

BILAN DES TRAVAUX (MNHN ET IRBI) SUR L'INVASION EN FRANCE DE *VESPA VELUTINA*, LE FRELON ASIATIQUE PRÉDATEUR D'ABEILLES

Claire Villemant¹, Franck Muller¹, Sandy Haubois¹, Adrien Perrard¹, E. Darrouzet², Quentin Rome¹

¹ Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR7205, CP50, 45 rue Buffon, 75005 Paris, France

² Institut de Recherche sur la Biologie de l'Insecte, IRBI, UMR 6035, Faculté des Sciences et Techniques, Université François Rabelais, Parc Grandmont, 37200 Tours, France

Contact : villeman@mnhn.fr

RESUME : Le frelon *Vespa velutina* a été introduit en France avant 2004, probablement via le commerce horticole international. Il s'est répandu depuis dans au moins 39 départements français et a été signalé en 2010 pour la première fois en Espagne. L'invasion qui progresse inexorablement vers le Nord et l'Est est inquiétante surtout pour la filière apicole car les abeilles sont l'une des proies préférées du frelon. Les travaux entrepris depuis 2007 sur cette espèce par le MNHN et l'IRBI dans le cadre d'un projet financé par France Agrimer (Programme Communautaire pour l'Apiculture) avaient pour buts de :

1) suivre le front d'invasion et les fluctuations de populations de *V. velutina* par un recensement annuel des nids sur la base de l'INPN. Les modèles appliqués à ces données ont permis de déterminer les potentialités d'expansion du frelon en Europe et facilitent ainsi l'élaboration d'une surveillance dans les zones à risque.

2) approfondir les connaissances sur la biologie de cette espèce peu connue dans son aire d'origine pour déterminer notamment la taille des colonies et l'importance de la génération sexuée. Ces paramètres permettront d'évaluer son impact qualitatif et quantitatif sur les abeilles domestiques, les pollinisateurs et autres arthropodes à partir de l'étude du régime alimentaire et d'une estimation de la biomasse de proies nécessaire au développement d'une colonie.

3) caractériser la signature coloniale de *V. velutina* par l'analyse des profils en hydrocarbures cuticulaires (CHCs), outil qui permettra d'affiner les connaissances sur le comportement de prédation de l'espèce envers les abeilles domestiques (aire de prédation, concurrence entre colonies pour un même rucher, etc.).

Cet article fait le bilan des premiers résultats obtenus par le MNHN et l'IRBI. Ils montrent que *V. velutina* se répand très rapidement à travers la France et risque d'envahir la majeure partie de l'Europe occidentale. Le développement saisonnier des colonies est décrit et le nombre moyen d'ouvrières et de sexués produits par colonie est estimé. L'étude du régime alimentaire montre que les abeilles domestiques, les guêpes sociales, les diptères pollinisateurs et nécrophages sont parmi les proies les plus communes, la prédation sur les abeilles étant maximale en milieu urbanisé. Enfin l'étude des hydrocarbures cuticulaires montre que chaque colonie possède sa propre signature chimique et que des individus de nids différents peuvent chasser devant les mêmes ruchers. Mieux caractériser les colonies de *V. velutina* en termes d'effectif et de biomasse et mieux chiffrer la pression qu'elles exercent sur l'apiculture et les pollinisateurs est un préalable essentiel à l'élaboration de modèles permettant d'évaluer les risques dans les pays voisins de la France, qu'ils soient déjà envahis (Espagne) ou très fortement menacés (Belgique, Pays-Bas, Grande Bretagne, Portugal, Italie...). Ainsi, des moyens coordonnés et efficaces de surveillance et/ou de lutte contre cet envahisseur pourront être rapidement mis en place dans toutes les régions où la présence de *V. velutina* est suspectée ou avérée.

MOTS CLES : *Vespa velutina*, cycle biologique, régime alimentaire, expansion, risques d'invasion, signature coloniale

INTRODUCTION

L'invasion du frelon asiatique à pattes jaunes, *Vespa velutina*, en France constitue le premier cas d'introduction d'un Vespidae exotique en Europe (Rasplus et al., 2010). L'espèce a été observée pour la première fois en Aquitaine en 2004, dans la région d'Agen (Haxaire et al., 2006 ; Villemant et al., 2006a, b). Elle s'est répandue depuis très rapidement dans près de la moitié sud-ouest de la France.

V. velutina est connu depuis longtemps en Asie pour son activité prédatrice envers les abeilles (Van der Vecht, 1957 ; Shah et Shah, 1991 ; Abrol, 1994 ; Tan et al., 2007). Depuis 2007 en France, alors que le secteur apicole subit déjà une nette régression (VanEngelsdorp et Meixner, 2010) sous la pression de multiples facteurs antagonistes, les signalements (vérifiés ou non) de ruches dévastées par le frelon asiatique ont créé le désarroi parmi les apiculteurs. Bien que le varroa, les maladies virales ou les pesticides constituent des menaces beaucoup plus importantes pour l'apiculture européenne (Ellis et al., 2010), le frelon asiatique apparaît comme un facteur supplémentaire de déclin des colonies d'abeilles déjà fragilisées (Jourdain, 2010). Le grand public aussi s'inquiète des risques de piqûres à la vue des gros nids découverts après la chute des feuilles dans la frondaison des arbres. Le Comité de Coordination de Toxicovigilance n'a toutefois constaté aucune augmentation du nombre de piqûres d'hyménoptères dans les départements colonisés depuis 1 à 4 ans par *V. velutina* (Haro et al., 2010).

Dès 2007, l'éradication de *V. velutina* était considérée comme impossible en raison de son implantation géographique trop étendue et de la forte densité de ses colonies. Un programme de recherche a été élaboré dans le but d'enregistrer un maximum de connaissances sur la biologie de l'envahisseur, son origine et ses potentialités d'expansion, son impact sur les abeilles et les méthodes de lutte à mettre en œuvre. L'étude (2008-2011), entreprise par le Muséum National d'Histoire Naturelle (UMR7205 MNHN-CNRS et INPN) en collaboration avec le laboratoire LEGS (CNRS et IRD) de Gif-sur-Yvette, l'INRA de Bordeaux (Unité de Santé Végétale) et l'IRBI de Tours, est financée par France AgriMer dans le cadre du programme communautaire pour l'Apiculture. Elle a pour objectifs :

1) de suivre le front d'invasion et les fluctuations de populations de *V. velutina* par un recensement annuel des nids sur la base de l'INPN. Les modèles appliqués à ces données ont permis de déterminer les potentialités d'expansion du frelon en Europe avec pour objectif final de faciliter l'organisation d'une surveillance dans les zones à risque (MNHN/INPN).

2) d'approfondir les connaissances sur la biologie de *V. velutina*, espèce peu connue dans son aire d'origine, pour déterminer notamment la taille de ses colonies et l'importance de la génération sexuée. L'étude du régime alimentaire et l'évaluation de la biomasse de proies nécessaire au développement d'une colonie permettront d'évaluer l'impact qualitatif et quantitatif d'une colonie de frelons sur l'entomofaune, et plus particulièrement sur les abeilles domestiques et les pollinisateurs (MNHN, CNRS/LEGS, IRBI).

3) de déterminer le mode de dispersion et la dynamique de l'invasion du frelon en France par le développement de marqueurs moléculaires (modèles abeilles et espèces invasives), travail qui est à la base de toute étude d'impact dans des problématiques d'espèces envahissantes (CNRS-IRD/LEGS, MNHN).

4) d'évaluer l'impact de *V. velutina* sur les ruchers, analyser les comportements de prédation du frelon et de défense des abeilles (CNRS/LEGS)

5) de déterminer la signature coloniale de *V. velutina* par analyse des profils en hydrocarbures cuticulaires (CHCs), outil qui permettra d'affiner l'étude du comportement de prédation de l'espèce envers les abeilles (aire de prédation, concurrence entre colonies, etc.) (IRBI, MNHN)

6) initier la mise au point de techniques de piégeage ciblant spécifiquement *V. velutina*, sans porter atteinte aux espèces non cibles (INRA, MNHN).

Les travaux présentés ici ne concerneront que les points 1, 2 et 5 abordés par le MNHN et l'IRBI. Les autres points développés dans le projet ont fait ou feront l'objet de publications séparées (cf. Rome et al., ce volume) ou ultérieures (Arca et al., en préparation) .

ORIGINE ET CARACTERISTIQUE DE LA LIGNEE INVASIVE

L'Asie est le centre de diversification des frelons ; 19 des 22 espèces décrites du genre *Vespa* se rencontrent exclusivement entre l'Asie et l'Océanie, alors que deux autres se sont répandues naturellement vers l'ouest (Carpenter et Kojima, 1997). *V. orientalis* a atteint le Bassin méditerranéen tandis que *V. crabro* occupe toute l'Europe occidentale.

Le frelon invasif *V. velutina*, dont on distingue 12 variétés, est répandu du Népal et du nord de l'Inde jusqu'à l'est de la Chine, la Péninsule Indochinoise et l'Archipel Indonésien. La variété introduite en Europe, *V. velutina nigrithorax* n'est présente que dans la partie tempérée de cette aire, du Cachemire (Inde) et du Bhoutan à la Chine. Dans les années 2000, elle a été introduite en France mais aussi en Corée (Kim et al., 2006) où son expansion demeure toutefois limitée (Jung et al., 2008). Elle est en effet confrontée en Corée aux six espèces de frelons locales alors qu'en France une seule espèce, le frelon d'Europe *V. crabro*, est présente (Kim et al., 2010).

Comme d'autres espèces invasives, *V. velutina* n'est pas soumise en France aux multiples facteurs antagonistes (capacité de défense des proies, compétition, ennemis naturels...) qui limitent ses populations et son impact économique dans son aire d'origine. Sa multiplication est aussi favorisée par l'abondance d'une de ses principales proies, l'abeille *Apis mellifera*.

L'origine de la lignée invasive de *V. velutina* en France n'est pas encore confirmée. Sa présence dans le Lot-et-Garonne est attestée depuis 2004 et des informations recueillies localement laissent à penser que des fondatrices hivernantes ont pu être importées avec des poteries provenant de Chine (Villemant et al., 2006a). Les études moléculaires ont permis de bien caractériser la lignée invasive. Sa forte homogénéité génétique et l'absence de structuration géographique de sa diversité montrent qu'elle dérive d'un phénomène d'introduction unique. La faible variabilité mise en évidence par les marqueurs microsatellites suggère en outre qu'elle serait issue de l'introduction d'un petit nombre de fondatrices voire d'une seule femelle fécondée par plusieurs mâles (Arca et al., 2009a).

Suite à une importante collecte de frelons réalisée en été 2010 par le MNHN dans les provinces autour de Shanghai, des analyses moléculaires comparatives entre populations chinoises et françaises de *V. velutina nigrithorax* sont en cours pour vérifier la validité de l'hypothèse d'introduction à partir de cette région de Chine (Arca et al., en préparation).

EXPANSION DE L'INVASION

Le recensement des nids à partir des signalements enregistrés sur la base de l'Inventaire National du Patrimoine Naturel (<http://inpn.mnhn.fr>) a permis de cartographier la distribution de *V. velutina* en France et de suivre depuis 2004 la progression annuelle de son invasion (INPN, 2010). Les données proviennent de différents services de l'état ou régionaux, de syndicats d'apiculteurs, d'associations naturalistes, de désinsectiseurs ainsi que de nombreux particuliers informés par les articles publiés dans les médias et sur internet. Les données sont transmises au MNHN directement en ligne ou via une fiche téléchargeable sur le site de l'INPN ; cette fiche est également diffusée par la revue La Hulotte (N°92).

Même si ces données demeurent incomplètes, elles montrent que *V. velutina* s'est très rapidement répandu à travers notre pays. On a dénombré chaque année les nids et départements envahis : 3 nids/1 département en 2004, 5 nids/2 en 2005, 223/13 en 2006, 1 613/21 en 2007 (avec un nid signalé en Côte-d'Or, à 300 km du front d'invasion), 1 234/24 en 2008 (avec un nid en Ile-et-Vilaine à 200 km du front) et 1 637/32 en 2009 (soit environ 190 000 km² envahis) avec un nid détruit au Blanc-Mesnil (Seine-Saint-Denis). Le recensement de 2009 demeure incomplet car plusieurs services départementaux n'ont pas encore envoyé leurs recensements. En 2010, sept nouveaux départements sont déjà envahis : Côtes-d'Armor, Loir-et-Cher, Loire-

Atlantique, Mayenne, Pyrénées-Orientales, Sarthe. Des frelons ont été capturés aussi près de Nice (Alpes-Maritimes) mais aucun nid n'a été découvert pour l'instant. Par ailleurs, aucun nid n'a été signalé d'Ile-de-France en 2010. Enfin, *V. velutina* est signalé pour la première fois en 2010 en Espagne, dans le Pays basque espagnol et en Navarre (Pagola et Castro, 2010), alors que sa présence à Bayonne était connue depuis 2006 (Villemant et al., 2006b, 2008-2010 ; Rome et al. 2009a).

Le recueil des données de 2010 ne s'achèvera qu'en 2011. Beaucoup de nids ne sont découverts qu'en hiver et un important travail de vérification est par ailleurs nécessaire avant d'entrer les données dans la base. Un bon tiers des signalements qui parviennent à l'INPN est en effet erroné (confusion avec les nids d'autres espèces voire avec des nids de pies, etc.) ou correspondent à des doublons (Rome et al., 2009a ; INPN, 2010). La DDSV 47 a comptabilisé ainsi deux fois plus de nids en 2007 que les années suivantes (609 en 2007, 267 en 2008, 330 en 2009), mais aucune vérification n'avait pu être faite en 2007 puisque les données étaient fournies à l'échelle communale. Les années suivantes, la DDSV 47 a envoyé les coordonnées individuelles des nids, ce qui a facilité les contrôles (Rome et al., 2009a).

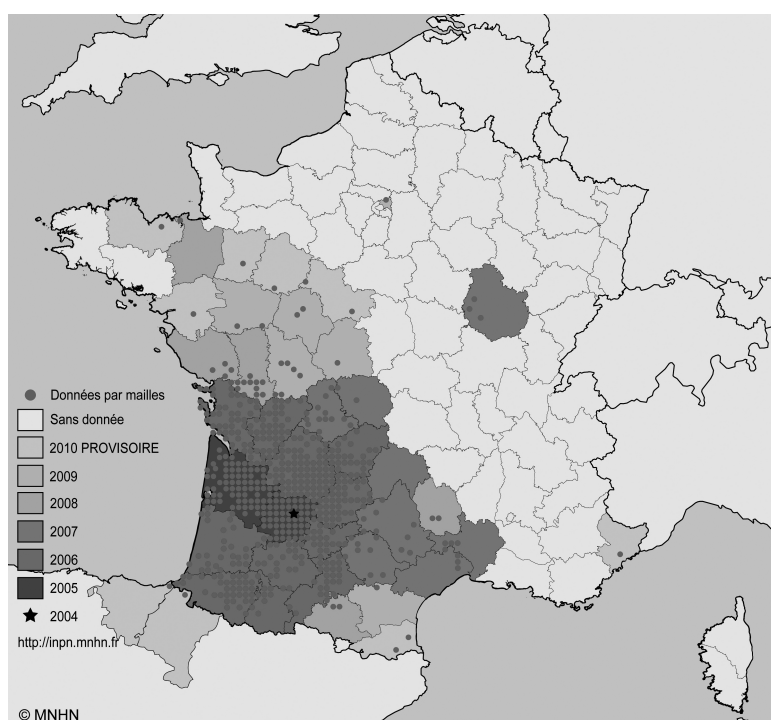


Figure 1. Progression de l'invasion de *V. velutina nigrithorax* en France et en Espagne

Entre 2007 et 2009, le niveau de population du frelon est demeuré bas (moins de 20 nids signalés par an depuis 2007) dans l'Aveyron, la Côte-d'Or, le Gers, les Hautes-Pyrénées, l'Hérault, le Tarn et le Tarn-et-Garonne, tandis qu'aucun nouveau nid n'a été recensé dans le Cantal et la Creuse depuis les premiers signalements de 2007. Le nombre de nids observés a par contre nettement augmenté (de quelques uns à plus d'une soixantaine) en Corrèze, en Haute-Garonne, dans les Landes, mais surtout dans les Pyrénées-Atlantiques où on est passé d'un seul nid signalé 2007 à 247 nids en 2009. La Gironde avec 440 nids enregistrés en 2009 (dont 329 dans la seule commune urbaine de Bordeaux) demeure le département le plus infesté, avec les forts dégâts observés localement sur ruchers (Villemant, 2008-2010)

En se basant sur les données Corine Land Cover (CLC, 2006) des sites correspondant à 4 107 nids correctement répertoriés entre 2007 et 2009, on constate qu'environ 49% des nids sont installés en zone urbaine ou périurbaine et 43% en milieu agricole, contre 7% seulement en milieu forestier et 1% en milieux humides (marais, bord d'estuaires...). Enfin sur les 1910 nids

pour lesquels l'information est disponible, environ 3% sont placés à moins de 2 m du sol (buissons, haies, ronciers, très rarement dans le sol), 21% entre 2 et 10 m (arbres ou bâtiments) et 75% à plus de 10 m dans la frondaison des grands arbres (Villemant et al., 2011).

CYCLE DE DEVELOPPEMENT ET IMPORTANCE DE LA GENERATION SEXUEE

En dehors des dégâts qu'il cause aux ruchers, on connaît très mal la biologie de *V. velutina* dans son aire d'origine (Matsuura, 1973 ; Martin, 1995 ; Nakamura et Sonthichai, 2004). Les données sur l'évolution saisonnière, la densité et le taux de multiplication d'une colonie ont été obtenues par la dissection de 64 nids collectés entre 2007 et 2009 à différentes périodes de l'année. Le nombre d'individus produits par un nid a été estimé d'après la formule de Edwards (1980) à partir du nombre de cellules le long du grand diamètre de chaque galette et du nombre moyen de méconiums par cellule. Chaque larve excréant un amas de fèces avant sa nymphose, ce dernier chiffre représente le nombre d'individus élevés par cellule. Tous les adultes présents dans le nid ont été comptés. Ouvrières et futures fondatrices ayant en fin de saison des tailles très voisines, nous avons démontré que la distinction de ces deux castes pouvait se baser sur le poids sec des femelles (Villemant, 2008-2010). Ces estimations permettent d'établir un graphique montrant l'évolution d'une colonie moyenne au cours du temps (Fig. 2).

Le cycle de développement de *V. velutina* en France est similaire à celui des autres Vespinae de climat tempéré (Spradbery, 1973). La reine fonde sa colonie au printemps (février-avril), dans un endroit abrité (ruchette, cabane, trou de mur, bord de toiture, roncier...) mais, comme pour d'autres frelons (Matsuura et Yamane, 1990), la colonie délocalise vers un autre nid construit à un emplacement plus dégagé et plus élevé lorsque le site primaire devient trop étroit ou l'environnement défavorable (Villemant, 2008-2010).

D'abord sphérique, le nid devient ovoïde en fin de saison lorsque les ouvrières ont renforcé le sommet de plusieurs épaisseurs de carton alvéolé qui protègent le nid des intempéries. Un nid mature mesure en général de 40 à 60 cm de diamètre et renferme 5 ou 6 galettes de cellules ouvertes vers le bas. Mais les plus gros nids peuvent atteindre 1 m de haut et 80 cm de diamètre et renfermer jusqu'à 11 galettes de cellules. Les nids de *V. velutina* se distinguent aisément de ceux des autres guêpes sociales européennes par leur ouverture étroite toujours disposée latéralement (Rome et al., 2009a ; Villemant, 2008-2010 ; INPN, 2010)

On a estimé à 6 000 en moyenne le nombre total d'individus produits par un nid mature au cours d'une saison. Mais les plus grosses colonies pourraient produire plus de 15 000 individus.

Nombre d'individus

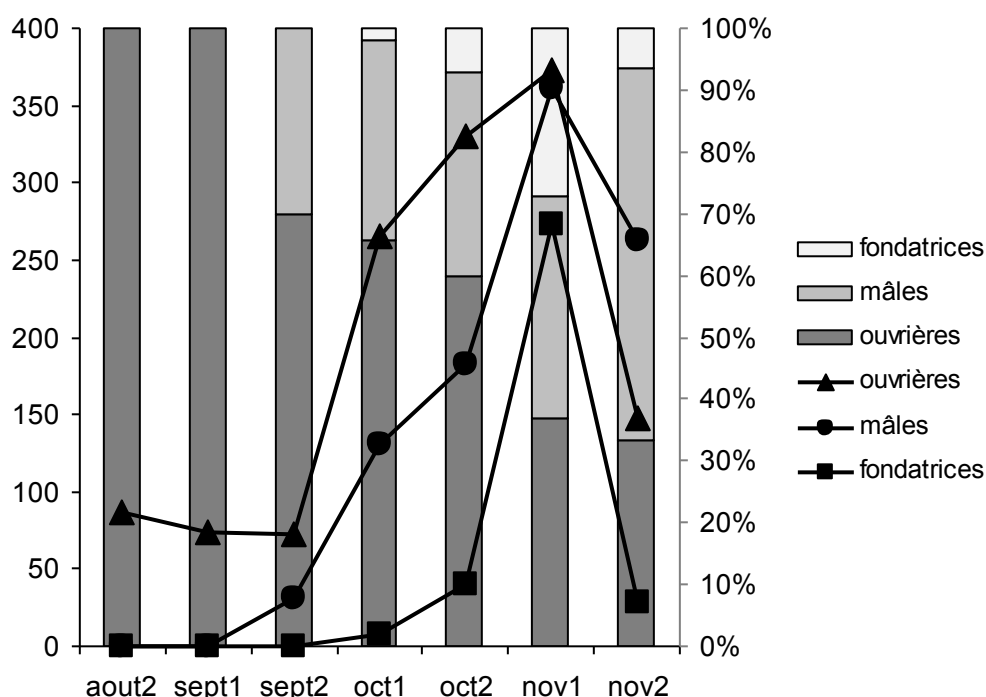


Figure 2. Evolution du nombre moyen (courbes) et de l'abondance relative (histogrammes) des différentes castes d'une colonie de *V. velutina* (par quinzaine de mi-août à fin novembre)

Les premiers mâles adultes apparaissent à partir de la mi-septembre et les premières fondatrices début octobre. Durant cette période, le nombre des ouvrières augmente lui aussi très fortement afin d'assurer le nourrissage des larves sexuées et le gavage des adultes qui ont déjà émergé. Le nombre d'adultes dans le nid atteint son maximum début novembre (Fig. 2). Il diminue ensuite rapidement avec l'essaimage des sexués, la mort de la reine et celle, progressive, des ouvrières et du reste du couvain. Seules survivent les futures fondatrices qui recherchent un abri pour hiverner dans le sol, les tas de bois et des anfractuosités diverses. Un nid vide n'est jamais réutilisé mais peut persister pendant plusieurs mois après la mort de la colonie. On y trouve parfois en hiver quelques survivants, ce sont des femelles sexuées qui ont émergé trop tardivement pour essaimer et qui ont souvent des ailes atrophiées. Elles ne sont pas fécondées et ne fonderont pas de nid l'année suivante (Villemant, 2008-2010).

REGIME ALIMENTAIRE ET COMPORTEMENT DE PREDATION

Pour analyser le spectre de proies de *V. velutina*, plus de 2 500 boulettes de proies ont été collectées entre 2007 et 2010 en capturant des frelons rapportant leurs proies au nid. L'identification des boulettes collectées entre 2007 et 2009 a permis de comparer le spectre de proies du frelon en fonction de l'environnement du nid : urbanisé, agricole ou forestier (Fig. 3).

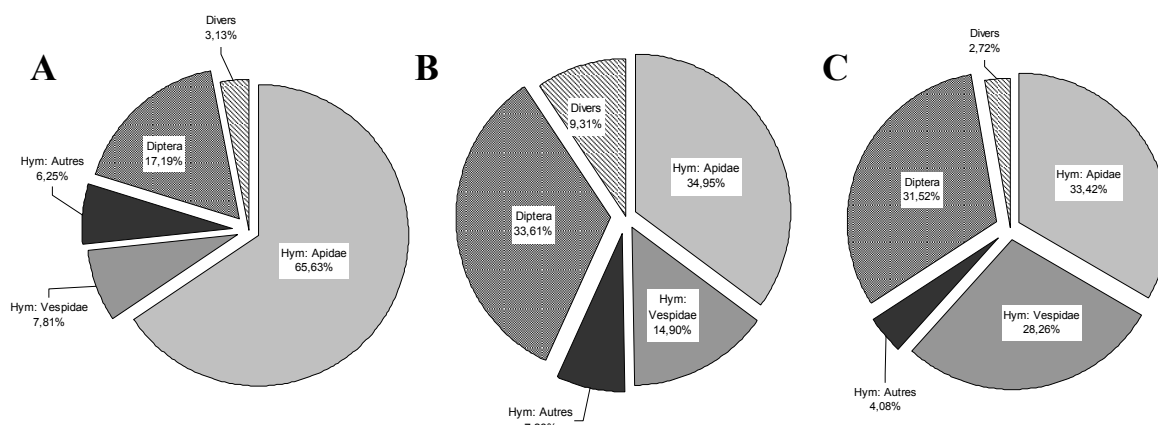


Figure 3. Proportions des principales catégories de proies de *V. velutina* en fonction de l'habitat : urbanisé (A), agricole (B) ou forestier (C)

V. velutina consomme une très grande variété d'insectes, avec une nette préférence pour les hyménoptères sociaux (abeille domestique : 37%, guêpes communes : 18%) et des diptères (34%) essentiellement floricoles (syrphides) et nécrophages (calliphorides, muscides). Compte tenu de l'importance des proies capturées au cours d'une saison par une colonie ayant atteint la maturité, l'impact du frelon sur les populations de syrphes et d'abeilles apparaît loin d'être négligeable et pourrait avoir des conséquences sur les services de pollinisation qu'ils assurent. Par ailleurs, la prédation du frelon sur les abeilles domestiques apparaît plus forte en milieu urbanisé, là où la diversité des proies disponibles est la plus faible (Muller et al., 2009).

A ce jour, près d'un tiers des proies examinées n'a pas pu être identifié au-delà de l'ordre, voire moins dans le cas d'insectes à téguments mous ou de chair de vertébré. Une méthode de barcoding a été mise au point qui permettra d'approfondir ces identifications. La comparaison des barcodes des boulettes avec ceux d'espèces proies potentielles permettra d'affiner considérablement les connaissances sur la diversité spécifique des proies de cette espèce.

Devant les ruches, les ouvrières de *V. velutina* attendent en vol stationnaire le retour des butineuses. Lorsqu'une abeille arrive chargée de pollen, un frelon l'attrape en vol puis s'accroche à une branche pour la dépecer, ne conservant que le thorax qui renferme les épais muscles du vol. Les boulettes ramenées au nid sont malaxées par les ouvrières qui en nourrissent les larves. Les adultes n'absorbent que des liquides sucrés, et le suc protéique très énergétique que régurgitent les larves lorsqu'ils les sollicitent (Matsuura et Yamane, 1990).

L'impact de *V. velutina* sur les ruchers n'est pas dû seulement aux abeilles qu'il prélève mais aussi à sa présence permanente devant les ruches, qui entraîne un arrêt de l'activité de butinage. Si ses réserves de miel deviennent insuffisantes, la colonie d'abeilles peut mourir de malnutrition au cours de l'hiver suivant (Arca et al., 2009b). L'abeille asiatique, *Apis cerana*, qui est confrontée aux attaques de frelons depuis toujours, a développé une stratégie de défense efficace contre ce prédateur (Tan et al., 2007 ; Villemant, 2008) ; les abeilles l'entourent en masse compacte et vibrent des ailes pour augmenter la température dans la boule jusqu'à ce que le frelon meurt d'hyperthermie. Il succombe à 45°C alors que les abeilles supportent jusqu'à 50°C. Depuis que son élevage s'est développé il y a une cinquantaine d'années, *A. mellifera* a développé en Asie le même moyen de lutte contre les frelons, mais son adaptation étant plus récente, sa défense est moins efficace (Abrol, 1994 ; Tan et al., 2007). On peut espérer qu'en Europe, elle acquerra aussi des moyens de défense efficaces dans les décennies à venir (Rortais et al., 2010 ; Arca et al., en préparation).

PROFIL D'UNE COLONIE EN HYDROCARBURES CUTICULAIRES

La reconnaissance des congénères d'un même nid (*nestmate recognition*) grâce à leur signature chimique est un mécanisme clef de la cohésion d'une colonie. Ce phénomène est lié à la présence d'hydrocarbures (composés lipidiques) présents sur la cuticule (CHCs). Ces

composés ont plusieurs rôles : ils protègent de la dessiccation (barrière limitant la perte d'eau) et jouent un rôle majeur comme médiateurs chimiques dans les processus de reconnaissance entre individus. La nature et l'abondance de chacune de ces molécules déterminent une signature chimique propre à chaque espèce, colonie, caste, stade de développement, sexe et individu.

Les CHCs d'ouvrières, collectées en Gironde ou en Dordogne dans 8 nids différents, ont été extraits avec 500 µl de pentane, dont 2 µl ont été injectés dans un chromatographe en phase gazeuse couplé avec un détecteur FID (détecteur à ionisation de flamme). 41 pics de CHCs ont été mis en évidence. L'analyse a porté sur les pourcentages relatifs des aires des 24 pics dont la valeur de ce paramètre était supérieure à 1% (Darrouzet et al., 2009). Les analyses multivariées (ACP) basées sur ces données montrent que 78,6% des individus des 8 colonies comparées deux à deux présentaient une signature coloniale distincte (Porte et al., 2010).

L'analyse des profils cuticulaires de 23 ouvrières capturées en Dordogne devant la même ruche ont montré qu'elles formaient deux groupes distincts, confirmant que les individus de colonies différentes pouvaient s'attaquer aux mêmes ruches (Porte et al., 2010). Il faudra vérifier dans l'avenir si un tel comportement se manifeste aussi en Asie ou s'il est propre à une population formée d'individus génétiquement très proches. Un tel comportement devra aussi être pris en compte dans la mise au point de moyens de lutte pour protéger les ruchers.

RISQUES D'INVASION

Prédire les risques d'expansion de *V. velutina* en Europe est un préalable indispensable à la mise en place précoce de méthodes de contrôle du prédateur en vue de la protection des ruchers. Les jeux de données d'occurrence de la variété *nigrithorax*, dans sa zone d'origine comme dans la zone d'invasion (France et Corée), ont servi de base à un travail de modélisation écologique. On peut, grâce aux modèles de niche, déterminer quels sont les territoires d'invasion potentiels d'une espèce invasive. L'emploi du modèle MAXENT avait permis une première estimation des potentialités d'expansion de l'espèce en Europe et dans le monde (Rome et al., 2009b). Huit autres modèles de niche ont été utilisés qui confirment les prévisions de MAXENT (Villemant et al., 2011). La plupart des pays d'Europe ont un risque non négligeable de voir *V. velutina* s'y acclimater, avec une probabilité plus forte le long des côtes atlantiques, depuis le nord du Portugal à l'Irlande, l'Angleterre et les Pays-Bas au nord, et à l'Italie du nord vers le sud. D'autres régions d'Europe sont aussi, quoique plus faiblement menacées, jusqu'au sud de la Scandinavie et à l'ouest de la Russie vers le nord, la Géorgie et la Mer Noire à l'est. Enfin, plusieurs régions du monde (Afrique du sud, Australie, Nouvelle Zélande, Sud de l'Amérique du sud) sont aussi potentiellement menacées, dans la mesure où le scénario d'importation du frelon via le commerce international peut facilement se répéter. Il est intéressant de constater que l'aire de distribution potentielle de *V. v. nigrithorax* se rapproche beaucoup de celle de la guêpe européenne *Vespa germanica*, qui a envahi de vastes territoires notamment dans l'hémisphère sud (Villemant et al., 2011 ; Beggs et al., 2011).

CONCLUSION

Dans le passé, les importations accidentelles de frelons dans différentes régions du monde n'ont jamais été suivies d'acclimatation. Une seule espèce, *V. crabro*, a été volontairement introduite au 19^e siècle en Amérique du nord pour lutter contre des pullulations de chenilles forestières ; elle s'est répandue depuis dans l'est des Etats-Unis et du Canada (Shaw et Weidhaas, 1956 ; Carpenter et Kojima, 1997) sans poser de problèmes écologiques majeurs.

Plusieurs espèces de guêpes sociales ont par contre été introduites involontairement depuis le 19^e siècle dans diverses îles et continents ; elles y provoquent souvent d'importants dégâts économiques et écologiques (Kenis et al., 2009 ; Beggs et al., 2011). Les espèces européennes *V. germanica* et *V. vulgaris* abondent ainsi dans les hêtraies indigènes de Nouvelle Zélande ; elles s'y nourrissent d'arthropodes vulnérables et privent les oiseaux et insectes autochtones d'une importante source de nourriture en pillant l'abondant miellat sécrété par une cochenille

forestière locale (Beggs et al., 2001). En Australie, *V. germanica* semble être aussi responsable du déclin du poliste indigène *Polistes humilis* (Kasper et al., 2004), tandis qu'elle est devenue l'un des principaux prédateurs de l'entomofaune des steppes du sud de l'Argentine ; elle s'attaque aussi aux abeilles mais ses dégâts ne sont significatifs que sur les ruches en mauvaise santé (Sackmann et al., 2000). A ce jour, aucune des méthodes utilisées dans ces différents pays n'a permis de contrôler avec succès les populations de ces envahisseurs (Beggs et al., 2011).

Les données accumulées au cours des trois premières années du projet ont permis de mieux connaître le régime alimentaire et les capacités de multiplication de *V. velutina* en France, ainsi que ses potentialités d'expansion à travers l'Europe. Mieux caractériser ses colonies en termes d'effectif et de biomasse et mieux chiffrer la pression qu'elles exercent sur l'apiculture et les pollinisateurs est un préalable essentiel à l'élaboration de modèles permettant d'évaluer les risques dans les pays voisins de la France, qu'ils soient déjà envahis (Espagne) ou très fortement menacés (Belgique, Pays-Bas, Grande Bretagne, Portugal, Italie...) (Villemant et al., 2011).

Dans ce but, l'élaboration d'un projet européen impliquant des spécialistes de l'apiculture, des écologues et des modélisateurs est en cours. L'objectif final de tous ces travaux est de mettre le plus vite possible à la disposition du plus grand nombre les résultats des recherches et les conclusions qui en découlent, afin que des moyens coordonnés et efficaces de surveillance et/ou de lutte contre cet envahisseur puissent être rapidement mis en place dans toutes les régions où la présence de *V. velutina* est suspectée ou avérée.

REMERCIEMENTS

Un grand merci aux très nombreuses personnes qui ont contribué à l'avancement de ce travail en signalant ou collectant des individus ou des nids de frelon asiatique, en nous faisant part de leurs observations et en nous accueillant sur le terrain. Merci tout particulièrement à Mme Dufour et MM. Ceyral, Cohen, Deloustal, Lavignotte et Puga pour leur contribution active à cette étude.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrol D.P., 1994. Ecology, behaviour and management of social wasp, *Vespa velutina* Smith (Hymenoptera: Vespidae), attacking honeybee colonies. Korean Journal of Apiculture, 9, 5-10.
- Abrol D.P., 2006. Defensive behaviour of *Apis cerana* F. against predatory wasps. Journal of Apiculture Science, 50, 39-46.
- Arca M., Capdevielle-Dulac C., Nadeau C., Villemant C., Arnold G., Silvain J.-F., 2009a. Genetic characterization of the invasive populations of *Vespa velutina* in France. Apimondia, Montpellier, France, 15-20 Septembre.
- Arca M., Papachristoforou A., Maher N., Arnold G., Rortais A. 2009b. Defensive behaviour of *Apis mellifera* against the invasive Asian Hornet (*Vespa velutina*) in south-west of France. Apimondia, Montpellier, France, 15-20 Septembre.
- Abrol D.P., 1994. Ecology, behaviour and management of social wasp, *Vespa velutina* Smith (Hym.: Vespidae), attacking honeybee colonies. Korean Journal of Apiculture, 9, 5-10.
- Beggs J. 2001. The ecological consequences of social wasps (*Vespula* spp.) invading an ecosystem that has an abundant carbohydrate resource. Biological Conservation, 99, 17-28.
- Beggs J., Brockerhoff E., Corley J., Kenis K., Masciocchi M., Muller F., Rome Q., Villemant C., 2011. Invasive hornets and wasps. In: H. Roy, R. Ware, L. Handley-Lawson, P. De Clercq, E. Wajnberg (eds). Invasive arthropod predators and parasitoids: an ecological approach. Biocontrol (sous presse).
- Carpenter J.M., Kojima J., 1997. Checklist of the species in the subfamily Vespinae (Insecta: Hymenoptera: Vespidae). Natural History Bulletin, Ibaraki University, 1, 51-92.
- CLC 2006. Base de données d'Occupation des sols - CORINE Land Cover.

- Darrouzet E., Millerand L., Christides J. P., Villemant C., Bagnères A. G. 2009. Etude de la signature chimique chez le frelon asiatique *Vespa velutina*. Colloque de l'UIEIS, Centre IRD France-Nord, 2-4 septembre.
- Edwards R. (1980) Social wasps : their biology and control. Rentokil, East Grinstead [Eng.], 398 pp
- Ellis J., Evans J., Pettis J., 2010. Colony losses, managed colony population decline and colony collapse disorder in the United States. *Journal of Apiculture Research*, 49, 134-136.
- De Haro L., Labadie M., Chanseau P., Cabot C., Blanc-Brisset I., Penouil F., National Coordination Committee for Toxicovigilance, 2010. Medical consequences of the Asian black hornet (*Vespa velutina*) invasion in Southwestern France. *Toxicon*, 55, 650–652.
- Harris R.J., 1991. Diet of the wasps *Vespula vulgaris* and *V. germanica* in honeydew beech forest of the south island. *New Zealand Journal of Ecology*, 18, 159-170.
- Haxaire J., Bouguet J.-P., Tamisier J.-P., 2006. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836, une redoutable nouveauté pour la faune française (Hym., Vespidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 111, 194.
- INPN, 2010. *Vespa velutina*. Inventaire National du Patrimoine Naturel. <http://inpn.mnhn.fr/>
- Jourdain D., 2010. Combattre les idées fausses sur le frelon asiatique. Document PDF téléchargeable sur le site de la DRAAF Aquitaine.
- Jung C., Kim D.-W., Lee H.-S., Baek H., 2008. Some biological characteristics of a new honeybee pest, *Vespa velutina nigrithorax* Buysson 1905 (Hymenoptera: Vespidae). *Korean Journal of Apiculture*, 24, 61-65.
- Kasper M.L., Cooper S.J.B., Perry K.D., Austin A.D., 2004. Assessment of prey overlap between a native (*Polistes humilis*) and an introduced (*Vespula germanica*) social wasp using morphology and phylogenetic analyses of 16S rDNA. *Molecular Ecology*, 13, 2037–2048.
- Kenis M., Auger-Rozenberg M.-A., Timms L., Péré C., Cock J.W., Settele J., Lopez-Vaamonde C., 2009. Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, 11, 21-45.
- Kim J.-K., Choi M., Moon T.-Y., 2006. Occurrence of *Vespa velutina* Lepeletier from Korea, and a revised key for Korean *Vespa* species (Hymenoptera : Vespidae). *Entomological Research*, 36, 112-115.
- Kim D., Jung C., Uddin M.N., Lee H.S., Baek H., Kim D., Villemant C. Establishment and expansion of *Vespa velutina nigrithorax* in Korea with comparison to French situation. 10th AAA Conference & Api Expo, Bexco, Korea, 4-7 novembre 2010.
- Martin S.J., 1995. Hornets (Hymenoptera: Vespinae) of Malaysia. *Malayan Naturalist Journal*, 49, 71-82.
- Matsuura M., 1973. Nesting habit of several species of the genus *Vespa* in Formosona. *Kontyu*, 41, 286-293.
- Matsuura M., Yamane S. 1990. Biology of the vespine wasps. Berlin, New York, Springer-Verlag, 323 p.
- Muller F., Rome Q., Perrard A., Villemant C. 2009. Potential influence of habitat type and seasonal variations on prey spectrum of *Vespa velutina*, the Asian Hornet, in Europe. Apimondia, Montpellier, France, 15-20 September.
- Nakamura M., Sonthichai S., 2004. Nesting habits of some hornet species (Hymenoptera, Vespidae) in northern Thailand. *Kasetsart Journal of Nature Sciences*, 38, 196-206.
- Castro, L., Pagola-Carte, S. 2010. *Vespa velutina* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Vespidae), recolectada en la Península Ibérica. *Heteropterus Revista de Entomología* 10(2): 193-196.
- 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*, 2009, 119-127.
- Porte E., Christidès J.P., Bagnières A.G., Darrouzet E., 2010. Cuticular hydrocarbons analyses in the Asian hornet I. ISCE, Tours (communication orale).

- Potts S., Roberts S.P.M., Dean R., Marris G., Brown M., Jones R., Settele J., 2010. Declines of managed honeybees and beekeepers in Europe. *Journal of Apiculture Research*, 49, 15-22.
- Rasplus, J.-Y., Villemant, C., Paiva, M.R., Delvare, G., Roques, A., 2010. Hymenoptera. Chapter 12. In: Roques, A., Kenis, M., Lees, D., et al. (eds.), *Arthropod invasions in Europe*. doi: 10.3897/biorisk.4.55., 669-766.
- Rome, Q., Muller, F., Gargominy, O., Villemant, C., 2009a. Bilan 2008 de l'invasion de *Vespa velutina* Lepeletier en France (Hymenoptera: Vespidae). *Bull. Soc. Entomol. Fr.* 114, 297-302.
- Rome Q., Gargominy O., Jiguet F., Muller F., Villemant C. 2009b. Using Maximum Entropy (MAXENT) models to predict the expansion of the invasive alien species *Vespa velutina* var. *nigrithorax* du Buysson, 1905 (Hym.: Vespidae), the Asian Hornet, in Europe. *Apimondia*, Montpellier, France, 15-20 September.
- Sackmann P., D'Adamo P., Rabinovich M., Corley J., 2000. Arthropod prey foraged by the German wasp (*Vespula germanica*) in NW Patagonia, Argentina. *New Zealand Entomologist*, 23, 55-59.
- Shah F., Shah T., 1991. *Vespa velutina*, a serious pest of honey bees in Kashmir. *Bee World*, 72, 161-164.
- Spradbery J. P., 1973. Wasps: An account of the biology and natural history of solitary and social wasps. Sidgwick et Jackson, Londres, 408 p.
- 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.
- Van der Vecht J., 1957. The Vespinae of the Indo-Malayan and Papuan areas (Hymenoptera: Vespidae). *Zoologische Verhandelingen*, 34, 1-83.
- 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, 80–95.
- Villemant C., Haxaire J., Streito J. C., 2006a. La découverte du Frelon asiatique *Vespa velutina*, en France. *Insectes*, 143, 3-7.
- Villemant C., Haxaire J.P., Streito J.C. 2006b. Premier bilan de l'invasion de *Vespa velutina* Lepeletier en France (Hymenoptera, Vespidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 111 : 447-450.
- Villemant 2008. *Apis cerana* se défend contre *Vespa velutina* : observations dans le massif forestier du Bi Doup, Vietnam. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 113, 312
- Villemant C. (ed), 2008-2010. Etude de la biologie, du comportement et de l'impact de *Vespa velutina* sur les abeilles en vue d'un contrôle spécifique. Programme Communautaire pour l'Apiculture, CE n°797/2007-2010, rapports 2008, 46 p., 2009, 62 p. et 2010, 65 p.
- Villemant, C., Rome, Q., Muller, F., 2010. *Vespa velutina nigrithorax* du Buysson, 1905 - Asian yellow-legged hornet (Hymenoptera, Vespidae). In: Roques, A., Kenis, M., Lees, D., et al. (eds.), *Arthropod invasions in Europe*. doi:BioRisk. doi: 10.3897/biorisk.4.55
- Villemant, C., Barbet-Massin, M., Perrard, A., Muller, F., Gargominy, O., Jiguet, F., Rome, Q., 2011. Using niche models to predict the global invasion risk by the alien bee-hawking yellow-legged hornet *Vespa velutina nigrithorax* across Europe and other continents. *Biological Conservation* (sous presse).