

# Caractérisation de la tolérance thermique chez le frelon invasif à pattes jaunes (*Vespa velutina nigrithorax*): la première étape vers une méthode de lutte verte

Ignacio Ruiz-Cristi, Laurence Berville, Eric Darrouzet

Publié: 6 octobre 2020 • <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239742>

## Abstrait

Le frelon à pattes jaunes, *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae, Lepeletier 1836), est originaire d'Asie du Sud-Est et a été introduit involontairement en France. L'espèce se propage dans de nombreuses régions du monde. L'Union européenne a classé *V. velutina* en tant qu'espèce préoccupante car le frelon affecte considérablement les activités apicoles, principalement en s'attaquant aux abeilles domestiques (*Apis mellifera*) aux entrées des ruches. Aucune méthode de contrôle actuelle n'est à la fois écologique et efficace. Ici, nous avons cherché à développer une technique plus verte pour détruire *V. nids velutina*, inspirés d'un comportement de défense utilisé par l'abeille domestique (*Apis cerana*), la «boule de chaleur». Dans le laboratoire, nous avons testé comment *V. velutina* de différents sexes, castes et stades de développement ont répondu à différents systèmes d'exposition à la chaleur utilisant une gamme de niveaux de température. Dans l'ensemble, le moment du décès diminuait à mesure que la température augmentait. Les frelons mouraient plus vite lorsque la température augmentait progressivement que lorsqu'elle était instantanément augmentée; les larves semblaient être plus tolérantes à la chaleur. La technique la plus prometteuse et la plus potentielle pour détruire rapidement les nids de frelons peut être l'injection de vapeur, car le système de circulation d'air humide a tué tous les frelons en 13 secondes et pourrait donc être un bon candidat pour une méthode de contrôle des nids verts.

**Citation:** Ruiz-Cristi I, Berville L, Darrouzet E (2020) Caractérisation de la tolérance thermique chez le frelon invasif à pattes jaunes (*Vespa velutina nigrithorax*): La première étape vers une méthode de lutte verte. PLoS ONE 15 (10): e0239742. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239742>

**Rédacteur:** William David Halliday, Wildlife Conservation Society Canada, CANADA

**Reçu:** 10 mai 2020; **Accepté:** 12 septembre 2020; **Publié:** 6 octobre 2020

**Copyright:** © 2020 Ruiz-Cristi et al. Il s'agit d'un article en libre accès distribué sous les termes de la [licence d'attribution Creative Commons](#), qui permet une utilisation, une distribution et une reproduction sans restriction sur n'importe quel support, à condition que l'auteur original et la source soient crédités.

**Disponibilité des données:** Toutes les données pertinentes se trouvent dans le manuscrit et ses fichiers d'informations complémentaires.

**Financement:** Cette étude a été soutenue par un financement du Département français de la Manche (subvention régionale). Les bailleurs de fonds n'ont joué aucun rôle dans la conception de l'étude, la collecte et l'analyse des données, la décision de publier ou la préparation du manuscrit.

**Intérêts concurrents:** les auteurs ont déclaré qu'il n'y avait pas d'intérêts concurrents.

## introduction

Les espèces envahissantes sont parmi les principales menaces pour la faune indigène [ 1 - 3 ], et leur présence nécessite des approches de gestion toujours plus intensives. Une espèce est considérée comme envahissante lorsqu'elle se propage sur une vaste zone en dehors de son aire de répartition naturelle, produisant des impacts négatifs sur la biodiversité, la santé humaine et les activités [ 1 , 4 , 5 ]. Les voyages humains et le commerce international sont en grande partie responsables de la propagation des espèces non indigènes, fréquemment dans le monde entier, et souvent involontairement [ 6 ]. Les espèces envahissantes constituent une menace directe en devançant les espèces indigènes pour la nourriture ou d'autres ressources [ 7 ], en s'attaquant aux espèces indigènes et en provoquant ou en transportant des maladies [ 8 - 11 ]. L'introduction d'un prédateur dans un nouvel écosystème peut avoir des conséquences désastreuses sur les activités économiques [ 12 , 13 ]. Une fois que les espèces envahissantes se sont établies, leur éradication est extrêmement coûteuse [ 14 , 15 ] et une éradication réussie reste rare [ 16 , 17 ]. Le frelon à pattes jaunes, *Vespa velutina nigrithorax* (Hymenoptera: Vespidae), est originaire des régions tropicales et subtropicales de l'Asie du Sud-Est [ 18 ]. Vers 2004, il a été involontairement introduit dans le sud-ouest de la France depuis la Chine [ 19 ]. Cette espèce eusociale s'est rapidement répandue dans la majeure partie de la France continentale et dans d'autres parties de l'Europe [ 20 , 21 ]. Il se produit maintenant en Espagne, au Portugal, en Italie, en Allemagne, en Belgique, aux Pays-Bas et au Royaume-Uni [ 21 ]. On le trouve également en Corée du Sud [ 22 ] et au Japon [ 23 , 24 ].

Les nids de frelons sont fondés par une seule reine et développés chaque année; les colonies peuvent produire des milliers d'individus et nécessitent donc un apport constant de protéines et de glucides pour fonctionner [ 25 ]. Pour nourrir les larves, les frelons adultes se nourrissent d'une grande variété d'arthropodes [ 25 , 26 ]; en Europe, leur principale source de nourriture est l'abeille mellifère (*Apis mellifera*) [ 27 , 28 ]. Les frelons capturent les abeilles en train de se nourrir aux entrées des ruches pendant la saison critique de pré-hivernage (septembre et octobre) [ 29 , 30 ], ce qui entraîne une diminution de la production de miel l'année suivante, ce qui a des effets majeurs sur les activités apicoles [ 27 ]. En conséquence, l'impact du frelon sur les colonies d'abeilles mellifères peut s'étendre bien au-delà de la prédation directe. La présence de *V. velutina* est associée à plusieurs problèmes graves (perte de biodiversité, activité économique réduite et menaces pour la santé humaine, y compris la mort [ 27 , 31 ], qui ont conduit l'Union européenne (UE) à l'inclure dans la liste des espèces exotiques envahissantes de l'Union. [ 32 ]. Bien que des méthodes de lutte physique et biologique aient été développées [ 33 ], aucune n'est à la fois écologique et efficace. La plupart sont des pièges appâtés qui utilisent des protéines ou des sucres [ 33 ], qui tuent généralement de nombreux

insectes non ciblés et peu *V. velutina* [ 34 , 35 ]. Par conséquent, le piégeage de masse sans discernement a des impacts environnementaux importants sur l'entomofaune locale [ 36 ], mais ne conduit pas sensiblement vers le bas *V.* populations de *velutina*. Une autre méthode de contrôle consiste à localiser et à détruire des nids entiers. Cependant, à l'heure actuelle, il n'existe aucun moyen écologique de le faire efficacement. La meilleure approche actuelle consiste à injecter dans les nids de la perméthrine [ 33 ], un biocide dont la demi-vie est de 28 à 38 jours au sol et de 10 jours sur la végétation [ 37 - 39]. Cependant, en raison de l'enveloppe protectrice du nid, le composé pourrait potentiellement rester actif encore plus longtemps à l'intérieur du nid. En conséquence, les organismes non ciblés, comme les insectes et les oiseaux, pourraient également être affectés [ 40 ].

Pour élaborer une méthode écologique pour détruire *V.* nids *velutina*, nous nous sommes tournés vers les systèmes naturels. En particulier, deux phénomènes biologiques pourraient être imités. Premièrement, les abeilles mellifères occidentales (*Apis mellifera*) peuvent tuer les frelons orientaux (*Vespa orientalis*) par asphyxie-balling: les abeilles mellifères attrapent les frelons et les étouffent [ 41 ]. Deuxièmement, les abeilles mellifères de l'Est (*Apis cerana*) ont un mécanisme de défense collective efficace pour contrer les attaques du frelon. Lorsqu'un frelon s'approche du nid, un groupe d'abeilles se précipite et l'entoure, formant une «boule de chaleur». La température à l'intérieur de la balle est d'environ 47 ° C, ce qui est supérieur à la limite de température létale du frelon (45,7 ° C) mais pas pour les abeilles [42 - 45]. Les abeilles peuvent survivre à des températures allant jusqu'à 50,7 ° C [ 46 ]. Ce mécanisme a été trouvé pour être efficace contre *V. similima* [ 42 ], *V. velutina* [ 44 ], *V. Magnifica* [ 47 ], et *V. multimaclata* [ 48 ].

Il pourrait être intéressant de mimer, à l'avenir, ce mécanisme de défense observé dans *A. Cerana*. Cependant, avant d'utiliser la chaleur pour tuer une colonie de frelons, il faut d'abord sélectionner la température à utiliser et comment augmenter la chaleur dans le nid. Dans cette étude, nous avons donc examiné si les frelons à pattes jaunes de différents sexes, castes et stades de développement pouvaient être tués en utilisant des méthodes de contrôle basées sur la température. Nous avons émis l'hypothèse que les frelons ne pourraient pas survivre au-dessus de 50 ° C et que la température serait suffisante pour tuer la colonie entière. C'est la première étape pour déterminer si de telles approches peuvent être utilisées comme alternatives aux composés chimiques, qui sont nocifs pour l'environnement. Plus précisément,

## matériaux et méthodes

### Collecte et élevage de colonies de frelons

Des colonies de frelons ont été collectées de juin à novembre 2019 (n = 66) dans le centre-ouest de la France (département de l'Indre-et-Loire; Fig 1 et [tableau S1](#)). Le frelon à pattes jaunes étant officiellement considéré comme une espèce envahissante, aucun permis n'était requis pour la collecte d'insectes et toutes les études ont été menées conformément aux directives nationales pertinentes. Ils ont été ramenés au laboratoire et logés dans des boîtes séparées laissées à température ambiante (19–22 ° C). Pour déterminer l'identité de chaque femelle (ouvrière vs reproductrice), les individus ont été pesés et leur espacement des ailes a été mesuré [ 49 ]. Tous les types d'individus (ouvriers, gynes, mâles et reines) ont reçu quotidiennement une solution d'eau et de miel *ad libitum*. Le jour de la collecte de la colonie, les larves ont été retirées des rayons et utilisées immédiatement dans les essais expérimentaux. Les adultes ont été utilisés le plus rapidement possible après le prélèvement (en moyenne 2,2 jours, ET ± 3,2). Avant chaque essai expérimental, les frelons étaient anesthésiés à l'aide de dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>). Dès qu'un frelon s'est réveillé, le procès a commencé.



**Fig 1.** Lieu où les colonies de frelons à pattes jaunes (*Vespa velutina nigrithorax*) ont été échantillonnées (département d'Indre-et-Loire, France).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239742.g001>

### Essais expérimentaux

Pour tester la tolérance thermique individuelle des frelons à pattes jaunes au moment de la mort, quatre systèmes d'exposition à la chaleur ont été évalués.

#### Chaleur instantanée et progressive.

Tout d'abord, nous avons exploré l'utilisation de la chaleur rayonnante appliquée instantanément (ci-après, le système flash; n = 31 colonies) et la chaleur rayonnante appliquée progressivement (ci-après, le système graduel; n = 50 colonies); quatre niveaux de température ont été utilisés (50 ° C, 60 ° C, 70 ° C et 80 ° C). Les deux systèmes ont été appliqués à la colonie dans son ensemble: tous les sexes (mâles et femelles), castes (ouvrières et reproductrices) et stades de développement (larves et adultes). Pour les deux systèmes, nous avons effectué 30 répétitions en utilisant des gynes, des mâles, des ouvrières et des larves; à travers les réplicats, en moyenne 6 colonies différentes (SD ± 2,07) ont été représentées (n = 120 à chaque niveau de température pour chaque système). En raison de la rareté des reines, elles n'ont été utilisées que dans ces deux premiers systèmes (à chaque niveau de température, n = 5 pour le système flash et n = 3 pour le système graduel). Seconde, deux systèmes à flux d'air direct ont été utilisés pour évaluer l'influence de l'humidité sur le moment de la mort du frelon adulte: un système a utilisé la chaleur sèche (ci-après, le système de circulation d'air sec), et l'autre système a utilisé la chaleur humide (ci-après, le système de circulation d'air humide). Trois niveaux de température ont été utilisés (100 ° C, 120 ° C et 140 ° C). Le système de circulation d'air sec a été testé en utilisant uniquement des travailleurs (n = 90), tandis que le système de circulation d'air humide a été testé avec

des gynes, des hommes et des travailleurs (n = 90). Dans tous les essais expérimentaux, la température a été mesurée avec un thermomètre numérique (HI 935005,  $\pm 0,2$  °C). Tous les essais ont été filmés à l'aide d'une caméra Panasonic (4K, HC-VX980) pour mieux quantifier l'heure du décès. et l'autre système employait de la chaleur humide (ci-après, le système de circulation d'air humide). Trois niveaux de température ont été utilisés (100 °C, 120 °C et 140 °C). Le système de circulation d'air sec a été testé en utilisant uniquement des travailleurs (n = 90), tandis que le système de circulation d'air humide a été testé avec des gynes, des hommes et des travailleurs (n = 90). Dans tous les essais expérimentaux, la température a été mesurée avec un thermomètre numérique (HI 935005,  $\pm 0,2$  °C). Tous les essais ont été filmés à l'aide d'une caméra Panasonic (4K, HC-VX980) pour mieux quantifier l'heure du décès. et l'autre système employait de la chaleur humide (ci-après, le système de circulation d'air humide). Trois niveaux de température ont été utilisés (100 °C, 120 °C et 140 °C). Le système de circulation d'air sec a été testé uniquement avec des travailleurs (n = 90), tandis que le système de circulation d'air humide a été testé avec des gynes, des hommes et des travailleurs (n = 90). Dans tous les essais expérimentaux, la température a été mesurée avec un thermomètre numérique (HI 935005,  $\pm 0,2$  °C). Tous les essais ont été filmés à l'aide d'une caméra Panasonic (4K, HC-VX980) pour mieux quantifier l'heure du décès.  $\pm 0,2$  °C). Tous les essais ont été filmés à l'aide d'une caméra Panasonic (4K, HC-VX980) pour mieux quantifier l'heure du décès.

Pour les systèmes flash et graduel, un bain-marie a été utilisé (Fisherbrand™ Polystat™ Circulateur à immersion [ $\pm 0,05$  °C], Bioblock Scientific). Dans le système flash, les frelons étaient placés individuellement dans un bocal en verre octogonal (95 x 87 mm) fermé par un couvercle. Le pot avait été préalablement placé dans un bain-marie à la température cible (50 °C, 60 °C, 70 °C ou 80 °C). Une sonde a été insérée dans le pot pour mesurer sa température interne. Dans le système graduel, les frelons étaient placés individuellement dans un tube en verre (90 x 24 mm) à température ambiante qui était fermé avec un couvercle en mousse. Ensuite, lorsque le bain d'eau a atteint la température cible (50 °C, 60 °C, 70 °C ou 80 °C), le tube en verre a été placé dans l'eau. Dans les deux systèmes, nous avons noté l'heure et la température exactes auxquelles les frelons sont morts. Pour le système graduel, des courbes d'étalonnage ont été établies (n = 3 pour chaque température, [S1 Fig](#)). L'essai expérimental s'est terminé lorsque le frelon ne pouvait plus bouger. Dans toutes les expériences, des frelons morts ont ensuite été observés en dehors du système expérimental testé pendant 15 minutes pour confirmer leur mort.

Flux d'air sec et humide.

Des températures élevées sont nécessaires pour immobiliser rapidement les frelons et ainsi les empêcher d'attaquer ou de s'échapper. Dans les systèmes à flux d'air sec et à flux d'air humide, des températures élevées ont été combinées avec un flux d'air. Pour le système de circulation d'air sec, nous avons effectué des tests préliminaires sur un nid de frelons en laboratoire pour évaluer le risque d'incendie potentiel associé à différents niveaux de température (120 °C, 130 °C, 140 °C et 150 °C, n = 15 chacun). De l'air chaud à la température cible a été appliqué à un fragment de peigne de nid pendant 4 minutes à l'aide d'un pistolet thermique (Tacklife HGP72AC, 2000 W / 230 V, 500 l / min; n = 15 pour chaque niveau de température). La présence ou l'absence de combustion, définie comme l'apparition de fumée et / ou un changement de couleur du peigne, a été notée. À partir de ces informations, nous avons pu sélectionner des températures expérimentales ne présentant pas de risque d'incendie: 100 °C, 120 °C et 140 °C. Ces températures ont été testées sur des frelons de 11 colonies. Dans les essais de circulation d'air sec, un frelon a été placé dans une cage métallique cylindrique (55 x 85 mm) qui était située à 10 cm du pistolet thermique. Le procès s'est terminé lorsque le frelon ne pouvait plus bouger et est mort. Pour le système de circulation d'air humide, des frelons, provenant de 11 colonies, ont été placés dans un chauffe-biberon rapide (NUK Thermo Rapid, 500 W, 220 V); ils étaient entourés d'un treillis métallique (50 x 70 mm) et maintenus à 0,9 cm de l'eau (également en utilisant un treillis métallique). Pour créer de la vapeur (température moyenne: 92,2 °C), 6 ml d'eau ont été ajoutés au chauffe-biberon avant la mise en marche de la machine. La température intérieure a été enregistrée à l'aide d'un thermomètre numérique, comme mentionné ci-dessus. un frelon a été placé dans une cage métallique cylindrique (55 x 85 mm) située à 10 cm du pistolet thermique. Le procès s'est terminé lorsque le frelon ne pouvait plus bouger et est mort. Pour le système de circulation d'air humide, des frelons, provenant de 11 colonies, ont été placés dans un chauffe-biberon rapide (NUK Thermo Rapid, 500 W, 220 V); ils étaient entourés d'un treillis métallique (50 x 70 mm) et maintenus à 0,9 cm de l'eau (également en utilisant un treillis métallique). Pour créer de la vapeur (température moyenne: 92,2 °C), 6 ml d'eau ont été ajoutés au chauffe-biberon avant la mise en marche de la machine. La température intérieure a été enregistrée à l'aide d'un thermomètre numérique, comme mentionné ci-dessus. ils étaient entourés d'un treillis métallique (50 x 70 mm) et maintenus à 0,9 cm de l'eau (également en utilisant un treillis métallique). Pour créer de la vapeur (température moyenne: 92,2 °C), 6 ml d'eau ont été ajoutés au chauffe-biberon avant la mise en marche de la machine. La température intérieure a été enregistrée à l'aide d'un thermomètre numérique, comme mentionné ci-dessus. ils étaient entourés d'un treillis métallique (50 x 70 mm) et maintenus à 0,9 cm de l'eau (également en utilisant un treillis métallique). Pour créer de la vapeur (température moyenne: 92,2 °C), 6 ml d'eau ont été ajoutés au chauffe-biberon avant la mise en marche de la machine. La température intérieure a été enregistrée à l'aide d'un thermomètre numérique, comme mentionné ci-dessus.

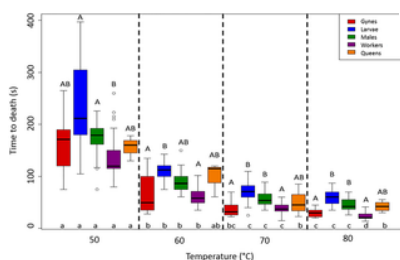
#### analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de R (v. 3.1.2, R Development Core Team, 2014). Les chiffres ont été générés en utilisant R ou SigmaPlot (v. 12.5). Tout d'abord, la normalité des données a été évaluée à l'aide d'un test de Shapiro-Wilk. Ensuite, pour analyser comment chaque système affectait le moment de la mort du frelon, une analyse unidirectionnelle de la variance (ANOVA) de Kruskal-Wallis sur les rangs en utilisant les données sur le temps jusqu'à la mort a été utilisée; Des comparaisons par paires posthoc ont été effectuées en utilisant le test de Tukey et le test de Dunn. Pour déterminer s'il existait une relation entre la masse des frelons et le délai de mort, la corrélation de Pearson (avec distribution normale) et la corrélation de Spearman (sans distribution normale) ont été utilisées. Pour évaluer dans quelle mesure les courbes d'étalonnage logarithmiques obtenues à l'aide du système graduel reflètent la température interne dans le tube de verre,<sup>2</sup>).

## Résultats

La tolérance thermique individuelle de toutes les castes et stades de la vie du frelon invasive *V. velutina*, a été évaluée, à la fois par une augmentation instantanée et progressive des températures. Lorsque la température a été augmentée instantanément (le système flash), tous les frelons sont morts en 7 minutes. Dans l'ensemble, les frelons sont morts beaucoup plus rapidement à des températures plus élevées (ANOVA à sens unique de Kruskal-Wallis: H = 405,551, df = 19, P <0,001); Le délai médian avant la mort était de 120 secondes (q<sub>1</sub> = 115; q<sub>3</sub> = 129) à 50 °C, 56 secondes (q<sub>1</sub> = 48; q<sub>3</sub> = 69) à 60 °C, 37 secondes à 70 °C (q<sub>1</sub> =

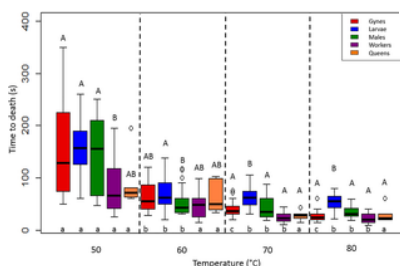
33;  $q_3 = 44$ ) et 21 secondes ( $q_1 = 18$ ;  $q_3 = 29$ ) à 80 ° C ( Fig. 2 ). Il y avait une différence marquée dans le moment de la mort du gyne entre 50 ° C et les trois températures plus élevées (test de Tukey:  $P < 0,05$ ,  $q_{50-60} = 5,913$ ,  $q_{50-70} = 9,387$ ,  $q_{50-80} = 11,531$ ) comme ainsi qu'entre 60 ° C et 80 ° C (test Tukey:  $P < 0,05$ ,  $q_{60-80} = 5,619$ ). En revanche, aucune différence n'a été observée entre 60 ° C et 70 ° C ou entre 70 ° C et 80 ° C. De même, les larves meurent beaucoup plus rapidement lorsque la température augmente (test de Tukey:  $P < 0,05$ ,  $q_{50-60} = 4,314$ ,  $q_{60-70} = 5,999$ ,  $q_{50-70} = 10,314$ ,  $q_{50-80} = 12,140$ ,  $q_{60-80} = 7,826$ ; Fig. 2), sauf entre 70 ° C et 80 ° C. Le même schéma a été observé chez les mâles (test de Tukey:  $P < 0,05$ ,  $q_{50-60} = 5,054$ ,  $q_{60-70} = 5,154$ ,  $q_{50-70} = 10,209$ ,  $q_{50-80} = 12,859$ ,  $q_{60-80} = 7,805$ ). Pour les travailleurs, le délai médian avant la mort était de 120 secondes à 50 ° C contre 21 secondes à 80 ° C (test de Tukey:  $P < 0,05$ ,  $q_{50-60} = 5,194$ ,  $q_{50-70} = 9,437$ ,  $q_{50-80} = 13,418$ ,  $q_{60-70} = 4,244$ ,  $q_{60-80} = 8,225$  et  $q_{70-80} = 3,981$ ). Pour les reines, le délai de mort était significativement différent entre 50 ° C et 70 ° C et 80 ° C (Kruskal Wallis one-way ANOVA, Holm-Sidak method:  $t_{50-80} = 5,958$ ,  $P = 0,001$  et  $t_{50-70} = 5,145$ ,  $P = 0,003$ , respectivement; Fig. 2 ); cependant, ces résultats doivent être interprétés avec prudence en raison de la petite taille des échantillons ( $n = 5$  à chaque niveau de température). En prenant ces résultats ensemble, les larves semblaient être le groupe le plus tolérant à la chaleur, suivies par les mâles. À 50 ° C, les mâles et les larves ont survécu beaucoup plus longtemps que les travailleurs (test de Dunn:  $P < 0,05$ ,  $Q_{mâles} = 5,714$ ,  $Q_{larves} = 3,342$ ); les ouvriers avaient le même temps de mort que les gynes et les reines. À 60 ° C, les larves ont survécu significativement plus longtemps que les gynes et les ouvrières (test de Dunn:  $P < 0,05$ ,  $Q_{gynes} = 5,434$ ,  $Q_{ouvrières} = 6,473$ ) mais n'a pas vécu plus longtemps que les mâles ou les reines. À 70 ° C et 80 ° C, les larves et les mâles ont survécu beaucoup plus longtemps que les ouvrières et les gynes (test de Dunn:  $P < 0,05$ ,  $Q_{gynes-larves70} = 6,585$ ,  $Q_{gynes-larves80} = 6,523$ ,  $Q_{ouvrières-larves70} = 6,065$ ,  $Q_{ouvrières-larves80} = 8,134$ ,  $Q_{gynes-mâles70} = 4,889$ ,  $Q_{gynes-mâles80} = 3,791$ ,  $Q_{ouvriers-mâles70} = 4,369$ ,  $Q_{ouvriers-mâles80} = 5,403$ ; Fig. 2 ).



**Fig 2. Effets du système d'exposition à la chaleur éclair sur le moment de la mort des gynes, des larves, des mâles et des ouvrières ( $n = 30$  chacun) et des reines ( $n = 5$ ).**

Les différences entre les lettres majuscules au-dessus des cases indiquent des différences significatives à l'intérieur d'un niveau de température donné (50 °, 60 °, 70 ° et 80 ° C). Les différences entre les lettres minuscules sous les cases indiquent des différences significatives au sein de chaque groupe (voir la légende des couleurs) entre les niveaux de température. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239742.g002>

Lorsque la température a été augmentée progressivement (le système graduel), tous les frelons sont morts en 6 minutes. Dans l'ensemble, les frelons sont morts beaucoup plus rapidement à des températures plus élevées (ANOVA unidirectionnel de Kruskal-Wallis:  $H = 284,699$ ,  $df = 19$ ,  $P < 0,001$ ; Fig. 3 ): le temps moyen avant la mort était de 125 ( $q_1: 66$ ;  $q_3: 191$ ) secondes à 50 ° C (45 ° C sur la courbe d'étalonnage), 52 ( $q_1: 35$ ;  $q_3: 78$ ) secondes à 60 ° C (48 ° C sur la courbe d'étalonnage), 38 ( $q_1: 28$ ;  $q_3: 55,5$ ) secondes à 70 ° C (53 ° C sur la courbe d'étalonnage) et 30 ( $q_1: 20,5$ ;  $q_3: 43,5$ ) secondes à 80 ° C (55 ° C sur la courbe d'étalonnage). Conformément aux résultats globaux, les gynes sont morts beaucoup plus rapidement à des températures plus élevées, sauf entre 70 ° C et 80 ° C (test de Tukey:  $P < 0,05$ ,  $q_{50-60} = 4,286$ ,  $q_{60-70} = 3,992$ ,  $q_{50-70} = 8,277$ ,  $q_{50-80} = 11,392$ ,  $q_{60-80} = 7,107$ ; Fig. 3 ). Les larves ont survécu significativement plus longtemps à 50 ° C qu'aux trois températures plus élevées (test de Tukey:  $P < 0,05$ ,  $q_{50-60} = 7,298$ ,  $q_{50-70} = 8,393$ ,  $q_{50-80} = 10,091$ ); aucune différence de temps de mort n'a été observée entre 60 ° C, 70 ° C et 80 ° C. Les mâles ont montré un schéma similaire à celui des larves (test de Tukey:  $P < 0,05$ ,  $q_{50-60} = 7,191$ ,  $q_{50-70} = 7,592$ ,  $q_{50-80} = 9,739$ ; Fig. 3 ), y compris l'absence de différence d'heure de décès entre 60 ° C, 70 ° C et 80 ° C. Les travailleurs sont morts beaucoup plus rapidement aux températures plus élevées (70 ° C et 80 ° C) qu'aux températures plus basses (50 ° C et 60 ° C) (test de Tukey:  $P < 0,05$ ,  $q_{50-70} = 7,482$ ,  $q_{50-80} = 9,652$ ,  $q_{60-70} = 5,291$ ,  $q_{60-80} = 7,461$ ); aucune différence de temps de mort n'a été observée entre 70 ° C et 80 ° C. Les reines n'ont montré aucune différence dans l'heure de la mort parmi les niveaux de température; cependant, ces résultats doivent être interprétés avec prudence en raison de la petite taille des échantillons ( $n = 3$  à chaque niveau de température) ( Fig. 3 ). Sur la base de tous les résultats, les larves semblaient être le groupe le plus tolérant thermiquement. En effet, à 50 ° C, les ouvriers sont morts beaucoup plus rapidement que les gynes, les larves et les mâles (test de Dunn:  $P < 0,05$ ,  $Q = 3,289$ ,  $Q = 4,271$  et  $Q = 3,050$ , respectivement). À 60 ° C, les mâles sont morts beaucoup plus rapidement que les larves (test de Dunn:  $P < 0,05$ ,  $Q = 3,442$ ). À 70 ° C et 80 ° C, les larves ont survécu plus longtemps que tout autre groupe (test de Dunn:  $P < 0,05$ ,  $Q_{ouvriers70} = 5,652$ ,  $Q_{gynes70} = 3,747$ ,  $Q_{reines70} = 3,139$ ,  $Q_{mâles70} = 3,223$ ,  $Q_{ouvriers80} = 7,145$ ,  $Q_{gynes80} = 5,609$ ,  $Q_{mâles80} = 3,731$ ; Fig. 3 ).

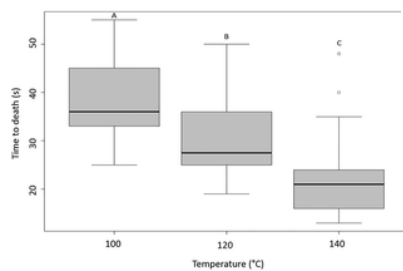


**Fig 3. Effets du système d'exposition graduelle à la chaleur sur le moment de la mort des gynes, des larves, des mâles et des ouvrières ( $n = 30$  chacun) et des reines ( $n = 3$ ).**

Les différences entre les lettres majuscules au-dessus des cases indiquent des différences significatives à l'intérieur d'un niveau de température donné (50 °, 60 °, 70 ° et 80 ° C). Les différences entre les lettres minuscules sous les cases indiquent des différences significatives au sein de chaque groupe (voir la légende des couleurs) entre les niveaux de température. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239742.g003>

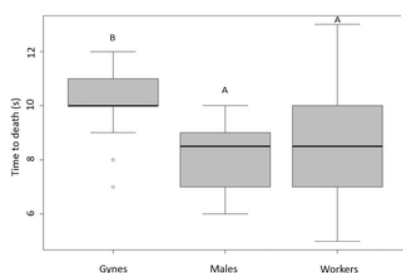
Le type de système a eu un effet: le système graduel a tué les frelons plus rapidement que le système flash (Figs 2 et 3). Des différences significatives ont été observées pour les travailleurs à 50 ° C (test Mann-Whitney U: U = 208,5, P <0,001), 60 ° C (U = 298,5, P = 0,025) et 70 ° C (U = 244,5, P = 0,002). Il en était de même pour les mâles à tous les niveaux de température (50 ° C: U = 207, P <0,001; 60 ° C: test t, t = -8,086, P <0,001; 70 ° C: U = 261,1, P = 0,005; et 80 ° C: U = 206, P <0,001) et pour les larves à 60 ° C et 80 ° C (60 ° C: U = 136,5, P <0,001; 80 ° C: t = 2,016, P = 0,048; figures 2 et 3).

Dans les essais préliminaires d'écoulement d'air sec, aucun des peignes n'a montré de signes de combustion à 120 ° C, 130 ° C ou 140 ° C (n = 15 à chaque niveau de température). Les peignes exposés à 150 ° C l'ont fait (n = 11 sur 15). Par conséquent, nous n'avons utilisé les températures sûres que dans les essais ultérieurs. Les travailleurs sont décédés plus rapidement à des températures plus élevées (ANOVA unidirectionnel de Kruskal-Wallis: H = 39,772, df = 2, P <0,001): le temps moyen avant la mort était significativement différent entre 100 ° C, 120 ° C et 140 ° C (Test de Tukey: P <0,05, q<sub>140-100</sub> = 8,872, q<sub>140-120</sub> = 5,144, q<sub>100-120</sub> = 3,728; Fig. 4). Le temps médian avant la mort pour tous les travailleurs était de 36 (q1: 35,5; q3: 45) secondes à 100 ° C, 27,5 (q1: 24,75; q3: 36,25) secondes à 120 ° C et 21 (q1: 16; q3: 24,5) secondes à 140 ° C (Fig. 4).



**Fig 4. Effets du système de circulation d'air sec sur le moment du décès du travailleur à 100 ° C, 120 ° C et 140 ° C (n = 30 chacun).** Les différences dans les lettres au-dessus des cases indiquent une différence significative dans l'heure du décès. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239742.g004>

Dans les essais de flux d'air humide, il y avait des différences significatives dans le temps de la mort (ANOVA unidirectionnel de Kruskal-Wallis: H = 30,573, df = 2, P <0,001; Fig. 5). Les hommes et les travailleurs sont morts plus rapidement que les gynes (test de Tukey: P <0,05, q<sub>gynes-hommes</sub> = 7,432, q<sub>gynes-travailleurs</sub> = 5,388). Le temps médian jusqu'au décès était de 10 (q1: 10; q3: 11) secondes pour les gynes, de 8,5 (q1: 7; q3: 9) secondes pour les hommes et de 8,5 (q1: 7; q3: 10) secondes pour les travailleurs (Fig. 5). Les deux systèmes de circulation d'air ont donné des résultats différents pour les travailleurs à 100 ° C (ANOVA unidirectionnel de Kruskal-Wallis: H = 44,418, df = 1, P <0,001; figures 4 et 5): le temps moyen avant la mort était de 38,2 secondes avec un flux d'air sec contre 8,5 secondes avec un flux d'air humide (test Tukey: q<sub>air vapeur-sec (100 ° C)</sub> = 9,409, P <0,001; Figs 4 et 5). Il n'y avait aucune corrélation entre la masse et le moment de la mort pour les ouvriers, les hommes, les gynes ou les larves dans 30 des 38 systèmes testés (corrélations de Pearson ou Spearman; tableau S2). Huit d'entre eux étaient significativement corrélés (P <0,05) mais leurs coefficients de corrélation étaient proches de 0,5; dénotant aucune relation statistique entre les deux variables.



**Fig 5. Effets du système de circulation d'air humide sur le moment de la mort des gynes, des hommes et des travailleurs (n = 30 chacun).** Les différences dans les lettres au-dessus des cases indiquent une différence significative dans l'heure du décès. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239742.g005>

## Discussion

En raison de ses effets négatifs dans le monde entier, le frelon à pattes jaunes (*V. V. Nigrithorax*) est la cible de divers efforts de contrôle [33]. Comme rien n'indique que l'expansion de l'espèce ralentisse, il est essentiel de renforcer les stratégies de détection et de contrôle. À l'avenir, les coûts économiques mondiaux des espèces envahissantes augmenteront rapidement [15, 50] et les effets du changement climatique sur l'expansion envahissante augmenteront [50]. À l'heure actuelle, les méthodes actuelles de lutte contre le frelon à pattes jaunes sont limitées: elles sont parfois efficaces mais pas respectueuses de l'environnement. Ainsi, de nouvelles techniques doivent être développées.

En raison de leur petite taille et de leur physiologie ectothermique, les insectes sont particulièrement vulnérables à la température, ce qui peut avoir un effet direct sur leurs comportements (vol...) et leur forme physique (durée de vie...) [ 51 ]. Pour ces raisons, la chaleur était auparavant testée dans des méthodes de lutte contre les insectes ravageurs dans différentes conditions, comme dans le musée [ 52 ] et le stockage des aliments [ 53 ]. Classiquement, une vraie température centrale supérieure à 45 ° C maintenue pendant plusieurs heures tuera les insectes adultes [ 53 ].

Dans cette étude, nous avons constaté que le flux d'air humide était le système le plus efficace pour tuer les frelons (100% de mortalité en 13 secondes à 92,2 ° C) et qu'il n'entraînait aucun risque de combustion du nid. En revanche, lorsqu'un flux d'air sec a été utilisé, les travailleurs ont survécu jusqu'à une minute à 100 ° C. Par conséquent, l'exposition à la chaleur seule ne suffit pas comme méthode de contrôle car elle pourrait donner aux frelons le temps de fuir. À l'état naturel, diverses espèces semblent utiliser trois paramètres complémentaires pour tuer les frelons: la chaleur, le CO<sub>2</sub> et / ou l'humidité. Abeilles Cyprien ( *A. M. Cypria* ) utiliser le ballon de la chaleur, qui combinent la chaleur et le CO<sub>2</sub> à étouffer efficacement *Vespa orientalis* ( *V. Orientalis* ) [ 41 ]. La même approche combinée est utilisée par les abeilles japonaises ( *A. C. Japonica* ) dans leurs boules de chaleur [ 45 ] comme ils se défendent contre les frelons géant japonais ( *V. Mandarinina japonica* ). En outre, le japonais et les abeilles européennes peuvent tuer les frelons ( *V. Mandarinina* , *V. Analis* , *V. Simillima* , et *V. Crabro* ) en formant des boules de chaleur dans lequel il y a une augmentation rapide simultanée de la température, CO<sub>2</sub> , et de l'humidité [ 54 ]. Dans la même étude, il a été montré que le frelon géant avait une température létale médiane inférieure à 90% d'humidité relative (dans des conditions artificielles de laboratoire) qu'à une humidité relative de 40 à 50% (moyenne dans des conditions naturelles moyennes). De nombreux insectes sociaux peuvent tolérer des températures élevées (30 ° C à 60 ° C) grâce au refroidissement par évaporation [ 55 , 56 ]. Les comportements sociaux classiques des insectes pour réguler la température du nid comprennent le fait de diriger l'air chaud loin du nid (c.-à-d., L'éventail des ailes) et le refroidissement par évaporation du nid (c.-à-d., Les travailleurs recueillent de l'eau et placent des gouttelettes sur la surface du rayon à couvain, [ 57 ]). Cependant, le refroidissement par évaporation n'est plus viable lorsque l'humidité est élevée; par conséquent, la régulation de la température est perturbée et les températures plus basses deviennent plus mortelles [ 55 , 56 ].

Ici, selon nos données obtenues en laboratoire, l'idée sera d'injecter rapidement de l'eau de vapeur dans un nid, ce qui devrait immobiliser et tuer les frelons en quelques secondes. Cependant, sur le terrain, les insectes pourraient échapper au choc thermique mortel en se réfugiant ou en fuyant. Pour cette raison, il est essentiel que toute méthode de diffusion de chaleur soit rapidement appliquée. D'autres études sont nécessaires pour tester l'efficacité de notre technique de lutte proposée sur le terrain sur des colonies entières de frelons à pattes jaunes.

Les données recueillies dans ces expériences ont également démontré qu'une augmentation progressive de la température était plus mortelle pour les frelons qu'une augmentation instantanée de la température. Les travailleurs et les hommes sont morts beaucoup plus rapidement lorsque la température de l'air est passée de la température ambiante à 50 ° C, 60 ° C ou 70 ° C. En effet, plus de 50% des frelons étaient morts avant que la température cible ne soit atteinte. Par exemple, il a fallu environ 170 secondes pour que la température à l'intérieur du tube de verre dans le bain-marie à 50 ° C grimpe de 21 ° C à 50 ° C (± 0,1); cependant, la plupart des travailleurs étaient décédés avant cette date (93,3%). En revanche, lorsque la température a été réglée instantanément à 50 ° C, seulement 70,6% des travailleurs sont morts. La température létale médiane (44,6 ° C) a été atteinte à environ 134 secondes dans le système flash contre environ 63 secondes dans le système graduel. Dans une expérience utilisant un incubateur [ 44 ], les frelons sont morts après une moyenne de 60 minutes dans l'incubateur. Dans notre étude, dans le système graduel, la température augmente de 1 ° C toutes les 5 secondes jusqu'à atteindre 50 ° C. Des recherches antérieures ont montré que la température initiale et le taux de changement de température ont un effet très significatif sur les limites thermiques critiques [ 58 ]. Ici, il est possible qu'une augmentation rapide et permanente de la température lors d'un stress thermique extrême ait épuisé le métabolisme du frelon, empêchant l'organisme de s'acclimater thermiquement ou de réguler sa température. Contrairement à ce que l'on trouve avec la mouche tsé-tsé ( *Glossina pallidipes* ) [ 58 ], nous avons découvert que des taux plus lents de changement de température (c.-à-d. des essais expérimentaux plus longs) entraînaient une plus grande survie chez le frelon à pattes jaunes. À 50 ° C, les ouvriers sont morts beaucoup plus rapidement que les gynes, les larves et les mâles. Ce système d'exposition à la chaleur imite le fonctionnement d'une boule de chaleur chez les abeilles mellifères (où une température maximale de 45,9 ± 1,0 ° C [ 45 ] est atteinte en 5 à 10 minutes [ 44 ]). Par conséquent, dans la nature, nous pouvons supposer qu'il faudrait plus de temps et d'efforts pour que les abeilles mellifères tuent un frelon à pattes jaunes mâle ou gyne avec une boule de chaleur. De tous les groupes considérés dans cette étude, les larves semblaient être les plus tolérantes thermiquement. Cependant, comme elles ne peuvent survivre sans la présence d'adultes, les larves mourraient de faim ou deviendraient des proies si tous les ouvriers mouraient. Par conséquent, la température nécessaire pour tuer toute la colonie est la température maximale nécessaire pour tuer les ouvrières et la reine au début de la saison (en Europe: mai à fin juillet) et tous les adultes plus tard.

La tolérance thermique pourrait être influencée par plusieurs facteurs naturels qui n'ont pas pu être contrôlés dans cette expérience. Par exemple, les frelons diffèrent par leur phénologie et / ou leur état de santé, et il se peut que les travailleurs plus âgés soient moins résistants que les jeunes. Cependant, l'âge ne semble pas influencer les limites thermiques critiques des insectes [ 58 ]. Dans cette étude, il y avait une variabilité du temps de mort à des températures plus basses (50 ° C et 60 ° C) pour les travailleurs et les hommes. Cette variabilité était moins prononcée à des températures plus élevées (70 ° C et 80 ° C). Dans l'ensemble, la masse et le temps de mort n'étaient pas corrélés, un résultat qui contraste avec ceux de certaines études antérieures sur les insectes sociaux, dans lesquelles une relation entre la masse et la tolérance thermique a été observée. Dans le *curseur* fourmi *Cataglyphis*, les gros ouvriers ont survécu plus longtemps que les petits ouvriers à 48 ° C et 52 ° C (application de chaleur radiante; [ 59 ]). Il est possible que, chez le frelon à pattes jaunes, la différence de masse entre les frelons de début de saison (environ 350 mg) et les frelons de fin de saison (environ 550 mg) ne soit pas assez grande pour évaluer la relation ci-dessus. En effet, nous avons observé une tendance des travailleurs plus lourds à survivre plus longtemps à 50 ° C, même si les résultats n'étaient pas significatifs. Une autre possibilité est que l'était déjà assez élevée température la plus basse testée (50 ° C), étant donné que la tolérance thermique du frelon *V. velutina* est de 45,9 ± 1,0 ° C [ 44 ]. Une telle situation ne laisserait aucune place à la variation de la phénologie ou de l'état de santé pour se manifester.

En conclusion, nous avons montré qu'une méthode basée sur l'injection de vapeur peut être la plus prometteuse pour contrôler le frelon à pattes jaunes étant donné que le flux d'air humide était capable de tuer des frelons individuels en quelques secondes. Une telle technique serait respectueuse de l'environnement, aurait des impacts collatéraux limités et ne poserait aucun risque de combustion. La rapidité de la méthode sera cruciale pour son utilisation réussie dans la nature sur des nids entiers. Des recherches futures doivent avoir lieu sur le terrain pour explorer le comportement des frelons en réponse à l'injection de vapeur, déterminer si les frelons ont suffisamment de temps pour s'échapper et déterminer si la vapeur agit sur tout le nid.

## Renseignements à l'appui

**Tableau S1.** Coordonnées géographiques (Système géodésique mondial 1984, degrés décimaux) où les colonies de frelons à pattes jaunes ( *Vespa velutina nigrithorax* ) ont été échantillonnées (Département d'Indre-et-Loire, France).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239742.s001>  
(PDF)

**Tableau S2. Corrélation entre la masse du frelon et le délai de mort pour chaque méthode testée.**

La distribution de normalité a été testée avec la méthode Shapiro-Wilk. La méthode de corrélation de Pearson (avec distribution normale) et la méthode de corrélation de Spearman (sans répartition normale) ont été utilisées.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239742.s002>  
(PDF)

**S1 Fig. Courbes d'étalonnage pour le système d'exposition à la chaleur progressive.**

Codes couleur: gris = 50 ° C ( $R^2 = 0,9$ ), rouge = 60 ° C ( $R^2 = 0,9$ ), vert = 70 ° C ( $R^2 = 0,9$ ) et jaune = 80 ° C ( $R^2 = 0,9$ ) (n = 3 pour chacun).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239742.s003>  
(TIF)

## Remerciements

Nous remercions chaleureusement tous ceux qui nous ont donné des informations sur les emplacements des nids et J. Pearce pour ses services d'édition linguistique.

## Les références

1. Vitousek PM, D'antonio CM, Loope LL, Rejmánek M, Westbrooks R. Introduced speeicis: a important component of Human-cause global change. *J Ecol.* 1997; 21: 1–16.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
2. Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA. Invasions biotiques: causes, épidémiologie, conséquences globales et contrôle. *Ecol Appl.* 2000; 10: 689–710.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
3. Clavero M, Garcia E. Les espèces envahissantes sont une des principales causes d'extinctions animales. 2005; 19.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
4. Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, Aronson J, et al. Impacts des invasions biologiques: quoi de quoi et la voie à suivre. *Trends Ecol Evol.* 2013; 28: 58–66. pmid: 22889499  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
5. Bellard C, Cassey P, Blackburn TM. Les espèces exotiques comme facteur d'extinctions récentes. *Biol Lett.* 2016; 12. pmid: 26888913  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
6. Meyerson LA, Mooney HA. Espèces exotiques envahissantes à l'ère de la mondialisation. *Avant Ecol Env.* 2007; 5: 199–208.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
7. Bertolino S, Liyo S, Laurino D, Manino A, Porporato M. Propagation du frelon invasif à pattes jaunes *Vespa velutina* (Hymenoptera: Vespidae) en Italie. *Appl Entomol Zool.* 2016; 51: 589-597.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
8. Williamson M, Fitter A. Les personnages des envahisseurs qui réussissent. *Biol Conserv.* 1996; 78: 163-170.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
9. Crowl TA, Crist TO, Parmenter RR, Belovsky G, Lugo AE. La propagation des espèces envahissantes et des maladies infectieuses en tant que facteurs de changement des écosystèmes. *Avant Ecol Env.* 2008; 6: 238–246.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
- dix. Hulme PE. Les espèces envahissantes défient la réponse mondiale aux maladies émergentes. *Trends Parasitol.* 2014; 30: 267-270. pmid: 24862566  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
11. Fritts TH, Rodda GH. Le rôle des espèces introduites dans la dégradation des écosystèmes insulaires: une histoire de cas de Guam. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2020; 29: 113-140.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
12. Bradley BA, Blumenthal DM, Early R, Grosholz ED, Lawler JJ, Miller LP, et al. Changement planétaire, commerce mondial et prochaine vague d'invasions végétales. *Avant Ecol Environ.* 2012; 10: 20-28.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
13. Ibáñez I, Diez JM, Miller LP, Olden JD, Sorte CJB, Blumenthal DM, et al. Évaluation intégrée des invasions biologiques. *Ecol Appl.* 2014; 24: 25–37. pmid: 24640532  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
14. Pimentel D, Zuniga R, Morrison D. Mise à jour sur les coûts environnementaux et économiques associés aux espèces exotiques envahissantes aux États-Unis. *Ecol Econ.* 2005; 52: 273-288.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

15. Barbet-Massin M, Salles JM, Courchamp F. Le coût économique du contrôle du frelon asiatique envahissant à pattes jaunes. *NeoBiota*. 2020; 55: 11-25.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
16. Wittenberg R., coq MJW. Meilleures pratiques pour la prévention et la gestion des espèces exotiques envahissantes. *Espèces exotiques envahissantes: une nouvelle synthèse*. Londres: Island Press; 2009.
17. Hoffmann BD, Abbott KL Davis P. *Gestion des fourmis envahissantes*. Presse d'université d'Oxford. NewYork: Oxford University Press ; 2010.
18. Carpenter JM, Kojima J. Liste de contrôle des espèces de la sous-famille des Vespinae (Insecta: Hymenoptera: Vespidae). 1997; 1: 51–92.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
19. Arca M, Mougél F, Guillemaud T, Dupas S, Rome Q, Perrard A, et al. Reconstruire l'invasion et l'histoire démographique du frelon à pattes jaunes, *vespa velutina*, en Europe. *Invasions de Biol*. 2015; 17: 2357-2371.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
20. Robinet C, Suppo C, Darrouzet E. Propagation rapide du frelon invasif à pattes jaunes en France: le rôle de la dispersion d'origine humaine et les effets des mesures de lutte. *J Appl Ecol*. 2017; 54: 205-215.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
21. Robinet C., Suppo C., & Darrouzet E. Modélisation de la propagation: un outil approprié pour explorer le rôle de la dispersion d'origine humaine dans l'expansion de l'aire de répartition du frelon à pattes jaunes en Europe. *International. Int J Pest Manag*. 2019; 65: 258-267.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
22. Choi MB, Martin SJ, Lee JW. Distribution, propagation et impact du frelon invasif *Vespa velutina* en Corée du Sud. *J Asia Pac Entomol*. 2012; 15: 473–477.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
23. Ueno T. Établissement du frelon envahissant *Vespa velutina* (hyménoptères: Vespidae) au Japon. *Int J Chem Environ Biol Sci*. 2014; 2: 2–4.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
24. Takeuchi T, Takahashi R, Kiyoshi T, Nakamura M, Minoshima YN, Takahashi J. L'origine et la diversité génétique du frelon à pattes jaunes, *Vespa velutina*, introduit au Japon. *Insectes Soc*. 2017; 64: 313–320.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
25. Richter MR. Comportement alimentaire de la guêpe sociale (Hyménoptères: Vespidae). *Annu Rev Entomol*. 2000; 45: 121-150. pmid: 10761573  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
26. Matsuura M., & Yamane S. *Biologie des guêpes vespines*. Berlin: Springer verlag ; 1990.
27. Monceau K, Bonnard O, Thiéry D. *Vespa velutina*: Un nouveau prédateur invasif des abeilles en Europe. *J Pest Sci (2004)*. 2014; 87: 1–16.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
28. Monceau K, Thiéry D. *Vespa velutina* distribution des nids à l'échelle locale: Une enquête de 8 ans sur le prédateur invasif des abeilles. *Insect Sci*. 2017; 24: 663–674. pmid: 26953252  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
29. Leza M, Herrera C, Marques A, Roca P, Sastre-Serra J, Pons DG. L'impact de l'espèce invasive *Vespa velutina* sur les abeilles: une nouvelle approche basée sur le stress oxydatif. *Sci Total Environ*. 2019; 689: 709–715. pmid: 31280152  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
30. Requier F, Rome Q, Chiron G, Decante D, Marion S, Menard M, et al. La prédation du frelon asiatique envahissant affecte l'activité de recherche de nourriture et la probabilité de survie des abeilles mellifères en Europe occidentale. *J Pest Sci (2004)*. 2019; 92: 567-578.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
31. Darrouzet E. Le frelon asiatique, un redoutable prédateur. *SNA*. 2019.
32. La Commission européenne. Règlement d'exécution (UE) 2016/1141 de la Commission du 13 juillet 2016. *Off J Eur Union*. 2016; 4–8.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
33. Turchi L, Derjard B. Options pour le contrôle biologique et physique de *Vespa velutina nigrithorax* (Hym.: Vespidae) en Europe: un examen. *J Appl Entomol*. 2018; 142: 553-562.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
34. Dauphin P, Thomas H. Premières données sur le contenu des pièges à *Vespa velutina* («frelon asiatique») posés à Bordeaux (Gironde) en 2009. *Bull Soc Linn*. 2009; 37: 287-297.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
35. Rome Q, Perrard A, Villemant C, Muller F. *Espèces exotiques envahissantes Bull*. 2011; ISSN 1173-: 7-15.
36. Rodríguez-Flores MS, Seijo-Rodríguez A, Escuredo O, Seijo-Coello M del C. Propagation de *Vespa velutina* dans le nord-ouest de l'Espagne: influence de l'élevation et des facteurs météorologiques et effet du piégeage d'appâts sur les organismes vivants cibles et non cibles. *J Pest Sci (2004)*. 2019; 92: 557-565.



[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

37. Ministère de l'environnement. Ministère de l'environnement, Perméthrine (pfl). 2002.
38. Ismail BS et. Kailasam K. Mesure et prévision de la persistance de la perméthrine dans six sols agricoles malais. *Aust J Soil Res.* 2002; 40: 817–826.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
39. Qin S, Gan J. Différences énantiomériques dans les voies de dégradation de la perméthrine dans le sol et les sédiments. *J Agric Food Chem.* 2006; 54: 9145–9151. pmid: 17117803  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
40. Ezeji EU, Anyalogbu EA, Ezeji ofor TN, Udensi JU. Détermination du glutathion réduit et de la glutathion S-transférase des volailles exposées à l'insecticide perméthrine. *Suis J Biochem.* 2016; 2: 21–24.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
41. Papachristoforou A, Rortais A, Theophilidis G, Garnery L. Étouffés à mort: Frelons asphyxiés par les abeilles. *Curr Biol.* 2007; 17: 795–796.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
42. Ono M, Okada I, Sasaki M. Production de chaleur par écussonnage chez l'abeille japonaise, *Apis ceranajaponica* comme comportement défensif contre le frelon, *Vespa similima xanthoptera* (Hymenoptera: Vespidae). *Experientia.* 1987; 43: 1031.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
43. Ono M., Igarashi T., Ohno E. et Sasaki M. Défense thermique inhabituelle par une abeille domestique contre une attaque de masse par des frelons. *La nature.* 1995; 377: 334–336.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
44. Ken T, Hepburn HR, Radloff SE, Yusheng Y, Yiqiu L, Danyin Z, et al. Guêpes chauffées par les abeilles. *Naturwissenschaften.* 2005; 92: 492–495. pmid: 16151794  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
45. Sugahara M, Sakamoto F. La chaleur et le dioxyde de carbone générés par les abeilles agissent conjointement pour tuer les frelons. *Naturwissenschaften.* 2009; 96: 1133-1136. pmid: 19551367  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
46. Susan M. Boules de feu: Les abeilles cuisent soigneusement les envahisseurs à mort. *Nouvelles Sci.* 2005; 168: 197.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
47. Abrol DP. Comportement défensif d'*Apis cerana* F. contre les guêpes prédatrices *Vespa velutina* et *Vespa magnifica*. *J Apic Sci.* 2006; 50: 39–46.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
48. Koeniger N, Koeniger G, Tingek S. et le comportement prédateur du frelon ., *Apidologie.* 1996; 27: 341–352.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
49. Pérez-De-Heredia I, Darrouzet E, Goldarazena A, Romón P, Iturrondobeitia JC. Différenciation entre gynes et ouvrières dans le frelon invasif *Vespa velutina* (Hyménoptères, Vespidae) en Europe. *Journal of Hymenoptera Research.* 2017.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
50. Barbet-Massin M, Rome Q, Muller F, Perrard A, Villemant C, Jiguet F. Le changement climatique augmente le risque d'invasion par le frelon à pattes jaunes. *Biol Conserv.* 2013; 157: 4–10.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
51. Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak DC, et al. Impacts du réchauffement climatique sur les ectothermes terrestres à travers la latitude. *Proc Natl Acad Sci US A.* 2008; 105: 6668–6672. pmid: 18458348  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
52. Xavier-Rowe A., Imison D., Knight B. et Pinniger D. Utiliser la chaleur pour tuer les insectes nuisibles des musées - est-ce pratique et sûr? *Stud Conserv.* 2008; 45: 206-211.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
53. Hammond D. Traitement thermique pour la lutte contre les insectes: développements et applications. Elsevier. 2014.
54. Sugahara M, Nishimura Y, Sakamoto F. Différences de sensibilité à la chaleur entre les abeilles japonaises et les frelons dans des conditions de dioxyde de carbone et d'humidité élevées à l'intérieur des boules d'abeilles. *Zoolog Sci.* 2012; 29: 30–36. pmid: 22233493  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
55. Prange HD. Refroidissement par évaporation chez les insectes. *J Insect Physiol.* 1996; 42: 493–499.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
56. Wigglesworth VB. Les principes de la physiologie des insectes. Springer Pays-Bas .; 1972.
57. Jones JC, Oldroyd BP. Thermorégulation du nid chez les insectes sociaux. *Progrès de la physiologie des insectes.* 2006. pmid: 19212462

[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)

58. Terblanche JS, Deere JA, Clusella-Trullas S, Janion C, Chown SL. Les limites thermiques critiques dépendent du contexte méthodologique. Proc R Soc B Biol Sci. 2007; 274: 2935-2942. pmid: 17878142  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)

59. Clémencet J, Cournault L, Odent A, Doums C. Tolérance thermique des ouvriers chez la fourmi thermophile *Curseur Cataglyphis* (Hyménoptères, Formicidés). Insectes Soc. 2010; 57: 11-15.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)