailles très importantes à l'automne.

Pour l'instant, la lutte biologique notamment par l'utilisation d'ennemis naturels est limitée. A ce jour, une seule observation de bondrée apivore (*Pernis apivorus*), prédateur naturel d'hyménoptères, s'attaquant à un nid de *V. velutina* a été réalisée (voir Monceau *et al.*, 2014 pour plus de détails). Récemment, une espèce de parasitoïde, *Conops vesicularis*, a été retrouvée dans le corps de reines de *V. velutina* (Darrouzet *et al.*, sous presse). Néanmoins, l'usage de ce parasitoïde à des fins de contrôle restera limité étant donné qu'il s'attaque également à d'autres hyménoptères sociaux tels que les bourdons (Schmid-Hempel, 2001).

En France et dans les pays européens voisins déjà envahis, le but est de mettre en place une lutte basée sur des outils efficaces toujours à développer et surtout coordonnée entre les différents acteurs aussi bien au niveau national qu'europpéen. Pour les pays voisins non-envahis, la meilleure option reste toujours la prévention. Certains pays comme l'Angleterre et la Suisse ont déjà mis en place des plans de surveillance et d'éradication afin de limiter le risque d'invasion de *V. velutina*. Au niveau législatif, la réglementation vis-à-vis des espèces exogènes est très hétérogène au niveau européen. Toutefois, en septembre 2013, la Commission Européenne a déposé un projet de réglementation, accepté par le Parlement européen en avril 2014 laissant envisager une homogénéisation de la réglementation au niveau européen à court terme.

REMERCIEMENTS

Ce projet ainsi que le dernier auteur ont été financés par le Conseil Régional d'Aquitaine en 2012 et 2013. Ce travail fait partie des projets du programme de recherches Labex Cote.

BIBLIOGRAPHIE

Arca, M., 2012 - Caractérisation génétique et étude comportementale d'une espèce envahissante en France: *Vespa velutina* Lepeletier (Hymenoptera, Vespidae). PhD dissertation. Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Arca, M., Papachristoforou, A., Mougél, F., Rortais, A., Monceau, K., Bonnard, O., Tardy, P., Thiéry, D., Silvain, J.-F., Arnold, G., 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.

Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C. Diaz, S., 2000 - Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.

Darrouzet, E., Gévar, J., Dupont, S. A scientific note about a parasitoid that can parasitize the yellow-legged hornet, *Vespa velutina nigrithorax*, in Europe. *Apidologie*, sous presse, doi: 10.1007/s13592-014-0297-y.

Haxaire, J., Villemant, C., 2010 - Impact sur l'entomofaune des pièges à frelon asiatique. *Insectes*, 159, 1-6.

- Ishay, J.S., 2004 - Hornet flight is generated by solar energy: UV irradiation counteracts anesthetic effects. *Journal of Electron Microscopy*, 53, 623–633.
- Ken, T., Hepburn, H.R., Radloff, S.E., Yusheng, Y., Yiqiu, L., Danyin, Z., Neumann, P., 2005 - Heat-balling wasps by honeybees. *Naturwissenschaften*, 92, 492-495.
- Matsuura, M., Yamane, S., 1990. *Biology of vespine wasps*. Springer-Verlag, Berlin.
- Monceau, K., Arca, M., Leprêtre, L., Mougél, F., Bonnard, O., Silvain, J.-F., Maher, N., Arnold, G., Thiéry, D., 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, e66492.
- Monceau, K., Bonnard, O., Moreau, J., Thiéry, D. Spatial distribution of *Vespa velutina* individuals hunting at domestic honeybee hives: heterogeneity at a local scale. *Insect Science*, sous presse, doi: 10.1111/1744-7917.12090.
- Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D., 2012 - Chasing the queens of the alien predator of honeybees: a water drop in the invasiveness ocean. *Open Journal of Ecology*, 2, 183-191.
- Monceau, K., Bonnard, O., Thiéry, D., 2014 - *Vespa velutina* : a new invasive predator of honeybees in Europe. *Journal of Pest Science*, 87, 1-16.
- Monceau, K., Maher, N., Bonnard, O., Thiéry, D., 2013a - Predation dynamics study of the recently introduced honeybee killer *Vespa velutina*: learning from the enemy. *Apidologie*, 44, 209-221.
- Rortais, A., Villemant, C., Gargominy, O., Rome, Q., Haxaire, J., Papachristoforou, A., Arnold G., 2010. A new enemy of honeybees in Europe: the Asian hornet *Vespa velutina*. In : Settele, J. *Atlas of biodiversity risks—from Europe to the globe, from stories to maps*. Pensoft, Sofia, Bulgarie, 11.
- Schmid-Hempel, P., 2001 - On the evolutionary ecology of host–parasite interactions: addressing the question with regard to bumblebees and their parasites. *Naturwissenschaften*, 88, 147-158.
- Spradbery, J.P., 1973. *Wasps: an account of the biology and natural history of social and solitary wasps*. University of Washington Press, Seattle.
- Tan, K., Li, H., Yang, M.X., Hepburn, H.R., Radloff, S.E., 2010 - Wasp hawking induces endothermic heat production in guard bees. *Journal of Insect Science*, 10, 142.
- Tan, K., Radloff, S.E., Li, J.J., Hepburn, H.R., Yang, M.X., Zhang, L.J., Neumann, P., 2007 - Bee-hawking by the wasp, *Vespa velutina*, on the honeybees *Apis cerana* and *A.mellifera*. *Naturwissenschaften*, 94, 469-472.
- Tan, K., Wang, Z., Chen, W., Hu, Z., Oldroyd, B.P., 2013 - The ‘I see you’ prey–predator signal of *Apis cerana* is innate. *Naturwissenschaften*, 100, 245-248.
- Tan, K., Wang, Z., Li, H., Yang, S., Hu, Z., Kastberger, G., Oldroyd, B.P. 2012a -An ‘I see you’ prey–predator signal between the Asian honeybee, *Apis cerana*, and the hornet, *Vespa velutina*. *Animal Behaviour*, 83, 879-882.
- Tan, K., Yang, M.X., Wang, Z.W., Li, H., Zhang, Z.Y., Radloff, S.E., Hepburn, H.R., 2012b - Cooperative wasp-killing by mixed-species colonies of honeybees, *Apis cerana* and *Apis mellifera*. *Apidologie*, 43, 195-200.
- Thomas, C.R., 1960 - The European wasp (*Vespula germanica* Fab.) in New Zealand. *New Zealand Department of Scientific and Industrial Research Information Series*, 27, 5-74.
- Villemant, C., Muller, F., Haubois, S., Perrard, A., Darrouzet, E., Rome, Q., 2011 - Bilan des travaux (MNHN et IRBI) sur l’invasion en France de *Vespa velutina*, le frelon asiatique prédateur d’abeilles In : Barbançon, J.-M., L’Hostis, M. *Proceedings of the Journée Scientifique Apicole, Arles*. ONIRIS-FNOSAD, Nantes, France, 3-12.
- Volynchik, S., Plotkin, M., Bergman, D.J., Ishay, J.S., 2008 - Hornet flight activity and its correlation with UVB radiation, temperature and relative humidity. *Photochemistry and Photobiology*, 84, 81-85.