

Activité d'approvisionnement d'une proie native et d'un prédateur invasif : Le cas de la prédation du frelon à pattes jaunes sur un rucher d'abeilles européennes.

Karine Monceau, Mariangela Arca, Lisa Lepretre, Florence Mougel, Olivier Bonnard, Jean Francois Silvain, Neville Maher, Gérard Arnold, Denis Thiery.

1 UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble, INRA, F-33883 Villenave d'Ornon, France, 2 Université de Bordeaux, ISVV, UMR 1065 Santé et Agroécologie du Vignoble, Bordeaux Sciences Agro, Villenave d'Ornon, France, 3 CNRS, Laboratoire Evolution, Génomes et Spéciation, UPR 9034, CNRS, 91198– Gif-sur-Yvette, France and Université Paris-Sud 11, Orsay, France, 4 Unité de Recherche IRD 072, Laboratoire Evolution, Génomes et Spéciation, UPR 9034, CNRS, 91198– Gif-sur-Yvette, France and Université Paris-Sud 11, Orsay, France

Résumé

Contrairement aux prédateurs natifs, qui ont co-évolué avec leurs proies, les prédateurs invasifs bénéficient souvent de la naïveté de leur proies.

Vespa velutina, un prédateur d'abeilles originaire de l'est de la Chine, a été introduit en France juste avant 2004. La

présente étude, fondée sur des enregistrements vidéo de deux ruches à un stade précoce du processus d'invasion, se propose d'analyser le comportement de chasse du frelon sur sa proie indigène, *Apis mellifera*, et de comprendre l'interaction prédateur / proie pendant la journée et en fonction de la saison.

Les frelons en chasse passent la plupart de leur temps en vol stationnaire face à la ruche, pour attraper les abeilles de retour à la ruche. La pression de prédation s'accroît au cours de la saison, confirmant une étude précédente. Le nombre de captures d'abeilles atteint un pic maximal pour un nombre moyen de *V. velutina*, indépendamment de l'activité des abeilles, ce qui suggère la présence d'une concurrence entre frelons. Le nombre d'abeilles capturées s'accroît en milieu de journée alors que le nombre de frelons ne varie pas, suggérant une augmentation de leur efficacité. Ces résultats suggèrent que l'impact de *V. velutina* sur les abeilles est limité par sa biologie et son comportement de prédateur, et qu'il ne correspond pas au modèle d'activité de sa proie.

Cet impact limité aurait pu favoriser l'invasion en limitant l'épuisement des ressources. Ce manque de synchronisation peut également être bénéfique pour les colonies d'abeilles en leur donnant la possibilité d'augmenter leur activité quand les frelons sont les moins efficaces.

Introduction

Un système proie-prédateur est maintenu lorsque les deux proies et prédateurs élaborent des stratégies qui permettent sa durabilité.

La sélection naturelle devrait donc favoriser les proies en vue d'éviter leurs prédateurs.

Plusieurs procédés conduisent à l'évitement efficace des prédateurs, comme la détection basée sur l'odeur ou sur des repères visuels, la sécrétion de composés chimiques pour repousser ou dissuader les prédateurs, les caractères morphologiques, des signaux d'avertissement, (y compris comportementaux, sons et couleurs) ou encore le « crypsis » et / ou une réponse comportementale directe (fuite, mort feinte, attaque).

Inversement, les prédateurs sont sélectionnés pour leur efficacité à conquérir leurs proies, c'est-à-dire en contournant leur défense. Un autre comportement anti-prédateur efficace consiste à réduire le risque de capture par évitement temporel et / ou spatial.

L'activité de chasse du prédateur dépend de sa propre biologie ou s'adapte à l'activité de sa proie, et inversement, la proie pourrait adapter son activité en fonction de la survenance de son prédateur dans l'environnement.

Par conséquent, différents modèles d'activité peuvent être observés.

Tout d'abord, l'activité du prédateur peut correspondre à l'activité de sa proie, à savoir que les modèles d'activité sont synchrones.

Dans ce cas, le prédateur améliore ses performances et inversement la proie doit faire face au risque de prédation élevé.

Deuxièmement, la proie évite le prédateur en période maximale d'activité pour réduire le risque de prédation, c'est-à-dire que les modèles d'activité sont découplés et opposés.

Troisièmement, l'activité du prédateur est calquée sur son propre rythme biologique indépendamment de la proie, les modèles d'activité sont différents mais se recoupent partiellement. En ce cas, le risque de prédation pour la proie et le succès du prédateur sont intermédiaires.

Les espèces exotiques envahissantes sont considérées comme l'une des principales causes de perte de biodiversité au niveau mondial. Surtout, l'introduction de prédateurs généralistes étrangers peut influencer sur le réseau trophique de l'ensemble de l'écosystème dans l'évolution des relations interspécifiques par prédation et / ou concurrence.

Contrairement aux systèmes proie-prédateur en co-évolution, les prédateurs étrangers peuvent bénéficier

de la naïveté de leur proie et ont donc un impact plus important sur elles.

Toutefois, l'impact du prédateur invasif sur sa proie native est aussi principalement déterminé par le chevauchement temporel entre leurs modèles d'activité respectifs.

Ainsi, la surveillance du modèle d'activité proie / prédateur pourrait aider à comprendre le mécanisme d'une invasion biologique réussie et l'évaluation du risque pour les populations proies.

À un stade précoce du processus co-évolutif, la proie peut ne pas être en mesure d'éviter son prédateur; ainsi des modèles d'activité découplés et opposés sont moins susceptibles de se produire.

Alternativement, on peut s'attendre à ce que le prédateur invasif et la proie indigène aient des modèles d'activité synchrones si le prédateur est capable de s'adapter à sa proie ou si des types d'activité se chevauchent partiellement.

Les espèces de guêpes sociales sont des butineuses généralistes chassant un large spectre de proies, notamment des arthropodes et autres hyménoptères sociaux. Au cours du siècle dernier, ils étaient responsables de plusieurs invasions biologiques dans le monde, principalement favorisée par leur organisation sociale, leurs capacités cognitives et de communication permettant la plasticité comportementale.

L'Europe fait face à sa première invasion frelon, qui a commencé il ya plusieurs années. *Vespa velutina*, le frelon à pattes jaunes, est un prédateur généraliste d'abord observé en France en 2004 et provenant d'est de la Chine.

Les ouvrières se nourrissent de plusieurs espèces d'arthropodes afin de nourrir les larves, mais jusqu'à présent la plupart de cette prédation a été dirigée vers les abeilles domestiques. Dans sa région natale, *V. velutina* chasse les espèces d'abeilles indigènes et introduites, *Apis cerana* et *A. mellifera* respectivement.

Apis cerana qui est censé avoir co-évolué avec *V. velutina* est en mesure de présenter des comportements anti prédateur efficaces contre cette espèce de frelon alors que *A. mellifera* est moins défensive et souffre d'une pression de prédation plus élevée.

L'introduction de cette espèce de frelon en France génère la situation inverse, *A. mellifera* étant la proie native et *V. velutina* le prédateur rapporté.

Fait intéressant, des études impliquant *V. velutina* ont principalement porté sur les comportements défensifs d'*A. mellifera* et *A. cerana* tels que la formation du tapis d'abeille, le comportement de "bourrage" et / ou le mouvement de secousse de l'abdomen.

Ni le comportement de la population invasive ni les interactions temporelles proie-prédateur n'ont été étudiées à ce jour.

Dans la présente étude, nous avons décrit d'abord le comportement de chasse de *V. velutina* par surveillance vidéo basée sur des colonies pendant une saison entière en 2009, soit la quatrième saison après la première détection de *V. velutina* dans cette région.

Ensuite, nous avons analysé les variations diurnes et saisonnières de l'activité du frelon et de l'abeille pour savoir comment les modèles d'activité de la proie et du prédateur variaient tout au long de la saison.

Matériel et méthodes

Déclarations d'éthique

Aucun permis n'a été nécessaire pour cette étude, qui s'est conformée à tous les règlements en vigueur.

Lieu de l'étude

Cette étude a été réalisée dans un rucher expérimental (INRA, Villenave d'Ornon, France, GPS: N 44u47931.26 "W 0u34929.99") situé dans une zone où *V. velutina* a été signalée pour la première en 2005 et dure de début Juillet à Novembre.

L'expérience a été menée quatre ans après que la région ait été envahie. En 2009, au moins six nids de *V. velutina* ont été détectés à moins d'1 km des ruches mais leur contribution à la prédation locale reste inconnue.

Deux ruches appelées H1 et H2 ont été surveillées par vidéo de Juin à Novembre (voir ci-dessous). Les ruches étaient d'apparence similaire.

La taille exacte des colonies était inconnue mais les différences potentielles ont été contrôlées dans les analyses statistiques.

Enregistrement vidéo

Vespa velutina et *Apis mellifera* étant diurnes, l'enregistrement vidéo était programmé avec un logiciel d'enregistrement numérique (Numeriscope, Viewpoint, France) pour commencer au lever du soleil et s'arrêter le soir.

L'enregistrement a commencé le 19/06/2009 (avant la première observation d'un frelon en chasse) et a pris fin le 23/11/2009.

Les caméras vidéo (Dragonfly Point Grey noir et blanc, 6406480 résolution, 100 FPS) connectées à un ordinateur (pour le stockage vidéo) étaient fixées sur un mât de 1,50 m au-dessus du sol, à une distance d' environ 0,50 m de la ruche (Fig. 1).

Dans une telle position, l'appareil photo ne dérangeait pas les abeilles et les frelons. Pour avoir une bonne détection des insectes, le sol en dessous de la planche d'atterrissage était recouvert d'une planche de contreplaqué homogène.

Analyse vidéo

Depuis le 19/06/2009, les vidéos ont été visualisées afin de détecter l'apparition de la première *V. velutina* : l'analyse vidéo a commencé à cette première apparition le 10 juillet 2009.

Nous avons déterminé le dernier jour d'analyse (25/10/2009) par l'absence d'abeilles sur la planche d'envol et la présence de frelons à l'intérieur des deux ruches (ainsi que les jours suivants).

Au cours de cette période, un jour sur 10 a été analysé, sauf pour la seconde date (20/07 / 2009) reportée à cinq jours (25/07/2009) et le troisième jour (04 /08/2009) reporté à deux jours (06/08/2009) en raison de mauvaises conditions météorologiques.

Dans l'ensemble, 11 jours d'échantillonnage ont été utilisés pour nos analyses. Pour chaque échantillon, les points d'échantillonnage ont été réalisés au début de chaque heure, pendant toute la durée du jour (variant selon la saison).

Deux points d'échantillonnage à 08h00 (05/10 /2009 et 15/10/2009) n'ont pas été inclus dans les analyses par manque de visibilité vidéo.

Notre échantillon total pour l'ensemble de la période d'observation s'élève à 139 points d'échantillonnage par ruche (moyenne = 12.64 points échantillons par jour et par ruche, extrêmes : 10-14).

Nous avons choisi de suivre le comportement de *V. velutina* pendant les cinq premières minutes de chaque heure.

Le nombre de *V. velutina* a été évalué à partir du nombre maximal de frelons présents en même temps pendant les 5 mn du point d'échantillonnage, du nombre d'abeilles capturées et de leur position (hors ou dans la ruche, sur le toit, les murs ou sur le sol).

Nous avons défini deux positions autour de l'axe de lacet des frelons dans leur vol stationnaire caractéristique:

- (i) face à la ruche (appelée " position avant") quand les frelons sont dirigés dans un secteur de 180° vers l'entrée de la ruche.
- (ii) loin de la ruche (appelée " position arrière") quand les frelons sont dirigés dans un secteur de 180° loin de l'entrée de la ruche.

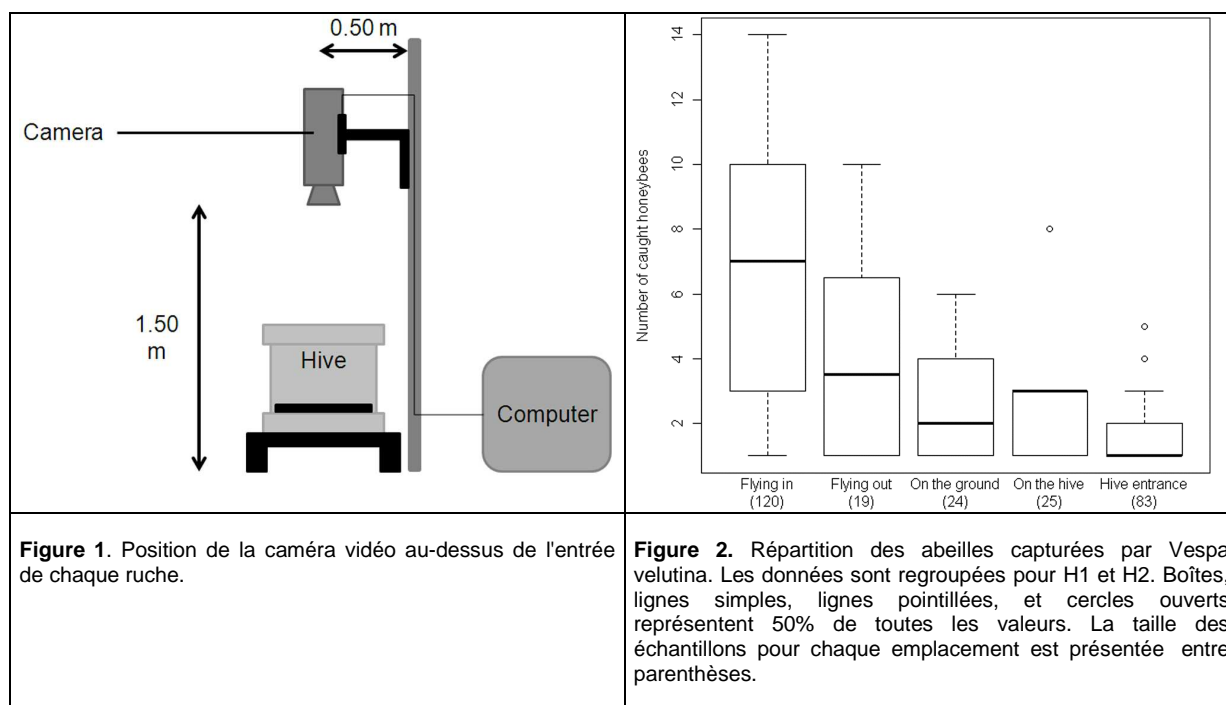


Figure 1. Position de la caméra vidéo au-dessus de l'entrée de chaque ruche.

Figure 2. Répartition des abeilles capturées par *Vespa velutina*. Les données sont regroupées pour H1 et H2. Boîtes, lignes simples, lignes pointillées, et cercles ouverts représentent 50% de toutes les valeurs. La taille des échantillons pour chaque emplacement est présentée entre parenthèses.

Nous avons quantifié le temps passé par les frelons près ou loin de la ruche une fois par jour à 14h00 ce qui correspond à leur période d'activité maximale. Le temps total passé devant ou derrière a été rassemblé par des points d'échantillonnage pour chaque ruche parce que les frelons ne pouvaient pas être différenciés. Il y avait seulement 19 comparaisons (au lieu de 22) car il n'y avait pas de frelon à 14:00 à trois points d'échantillonnage (un pour H1 et deux pour H2).

Les abeilles étant plus nombreuses que les frelons, leur comportement a été contrôlé les deux premières minutes de chaque heure pour marquer le nombre d'abeilles volant dans et hors de la ruche. Nous avons utilisé le nombre d'abeilles volant comme paramètre de l'activité de l'ensemble de la colonie.

Des vidéos ont été visualisées avec le logiciel VLC et analysé par une seule personne.

Les paramètres que nous avons suivis dans les vidéos ont permis :

1. De comparer le temps passé par les frelons en position avant ou arrière à 14h00,
2. De déterminer quelles abeilles (volant dans ou hors de la ruche, sur les parois ou sur le sol) ont été globalement plus sujettes à la prédation par *V. velutina*,
3. d'analyser la relation entre le nombre de frelons et le nombre d'abeilles capturées,
4. de décrire les variations diurnes et saisonnières de l'activité du frelon et des abeilles ainsi que l'évolution du nombre de captures.

Analyses statistiques

Le temps total passé en vol stationnaire par *V. velutina* en position avant ou arrière a été comparé en utilisant le test de Wilcoxon.

Le « Modèle linéaire généralisé (GLM) de Poisson log-linéaire » a été d'abord utilisé pour analyser la localisation des abeilles capturées par un frelon, associé à des tests de comparaisons multiples « Wilcoxon » par paires, mis en œuvre avec la correction de la Benjamini-Yekutieli.

Résultats

Position de vol stationnaire des ouvrières de *Vespa velutina*

Les ouvrières de *Vespa velutina* restent généralement dix fois plus en avant qu'en position arrière

Préférences concernant l'emplacement des proies attrapées

Le nombre d'abeilles capturées diffère seulement selon l'endroit de la ruche, mais pas entre les ruches. Cette différence s'explique uniquement par le fait que les abeilles retournant à la ruche sont plus souvent capturées que celles qui gardent l'entrée de la ruche

Relation entre le nombre de *Vespa velutina* et le nombre d'*Apis mellifera* attrapées

Le nombre de captures d'abeilles, évalué par le nombre d'abeilles capturées par les frelons pendant cinq minutes, dépend du nombre de frelons selon un patron similaire pour les deux ruches.

Le nombre de captures augmente avec le nombre de frelons en chasse, atteignant un maximum lorsque 9 frelons par ruche sont observés et décroît pour un plus grand nombre d'individus (figure 3).

Variations journalières et saisonnières de la prédation de *Vespa velutina*

La prédation de *Vespa velutina*, évaluée par le nombre maximum de frelons observés en même temps pendant 5 minutes, était semblable pour H1 et H2, ne variant pas au cours de la journée mais en fonction de la saison : le nombre de *V. velutina* a augmenté de Juillet à début Octobre et ensuite diminué (Tableau 1, Fig. 4). Le petit nombre de frelons observé le 15 Octobre été dû au vent.

Variations journalières et saisonnières du vol d'*Apis mellifera*

L'activité d'*A. mellifera* en vol, évaluée par le nombre d'abeilles entrant dans la ruche pendant deux minutes, a été similaire dans H1 et H2 ce qui permet de considérer ces deux ruches comme équivalentes ; l'activité variait au cours de la journée et de la saison (tableau 2).

Pendant la journée, le nombre d'abeilles était plus important tôt dans la matinée puis a diminué dans l'après-midi et le soir (Fig. 5a). A l'échelle saisonnière, l'activité aérienne était plus élevée en Juillet et a diminué tout l'été jusqu'à Octobre (Fig. 5b).

Variations journalières et saisonnières du nombre d'abeilles capturées

Le nombre de captures d'abeilles, évalué par le nombre d'abeilles capturées par les frelons pendant cinq minutes, varie au cours de la journée avec un patron différent entre les ruches (tableau 3). Tout d'abord, il a augmenté au cours de la matinée avec une légère différence entre H1 et H2, le nombre maximum de captures étant atteint entre 12h00 et 14h00, puis il a diminué au cours de l'après-midi (Fig. 6a).

Le nombre d'abeilles capturées par *V. velutina* a aussi varié dans la saison sans différence entre les ruches (tableau 3). Le nombre de captures d'abeilles a augmenté de Juillet à la mi-Septembre, puis a diminué (figure 6B).

Discussion

Comportement de prédation de *Vespa velutina* sur les ruches

Vespa velutina chasse en se plaçant face à l'entrée de la ruche pour attraper les abeilles à tout moment de la journée.

Dans l'ensemble, les abeilles en vol payent un tribut plus élevé que les autres abeilles situées à proximité de la ruche.

La plupart des abeilles en vol sont butineuses et le fait qu'elles soient plus sujettes à la prédation peut être dû aux charges de pollen ou de nectar représentant jusqu'à 40% de la masse corporelle, réduisant ainsi leur maniabilité. Elle peut aussi résulter du fait qu'elles sont les plus âgées au sein de la colonie.

En effet, elles peuvent présenter plus de dommages aux ailes que les jeunes ce qui altèrent leur capacité de vol.

Fait intéressant, le nombre de captures atteint un maximum pour un nombre moyen de frelons : 9 frelons (Fig. 3).

Deux hypothèses non-exclusives peuvent expliquer cette tendance.

Tout d'abord, il pourrait résulter de la compétition entre les frelons. Ces interactions ont été précédemment décrit dans *V. multimaculata* et *V. orientalis* chassant *A. nuluensis* et *A. mellifera* respectivement. Dans ces deux cas les individus présentent des comportements agonistiques intra-spécifiques et le temps consacré à ces interactions réduit leur impact sur la proie.

Deuxièmement, on peut aussi considérer la présence d'individus qui ne sont pas des chasseuses sur le site. En effet, bien que la plupart des espèces de *Vespa* soient des chasseurs solitaires, *V. mandarinia*, le frelon géant japonais, développe une prédation de groupe. Pendant le pillage du nid d'une proie, quelques *V. mandarinia* gardent le site jour et nuit afin d'exclure les frelons issus de colonies différentes.

Une étude de capture-marquage-recapture a montré que certains individus de *V. velutina* étaient principalement présents dans le voisinage d'une ruche spécifique et se comportaient comme s'ils gardaient leur site d'alimentation (K. Monceau et D. Thiéry, données inédites). Ils ne participeraient donc pas à la capture d'abeilles.

Cependant, les conclusions ne peuvent être établies à partir des données que nous avons obtenues puisque les frelons n'étaient pas marqués individuellement.

Ainsi, les individus engagés dans des comportements agonistiques intra-spécifiques ou les patrouilleurs potentiels ne peuvent pas être clairement identifiés. De nouvelles expériences doivent être planifiées pour remédier à cette question spécifique.

Modèle d'activité des proies et prédateurs

Le rythme journalier du prédateur peut être guidé par son propre rythme biologique ou par l'activité de sa proie, à savoir sa disponibilité. A l'échelle de la saison, le nombre de *V. velutina* augmente pendant l'été jusqu'en Octobre. De même, le nombre d'abeilles capturées augmente également de Juillet à mi-Septembre. Ces résultats sont congruents avec notre précédente étude sur la pression de prédation de *V. velutina*, montrant que cette augmentation reflète la dynamique d'accroissement de population du frelon.

Pendant la journée, le nombre de *V. velutina* n'a pas varié alors que l'activité aérienne d'*A. mellifera* a diminué ce qui suggère que la présence du frelon à la ruche ne dépend pas de l'activité des abeilles, mais pourrait être une propriété intrinsèque du prédateur.

Toutefois, selon nos résultats, *V. velutina* est un prédateur plus efficace au soleil de midi. En effet à cette heure-là le nombre d'abeilles capturées était à son maximum alors que le nombre de *V. velutina* n'augmentait pas, et n'était pas lié à une quelconque variation de l'activité d'*A. mellifera*.

Comme la plupart des espèces d'insectes, les activités alimentaires des Vespidae sont influencées par les conditions climatiques. Nous avons montré dans une étude précédente que la prédation de *V. velutina* était assujettie à l'effet direct de vent, mais aussi de la température et de l'humidité.

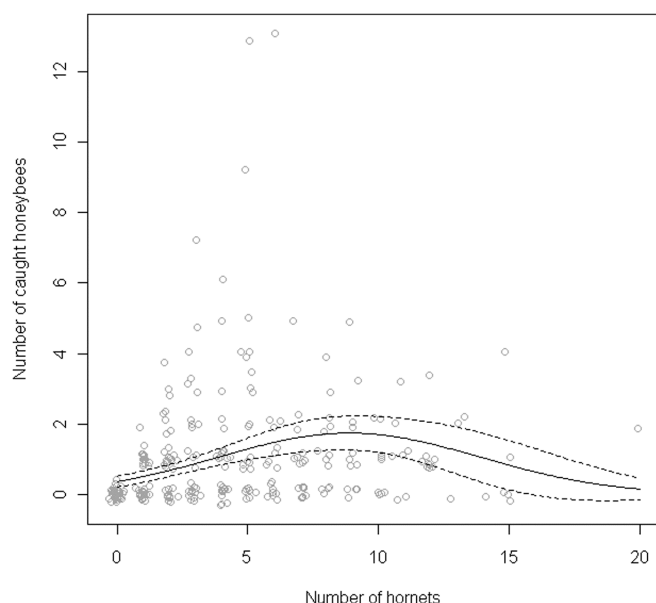


Figure 3. Relation entre le nombre de *Vespa velutina* et le nombre d'*Apis mellifera* capturées. Les données sont regroupées pour H1 et H2. Valeurs prédites par le modèle GLM (trait plein) avec un intervalle de confiance de 95% (traits pointillés).

Cette amélioration de performance pourrait résulter de l'augmentation de la température à midi ou à un niveau plus élevé d'irradiation solaire.

En effet, une augmentation de l'activité pendant les heures de midi a déjà été décrite pour *V. orientalis* et attribuée aux variations d'irradiation des UVB. Des travaux récents ont comparé la cuticule de *V. orientalis* à des cellules photovoltaïques convertissant l'énergie solaire en énergie métabolique pour les muscles. Cette accumulation pourrait faciliter le vol stationnaire mais aussi la vitesse et l'accélération des performances de vol améliorant ainsi l'efficacité de la chasse.

Proies indigènes et prédateur étranger : entre naïveté et manque d'efficacité

En Europe, *A. mellifera* est aussi confrontée à un moindre degré à la prédation par les espèces indigènes de frelon, *V. crabro* qui se comporte comme *V. velutina* (les deux espèces adoptent la même posture devant la ruche). Ainsi, *A. mellifera* pourrait réagir rapidement en reconnaissant *V. velutina* comme un prédateur connu.

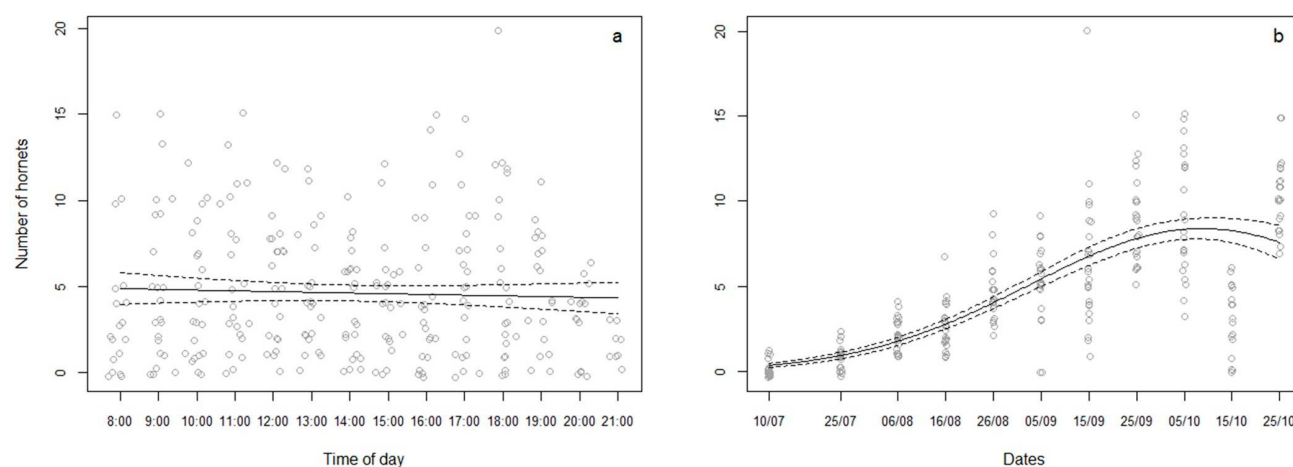


Figure 4. Variation du nombre de *Vespa velutina* au cours a) de la journée et b) de la saison. Les données sont regroupées pour H1 et H2. Valeurs ajustées avec le modèle GLM (trait plein) avec un intervalle de confiance de 95% (traits pointillés).

Tableau 1. Résumé du GLM (famille Poisson) des variations diurnes et saisonnières de la pression de prédation de *Vespa velutina*.

	χ^2	df	P
Ruche	2.45	1	0.12
Date	206.84	1	<0.0001
Date ²	96.27	1	<0.0001
Heure	0.42	1	0.52
Heure ²	0.62	1	0.43
Ruche x Date	1.75	1	0.19
Ruche x Date ²	1.97	1	0.16
Ruche x Heure	0.04	1	0.83
Ruche x Heure ²	0.05	1	0.82
Date x Heure	0.47	1	0.49
Date x Heure ²	0.23	1	0.63
Date ² x Heure	0.54	1	0.46
Date ² x Heure ²	0.28	1	0.60
Ruche x Date x Heure	0.95	1	0.33
Ruche x Date x Heure ²	1.10	1	0.29
Ruche x Date ² x Heure	1.29	1	0.26
Ruche x Date ² x Heure ²	1.42	1	0.23
Residuals		260	

Les effets significatifs sont en gras. Les effets saisonniers et diurnes apparaissent à la fois comme effet linéaire (Date et heure) et quadratique (Date² et heure²). (Hive = ruche)

Tableau 2. Résumé du GLM (famille Poisson) des variations diurnes et saisonnières de l'activité en vol d'*Apis mellifera* durant la prédation par *Vespa velutina*.

	χ^2	df	P
Ruche	1.013	1	0.314
Date	0.530	1	0.467
Date ²	22.092	1	<0.0001
Heure	58.400	1	<0.0001
Heure ²	58.464	1	<0.0001
Ruche x Date	0.001	1	0.977
Ruche x Date ²	0.005	1	0.942
Ruche x Heure	0.106	1	0.745
Ruche x Heure ²	0.094	1	0.759
Date x Heure	0.522	1	0.470
Date x Heure ²	0.885	1	0.347
Date ² x Heure	2.844	1	0.092
Date ² x Heure ²	1.947	1	0.163
Ruche x Date x Heure	1.928	1	0.165
Ruche x Date x Heure ²	1.597	1	0.206
Ruche x Date ² x Heure	2.913	1	0.088
Ruche x Date ² x Heure ²	2.420	1	0.120
Residuals		259	

Les effets significatifs sont en gras. Les effets saisonniers et diurnes apparaissent à la fois comme effet linéaire (Date et heure) et quadratique (Date² et heure²). (Hive = ruche)

De ce fait, elle ne peut être considérée comme une proie tout à fait naïve ; les colonies pourraient être en mesure d'adapter leur comportement à ce genre de risque même si la prédation par *V. crabro* est beaucoup moins intense.

En effet, le nombre de *V. crabro* dans les ruchers est souvent très faible ; *V. crabro* et *V. velutina* ont été comptés dans notre zone d'étude dans la proportion de 1/40 à 1/70 (K. Monceau et D. Thiéry, Données non publiées).

La proie observée peut donc être globalement considérée comme non adaptée à la prédation exercée par *V. velutina*.

Dans une telle prédation, la défense individuelle suffisante contre *V. crabro* ne suffirait pas contre *V. velutina*.

Par conséquent, à un stade précoce du processus co-évolatif proie / prédateur, il n'est pas surprenant de constater que les abeilles natives ne répondent pas adéquatement à la pression de prédation de *V. velutina*.

Cependant, le nombre de frelons recrutés pour la chasse des abeilles est plutôt constant au cours de la journée, même si l'efficacité maximale survient à midi.

Nos résultats suggèrent également que le manque apparent d'efficacité de *V. velutina* pour exploiter sa proie est dû à des contraintes de son propre comportement (compétition intra-spécifique) et à sa biologie (utilisation du rayonnement solaire).

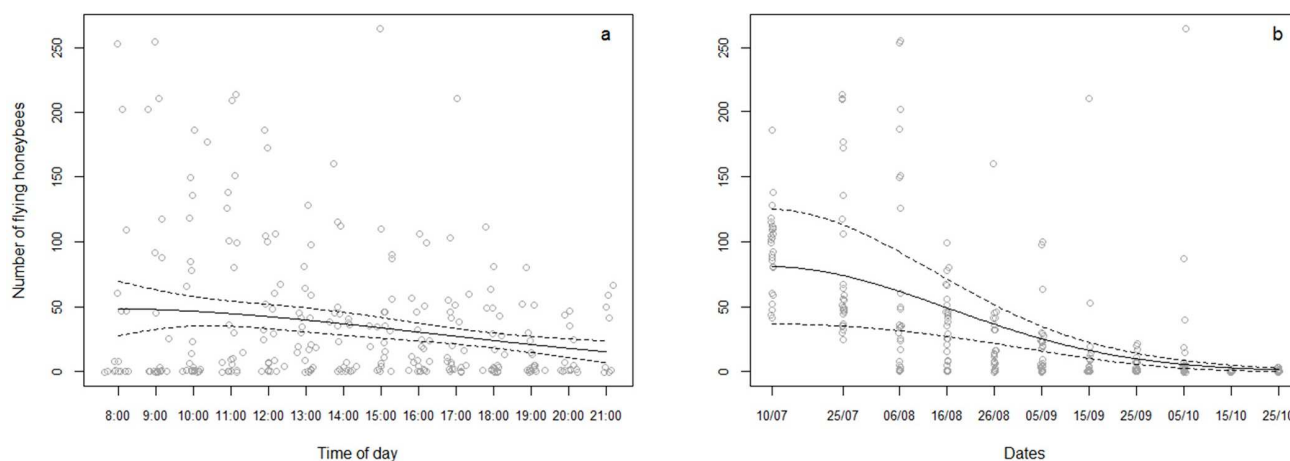


Figure 5. Variation du nombre d'*Apis mellifera* en vol au cours de a) la journée et b) de la saison. Les données sont regroupées pour H1 et H2. Valeurs prédites par le modèle GLM (trait plein) avec un intervalle de confiance de 95% (traits pointillés).

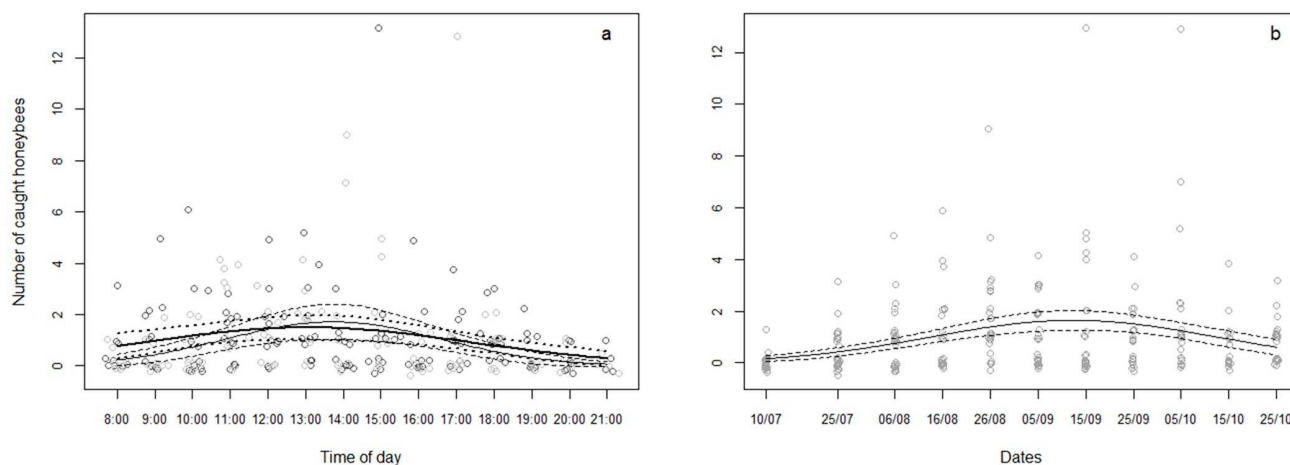


Figure 6. Nombre d'abeilles capturées par *Vespa velutina* au cours de a) la journée et b) de la saison. Pour (a), les données H1 sont en gras / points gris foncé et les données H2 sont en ligne mince / points gris clair. Pour (b), les données sont mises en commun pour H1 et H2. Les valeurs sont prédites par le modèle GLM (trait plein) avec un intervalle de confiance de 95% (traits pointillés).

Ces contraintes pourraient donc être favorables aux abeilles, car la pression exercée par *V. velutina* pourrait être supérieure sans ces limitations. Par ailleurs, l'activité des abeilles diminue dans la journée.

Bien que cela puisse être une conséquence de la prédation de *V. velutina*, cela peut aussi refléter une stratégie pour optimiser les activités à l'extérieur de la ruche durant la matinée quand les frelons sont les moins efficaces.

En effet, les abeilles sont en mesure d'évaluer le risque de prédation dans certaines parcelles leur offrant un apport de nourriture et de communiquer ce risque à leurs congénères.

Tableau 3. Résumé du GLM (famille Poisson) de la variation saisonnière et diurne du nombre d'abeilles capturées.

	χ^2	df	<i>P</i>
Ruche	1.551	1	0.213
Date	52.230	1	<0.0001
Date²	46.7987	1	<0.0001
Heure	29.185	1	<0.0001
Heure²	31.862	1	<0.0001
Ruche x Date	0.651	1	0.420
Ruche x Date ²	0.765	1	0.382
Ruche x Heure	5.289	1	0.021
Ruche x Heure²	5.109	1	0.024
Date x Heure	0.056	1	0.812
Date x Heure ²	0.083	1	0.773
Date ² x Heure	0.197	1	0.657
Date ² x Heure ²	0.084	1	0.772
Ruche x Date x Heure	0.010	1	0.919
Ruche x Date x Heure ²	0.029	1	0.864
Ruche x Date ² x Heure	0.001	1	0.978
Ruche x Date ² x Heure ²	0.001	1	0.978
Residuals		260	

Les effets significatifs sont en gras. Les effets saisonniers et diurnes apparaissent à la fois comme effet linéaire (Date et heure) et quadratique (Date2 et heure2).

Ainsi, le comportement de la colonie pourrait s'adapter grâce aux informations apportées par les abeilles survivantes (échappées d'une attaque de frelon).

En l'absence de comportement de défense efficace, un tel ajustement pourrait empêcher l'effondrement des colonies.

Conclusion

Dans cette invasion biologique, *V. velutina* représente une nouvelle source de stress auprès des colonies d'abeilles.

Toutefois, l'impact de *V. velutina* est limitée par sa propre biologie et son comportement ne correspondant pas parfaitement au modèle d'activité de sa proie.

Habituellement, les études d'interaction proie indigène / prédateur étranger se concentrent principalement sur le comportement inapproprié de la proie naïve mais finalement, nos résultats suggèrent que le comportement du prédateur étranger peut également être inapte.

En l'espèce, à un stade précoce du processus d'invasion, la pression de prédation de *V. velutinala* aurait pu être beaucoup plus élevée si elle n'avait pas été limitée.

En revanche, ce comportement peut aussi représenter un atout majeur pour le processus de colonisation. Cet impact limité sur les colonies peut également limiter l'épuisement de la nourriture et ainsi faciliter l'extension de *V. velutina* au cours de son cycle de vie.

Du point de vue de la proie, ces limites peuvent représenter une « fenêtre » utilisable pour limiter la pression de prédation, les réponses anti prédateurs étant potentiellement rapidement mises en œuvre par les proies.

Remerciements

Nous remercions le Dr A. Papachristoforou et le Dr A. Rortais pour leur utile discussion et Dr. J. Moreau pour ses précieux commentaires sur le manuscrit.

Contributions des auteurs

Conçu et développé les expériences: MA FM JFS GA.

Effectué les expériences: KM MA LL OB NM GA.

Ont analysé les données: KM MA LL

DT.

Réactifs contribué / matériaux / outils d'analyse: KM MA FM OB NM

GA DT.

Rédaction de l'article: KM DT.

- DickM, Grostal P (2001) Chemical detection of natural enemies by arthropods an ecological perspective. *Annu Rev Ecol Syst* 32 : 1-23.
- Turner AM, Turner SE, Lappi HM (2006) Learning, memory and predator avoidance by freshwater snails: effects of experience on predator recognition and defensive strategy. *Anim Behav* 72: 1443–1450.
- Abbott KR (2006) Bumblebees avoid flowers containing evidence of past predation events. *Can J Zool* 84: 1240–1247.
- Pasteels JM, Grégoire JC (1983) The chemical ecology of defense in arthropods. *Annu Rev Entomol* 28: 263–289.
- Machado G, Carrera PC, Pomini AM, Marsaioli AJ (2005) Chemical defense in harvestmen (Arachnida, Opiliones): do benzoquinone secretions deter invertebrate and vertebrate predators? *J Chem Ecol* 31: 2519–2539.
- Beaton MJ, Hebert PDN (1997) The cellular basis of divergent head morphologies in *Daphnia*. *Limnol Oceanogr* 42: 346–356.
- Grant JB (2007) Ontogenetic colour change and the evolution of aposematism: a case study in panic moth caterpillars. *J Anim Ecol* 76: 439–447.
- ter Hofstede HM, Ratcliffe JM, Fullard JH (2008) The effectiveness of katydid (*Neoconocephalus ensiger*) song cessation as antipredator defence against the gleaning bat *Myotis septentrionalis*. *Behav Ecol Sociobiol* 63: 217–226.
- Bura VL, Fleming AJ, Yack JE (2009) What's the buzz? Ultrasonic and sonic warning signals in caterpillars of the great peacock moth (*Saturnia pyri*). *Naturwissenschaften* 96: 713–718.
- Tan K, Wang Z, Li H, Yang S, Hu Z, et al. (2012) An 'I see you' prey-predator signal between the Asian honeybee, *Apis cerana*, and the hornet, *Vespa velutina*. *Anim Behav* 83: 879–882.
- Tan K, Wang Z, Chen W, Hu Z, Oldroyd BP (2013) The 'I see you' prey-predator signal of *Apis cerana* is innate. *Naturwissenschaften* 100: 245–248.
- Domenici P, Booth D, Blagburn JM, Bacon JP (2008) Cockroaches keep predators guessing by using preferred escape trajectories. *Curr Biol* 18: 1792–1796.
- Miyatake T, Katayama K, Takeda Y, Nakashima A, Sugita A, et al. (2004) Is death-feigning adaptive? Heritable variation in fitness difference of death-feigning behaviour. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 271: 2293–2296.
- Honma A, Oku S, Nishida T (2006) Adaptive significance of death feigning posture as a specialized inducible defence against gape-limited predators. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 273: 1631–1636.
- Ken T, Hepburn HR, Radloff SE, Yusheng Y, Yiqiu L, et al. (2005) Heat-balling wasps by honeybees. *Naturwissenschaften* 92: 492–495.
- Tan K, Radloff SE, Li JJ, Hepburn HR, Yang MX, et al. (2007) Bee-hawking by the wasp, *Vespa velutina*, on the honeybees *Apis cerana* and *A. mellifera*. *Naturwissenschaften* 94: 469–472.
- Tan K, Li H, Yang MX, Hepburn HR, Radloff SE (2010) Wasp hawking induces endothermic heat production in guard bees. *J Insect Sci* 10: 142. Available: <http://insectscience.org/10.142>. Accessed 25 April 2013.
- Tan K, Yang MX, Wang ZW, Li H, Zhang ZY, et al. (2012) Cooperative wasp-killing by mixed-species colonies of honeybees, *Apis cerana* and *Apis mellifera*. *Apidologie* 43: 195–200.
- Berembaum MR, Moreno B, Green E (1992) Soldier bug predation on swallowtail caterpillars (Lepidoptera: Papilionidae): circumvention of defensive chemistry. *J Insect Behav* 5: 547–553.

20. Eisner T, Baldwin IT, Conner J (1993) Circumvention of prey defense by a predator: ant lion vs. ant. *Proc Natl Acad Sci USA* 90: 6716–6720.
21. Eisner T, Eisner M, Attygalle AB, Deyrup M, Meinwald J (1998) Rendering the inedible edible: Circumvention of a millipede's chemical defense by a predaceous beetle larva (Phengodidae). *Proc Natl Acad Sci USA* 95: 1108–1113.
22. Eisner T, Eisner M, Aneshansley D (2005) Pre-ingestive treatment of bombardier beetles by jays: food preparation by “anting” and “sand-wiping”. *Chemoecology* 15: 227–233.
23. Eisner T, Aneshansley D (2008) “Anting” in Blue Jays: evidence in support of a food-preparatory function. *Chemoecology* 18: 197–203.
24. Hiebert CS, Wilcox RS, Boyle J, Uetz GW (2002) The spider and fly revisited: ploy-counterploy behavior in a unique predator-prey system. *Behav Ecol Sociobiol* 53: 51–60.
25. Kotler BP, Brown JS, Dall SRX, Gresser S, Ganey D, et al. (2002) Foraging games between gerbils and their predators: temporal dynamics of resource depletion and apprehension in gerbils. *Evol Ecol Res* 4: 495–518.
26. Arias-Del Razo I, Hernández L, Laundré JW, Myers O (2011) Do predator and prey foraging activity patterns match? A study of coyotes (*Canis latrans*), and lagomorphs (*Lepus californicus* and *Sylvilagus audubonii*). *J Arid Environ* 75: 112–118.
27. Giller PS, Sangpradub N (1993) Predatory foraging behaviour and activity patterns of larvae of two species of limnephilid cased caddis. *Oikos* 67: 351–357.
28. Kotler BP, Ayal Y, Subach A (1994) Effects of predatory risk and resource renewal on the timing of foraging activity in a gerbil community. *Oecologia* 100: 391–396.
29. Arias-Del Razo I, Hernández L, Laundré JW, Velasco-Vázquez L (2012) The landscape of fear: habitat use by a predator (*Canis latrans*) and its main prey (*Lepus californicus* and *Sylvilagus audubonii*). *Can J Zool* 90: 683–693.
30. Lindegren M, Vigliano P, Nilsson PA (2012) Alien invasions and the game of hide and seek in Patagonia. *Plos One* 7: e44350.
31. Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494–499.
32. Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, et al. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234–242.
33. Clavero M, Brotons L, Pons P, Sol D (2009) Prominent role of invasive species in avian biodiversity loss. *Biol Conserv* 142: 2043–2049.
34. Zaret TM, Paine RT (1973) Species introduction in a tropical lake. *Science* 182: 449–455.
35. Snyder WE, Evans EW (2006) Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 37: 95–122.
36. Bourdeau PE, Pangle KL, Peacor SD (2011) The invasive predator *Bythotrephes* induces changes in the vertical distribution of native copepods in Lake Michigan. *Biol Invasions* 13: 2533–2545.
37. Perdereau E, Dedeine F, Christidès JP, Dupont S, Bagnères AG (2011) Competition between invasive and indigenous species: an insular case study of subterranean termites. *Biol Invasions* 13: 1457–1470.
38. Haddaway NR, Wilcox RH, Heptonstall REA, Griffiths HM, Mortimer RJG, et al. (2012) Predatory functional response and prey choice identify predation differences between native/invasive and parasitised/unparasitised crayfish. *Plos One* 7: e32229.
39. Roy HE, Adriaens T, Isaac NJB, Kenis M, Onkelinx T, et al. (2012) Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds. *Divers Distrib* 18: 717–725.
40. Short J, Kinnear JE, Robley A (2002) Surplus killing by introduced predators in Australia - evidence for ineffective anti-predator adaptations in native prey species? *Biol Conserv* 103: 283–301.
41. Cox JG, Lima SL (2006) Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends Ecol Evol* 21: 674–680.
42. Banks PB, Dickman CR (2007) Alien predation and the effects of multiple levels of prey naiveté. *Trends Ecol Evol* 22: 229–230.
43. Salo P, Korpinmäki E, Banks PB, Nordström M, Dickman CR (2007) Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 274: 1237–1243.
44. Sih A, Bolnick DI, Luttbeg B, Orrock JL, Peacor SD, et al. (2010) Predator-prey naiveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos* 119: 610–621.
45. Rehage JS, Dunlop KL, Loftus WF (2009) Antipredator responses by native mosquitofish to non-native cichlids: an examination of the role of prey naiveté. *Ethology* 115: 1046–1056.
46. Schaber M, Haslob H, Huwer B, Harjes A, Hinrichsen HH, et al. (2011) Spatio-temporal overlap of the alien invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and ichthyoplankton in the Bornholm Basin (Baltic Sea). *Biol Invasions* 13: 2647–2660.
47. Spradbery JP (1973) Wasps: An account of the biology and natural history of social and solitary wasps. Seattle: University of Washington Press. 408 p.
48. Edwards R (1980) Social wasps. Their behaviour and control. Sussex: Rentokil Limited. 398 p.
49. Matsuura M, Yamane S (1990) Biology of vespine wasps. Berlin: Springer-Verlag. 305 p.
50. Beggs JR, Brockerhoff EG, Corley JC, Kenis M, Masciocchi M, et al. (2011) Ecological effects and management of invasive alien Vespidae. *BioControl* 56: 505–526.
51. Roy HE, Roy DB, Roques A (2011) Inventory of terrestrial alien arthropod predators and parasites established in Europe. *BioControl* 56: 477–504.
52. Moller H (1996) Lessons for invasion theory from social insects. *Biol Conserv* 78: 125–142.
53. Wilson EE, Mullen LM, Holway DA (2009) Life history plasticity magnifies the ecological effects of a social wasp invasion. *Proc Natl Acad Sci USA* 106: 12809–12813.
54. D'Adamo P, Lozada M (2011) Cognitive plasticity in foraging *Vespula germanica* wasps. *J Insect Sci* 11: 103. Available: <http://insectscience.org/11.103>. Accessed 25 April 2013.
55. Rortais A, Villemant C, Gargominy O, Rome Q, Haxaire J, et al. (2010) A new enemy of honeybees in Europe: the Asian hornet, *Vespa velutina*. In: Settele J, editor. Atlas of Biodiversity Risks – from Europe to globe, from stories to maps. Sofia & Moscow: Pensoft, p.11.
56. Arca M (2012) Caractérisation génétique et étude comportementale d'une espèce envahissante en France: *Vespa velutina* Lapeletier (Hymenoptera, Vespidae). Doctoral thesis. Paris, Université Pierre et Marie Curie.
57. Monceau K, Maher N, Bonnard O, Thiéry D (2013) Predation dynamics study of the recently introduced honeybee killer *Vespa velutina*: learning from the enemy. *Apidologie* 44: 209–221.
58. Perrard A, Haxaire J, Rortais A, Villemant C (2009) Observations on the colony activity of the Asian hornet *Vespa velutina* Lapeletier 1836 (Hymenoptera: Vespidae) in France. *Ann Soc Entomol Fr* 45: 119–127.
59. Benjamini Y, Yekutieli D (2001) The control of false discovery rate in multiple testing under dependency. *Ann Stat* 29: 1165–1188.
60. Sileshi G (2006) Selecting the right statistical model for analysis of insect count data by using information theoretic measures. *Bull Entomol Res* 96: 479–488.
61. Fox J, Weisberg S (2011) An R Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks: Sage Publications. 472 p.
62. R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, Available: <http://www.R-project.org>. Accessed 2013 April 25.
63. Feuerbacher E, Fewell JH, Roberts SP, Smith EF, Harrison JF (2003) Effects of load type (pollen or nectar) and load mass on hovering metabolic rate and mechanical power output in the honey bee *Apis mellifera*. *J Exp Biol* 206: 1855–1865.
64. Robinson GE (1992) Regulation of division of labor in insect societies. *Annu Rev Entomol* 37: 637–665.
65. Calderone NW (1998) Proximate mechanisms of age polyethism in the honey bee, *Apis mellifera* L. *Apidologie* 29: 127–158.
66. Higginson AD, Barnard CJ (2004) Accumulating wing damage affects foraging decisions in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Ecol Entomol* 29: 52–59.
67. Dukas R, Dukas L (2011) Coping with nonrepairable body damage: effects of wing damage on foraging performance in bees. *Anim Behav* 81: 635–638.

68. Koeniger N, Koeniger G, Gries M, Tingek S, Kelitu A (1996) Observations on colony defense of *Apis nuluensis* Tingek, Koeniger and Koeninger, 1996 and predatory behavior of the hornet, *Vespa multimaculata* Pérez, 1910. *Apidologie* 27: 341–352.
69. Glaiim MK (2009) Hunting behavior of the Oriental hornet, *Vespa orientalis* L., and defense behavior of the honey bee, *Apis mellifera* L. in Iraq. *Bull Iraq Nat Hist Mus* 10: 17–30.
70. Matsuura M (1991) *Vespa* and *Provespa*. In: Ross KG, Matthews RW, editors. *The social biology of wasps*. Ithaca: Cornell University Press. 232–262.
71. da Rocha AA, Giannotti E (2007) Foraging activity of *Protopolybia exigua* (Hymenoptera, Vespidae) in different phases of the colony cycle, at an area in the region of the Médio São Francisco River, Bahia, Brazil. *Sociobiology* 50: 813–831.
72. Kasper ML, Reeson AF, Mackay DA, Austin AD (2008) Environmental factors influencing daily foraging activity of *Vespula germanica* (Hymenoptera, Vespidae) in Mediterranean Australia. *Insectes Soc* 55: 288–295.
73. de Castro MM, Guimaraes DL, Prezoto F (2011) Influence of environmental factors on the foraging activity of *Mischocyttarus cassununga* (Hymenoptera, Vespidae). *Sociobiology* 58: 138–141.
74. Ishay JS (2004) Hornet flight is generated by solar energy: UV irradiation counteracts anesthetic effects. *J Electron Microsc* 53: 623–633.
75. Volynchik S, Plotkin M, Bergman DJ, Ishay JS (2008) Hornet flight activity and its correlation with UVB radiation, temperature and relative humidity. *Photochem Photobiol* 84: 81–85.
76. Plotkin M, Hod I, Zaban A, Boden SA, Bagnall DM, et al. (2010) Solar energy harvesting in the epicuticle of the oriental hornet (*Vespa orientalis*). *Naturwissenschaften* 97: 1067–1076.
77. Baracchi D, Cusseau G, Pradella D, Turillazzi S (2010) Defence reactions of *Apis mellifera ligustica* against attacks from the European hornet *Vespa crabro*. *Ethol Ecol Evol* 22: 281–294.
78. Abbott KR, Dukas R (2009) Honeybees consider flower danger in their waggle dance. *Anim Behav* 78: 633–635.
79. Goodale E, Nieh JC (2012) Public use of olfactory information associated with predation in two species of social bees. *Anim Behav* 84: 919–924.