

Ali plodova vinska mušica (*Drosophila suzukii* [Matsumura, 1931]) preferira termotolerantno tujerodno kvasovko *Hanseniaspora opuntiae* Čadež, Poot, Raspor & M.Th. Smith pred avtohtono kvasovko *H. uvarum* (Niehaus) Shehata, Mrak & Phaff ex M.Th. Smith?

Klara GAJŠEK ^{1, 2} Jaka RAZINGER ¹, Neža ČADEŽ ², Eva PRAPROTNIK ^{1, 3}

Received July 08, 2025; accepted September 25, 2025
Delo je prispelo 8. julij 2025, sprejeto 25. september 2025

Ali plodova vinska mušica (*Drosophila suzukii* [Matsumura, 1931]) preferira termotolerantno tujerodno kvasovko *Hanseniaspora opuntiae* Čadež, Poot, Raspor & M.Th. Smith pred avtohtono kvasovko *H. uvarum* (Niehaus) Shehata, Mrak & Phaff ex M.Th. Smith?

Izvleček: Plodova vinska mušica (*Drosophila suzukii*) sodi med invazivne tujerodne vrste z izrazitim gospodarskim pomenom, saj povzroča škodo v sadjarstvu in vinogradništvu. Izgube pridelka nastajajo zaradi odlaganja jajčec v zrele in še zoreče plodove, s katerimi se ličinke hranijo. Pri tem nastanejo mehanske poškodbe, ki povečujejo tveganje za pojav sekundarnih okužb. Vrsta izbira mesta za hranjenje in odlaganje jajčec na podlagi hlapnih spojin, ki jih na površju plodov proizvajajo kvasovke. V naših vinogradih je najštevilčnejša vrsta *Hanseniaspora uvarum*, a jo v zadnjih letih, predvsem na Primorskem, zamenjuje termotolerantna tujerodna vrsta *Hanseniaspora opuntiae*, ki kaže velik potencial za širjenje. Na podlagi dosedanjih raziskav je vrsta *D. suzukii* pogosto kazala preferenco do kvasovk *H. uvarum* in "kontrolne vrste" *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen. V tej raziskavi nas je zato zanimalo, kako se bodo osebk *D. suzukii* odzvali, oziroma kakšna je njihova preferenca pri hranjenju in odlaganju jajčec med tremi testiranimi vrstami kvasovk. Vedenjska poskusa smo ovrednotili z uporabo preferenčnega indeksa, pri čemer so osebk *D. suzukii* izkazali statistično značilno največjo preferenco do kvasovke *S. cerevisiae*. Pri poskusih pristajanja so osebk *D. suzukii* značilno pogosteje izbirali kvasovko *H. uvarum* kot vrsto *H. opuntiae*, medtem ko pri poskusih odlaganja jajčec med obema vrstama iz rodu *Hanseniaspora* ni bilo značilnih razlik.

Ključne besede: kvasovke, plodova vinska mušica, mutualizem, hlapne organske spojine, vedenjski poskusi

Does spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii* [Matsumura, 1931]) prefer the thermotolerant alien yeast *Hanseniaspora opuntiae* Čadež, Poot, Raspor & M.Th. Smith to the native yeast *H. uvarum* (Niehaus) Shehata, Mrak & Phaff ex M.Th. Smith?

Abstract: The spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii*) is an invasive alien species causing significant economic losses in fruit farming and viticulture. Crop losses result from the oviposition into ripe and ripening fruits, which the larvae feed on, causing injuries that can lead to secondary infections. *D. suzukii* species choose feeding and oviposition sites based on volatile organic compounds produced by yeasts on the fruit surface. In our vineyards, the most numerous species is *Hanseniaspora uvarum*, but in recent years, especially in the Primorska region, it has been replaced by the thermotolerant alien species *Hanseniaspora opuntiae*, which shows great potential for further spread. Based on previous research, individuals of *D. suzukii* have often shown a preference for *H. uvarum* and the "control species" *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen. Therefore, we aimed to assess the feeding and oviposition preferences of *D. suzukii* among three selected yeast species. We evaluated behavioural experiments using a preference index, where *D. suzukii* showed a statistically significant highest preference for *S. cerevisiae*. In the landing assays, *D. suzukii* significantly preferred *H. uvarum* over *H. opuntiae*, whereas in the oviposition assays, no significant differences were observed between the two *Hanseniaspora* species.

Key words: yeasts, spotted wing drosophila, mutualism, volatile organic compounds, behavioural experiments

¹ ,Kmetijski inštitut Slovenije, Oddelek za varstvo rastlin, Hacquetova ulica 17, Ljubljana, Slovenija

² Biotehniška fakulteta, Oddelek za živilstvo, Jamnikarjeva 101, Ljubljana, Slovenija

³ korespondenčni avtor: eva.praprotnik@kis.si

1 UVOD

Širjenje invazivnih vrst je eden od ključnih dejavnikov upadanja biotske raznovrstnosti (Reid in sod., 2005; McGeoch in sod., 2010), poleg tega invazivne vrste negativno vplivajo tudi na gospodarstvo in zdravje ljudi (Pimentel in sod., 2005; Reid in sod., 2005; Pyšek in Richardson, 2010). Vinogradništvo pri tem ni izjema; zaradi naraščanja mednarodne trgovine z vinom, grozdom in vinogradniško in vinarsko opremo se je povečala verjetnost za nenamerni vnos tujerodnih invazivnih vrst na nova območja (Daane in sod., 2018).

Plodova vinska mušica (PVM) (*Drosophila suzukii* [Matsumura, 1931]) (Diptera: Drosophilidae) je invazivna vrsta, ki povzroča znatno gospodarsko škodo v kmetijstvu (Kettunen in sod., 2008; Goodhue in sod., 2011), predvsem v vinogradništvu in sadjarstvu. Kot polifagna vrsta (Cini in sod., 2014) ima širok spekter gostiteljskih rastlin, vključno z divjimi in gojenimi vrstami jagodičja, koščicastega sadja in trte (Walsh in sod., 2011; Cini in sod., 2012), pri čemer je izbira gostiteljskih rastlin pogosto odvisna od njihove lokalne razširjenosti (Cini in sod., 2012). Vrsta izvira iz jugovzhodne Azije (Kanzawa, 1936), danes pa je razširjena po skoraj celotni severni polobli (Jones in sod., 2021). Prvi najdbi v Evropi sta bili zabeleženi leta 2008 v Španiji (Calabria in sod., 2012) in Italiji (Raspi in sod., 2011). V Sloveniji je bila prvič ugotovljena leta 2010 (Seljak, 2011). Vrsta je termotolerantna, saj optimalne temperature za njeno aktivnost in razvoj znašajo med 20 in 25 °C (Kanzawa, 1939). Prav tako je ovipozicija mogoča v temperaturnem razponu med 10 in 32 °C, medtem ko so samci plodni pri temperaturah do 30 °C (Sakai, 2005).

Odrasli osebki mušice *D. suzukii* merijo 2–3 mm, imajo rdeče oči, svetlo rjavo ali rumenkasto rjavo oprsje ter zadek s črnimi linijami. Življenjski krog vrst traja približno 10 do 24 dni, letno pa imajo lahko od 3 do 13 rodov, odvisno od okoljskih razmer. Pri vrsti se pojavlja spolni dimorfizem, saj so samci navadno manjši od samic in imajo na sprednjem robu, blizu konice vsakega krila, temno liso. Samice imajo nazobčano leglico, s katero prebodejo tanko zunanjo plast plodu in vanj odložijo do tri jajčeca. V življenju samica povprečno odloži 380 jajčec. Jajčeca so prosojna, mlečno bela in svetleča, iz njih pa se izleže ličinka (žerka), ki je prav tako prosojna in cilindrične oblike. Ličinke se hranijo in razvijajo neopazno znotraj plodu, kjer se po treh larvalnih stopnjah zabubijo (Kanzawa, 1939; Walsh in sod., 2011). Za razliko od večine sorodnih vrst, *D. suzukii* kolonizira zdravo zoreče ali že dozorelo, a ne prezrelo sadje (Mitsui in sod., 2006; Atallah in sod., 2014). S tem ko samica z leglico prebode in poškoduje plod, ta postane dovzeten za sekundarne glivne in bakterijske okužbe, ter napade žuželk, vključno

z drugimi vrstami iz rodu *Drosophila* (De Camargo in Phaff, 1957; Molina in sod., 1974; Louis, 1996; Rombaut in sod., 2017). Pri iskanju hrane in primerne mesta za ovipozicijo se PVM orientira z zaznavanjem hlapnih organskih spojin, ki jih tvorijo plodovi (Abraham in sod., 2015) in listi (Keesey in sod., 2015), oziroma so produkti fermentacije, zlasti kvasovk (Bing in sod., 2018; Lasa in sod., 2019).

Odrasle PVM se hranijo na poškodovanem sadju in drugih virih sladkorja, vključno s kvasovkami, ki tam uspevajo (Mitsui in sod., 2010; Walsh in sod., 2011; Tochen in sod., 2016). Kvasovke namreč predstavljajo vir proteinov, potrebnih za rast in razvoj vinskih mušic (Bing in sod., 2018; Steck in sod., 2018), hkrati pa so te mušice vektorji za razširjanje kvasovk v okolju (Ganter, 1988; Christiaens in sod., 2014). Proteini, pridobljeni iz kvasovk, imajo ključno vlogo pri PVM, saj vplivajo na njihovo vitalnost – vključno s spolnim dozorevanjem, produkcijo in razvojem jajčec ter paritvenim vedenjem (Bellutti in sod., 2018; Günther in Goddard, 2019; Lasa in sod., 2019). Tekom selekcije se je pri samicah razvila preferenca za odlaganje jajčec na plodove, naseljene s kvasovkami (Bellutti in sod., 2018). Na izbiro vplivajo hlapne organske spojine, ki jih te kvasovke izločajo, pri čemer različne vrste in sevi kvasovk privlačijo različne vrste rodu *Drosophila* (Christiaens in sod., 2014; Günther in sod., 2019; Scheidler in sod., 2015). Starmer in Lachance (2011) tak odnos opisujeta kot »razpršeni mutualizem« (ang. diffuse mutualism), saj ne gre za vrstno specifične odnose. Scheidler in sod. (2015) pa so izvedli test izbire med več vrstami kvasovk pri mušicah *D. suzukii* in *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830, pri čemer so rezultati pokazali najmočnejšo preferenco do kvasovke *Hanseniaspora uvarum* (Niehaus) Shehata, Mrak & Phaff ex M.Th. Smith pri obeh vrstah vinskih mušic.

Hamby in sod. (2012) so iz ličink in odraslih osebkov PVM izolirali različne kvasovke, najpogostejša med njimi je bila vrsta *H. uvarum*, sledile so še vrste *Metschnikowia pulcherrima* Pitt & M.W.Mill., *Pichia kluyveri* Bedford ex Kudryavtsev in *Pichia terricola* Van der Walt. Poleg tega so Scheidler in sod. (2015) pokazali, da naj bi vrsta *D. suzukii* privabljala hlapne spojine kvasovk *H. uvarum*, *Candida zemplinina* Sipiczki, *Saccharomyces cerevisiae* (Desm.) Meyen, *P. terricola*, *Candida californica* (Mrak & McClung ex K.W.Anderson & C.E.Skinner) F.Y.Bai, Z.W.Wu & V.Robert in *P. kluyveri*. Izmed teh so hlapne spojine *H. uvarum* najbolj favorizirane. Dodatno so razložili, da na večjo preferenco vplivata estrski spojini izobutil acetat in izoamil acetat, ki ju izloča *H. uvarum*, pri čemer se je pokazal intenzivnejši olfaktorni odgovor pri *D. suzukii* v primerjavi z *D. melanogaster*. Prav tako se ličinke PVM raje hranijo na gojiščih s *H. uvarum* kot z

drugimi testiranimi vrstami, med drugimi s *P. kluyveri*, *P. terricola* in *S. cerevisiae* (Lewis in Hamby, 2019).

S sadjem povezane kvasovke imajo tako negativen kot pozitiven vpliv, saj po eni strani povzročajo kvar hrane (Ruxton in sod., 2014), po drugi strani pa so ključne pri fermentacijskih procesih, med drugim tudi pri pridelavi vina (Knight in sod., 2015). Na sadju se oblikujejo kompleksne mikrobne združbe, ki se razlikujejo glede na vrsto sadja (Lukša in sod., 2018), sorto (Cordero-Bueso in sod., 2011), stopnjo zrelosti (Barata in sod., 2012; Abdelfattah in sod., 2016), rastlinski organ (Abdelfattah in sod., 2016), geografsko lokacijo (Bokulich in sod., 2014) in način kmetovanja (Martins in sod., 2014). Vrste rodu *Hanseniaspora* so znane po tem, da naseljujejo zrelo sadje, predvsem grozdje, pri čemer je *H. uvarum* najpogostejše izolirana vrsta na grozdju (Drumonde-Neves in sod., 2021). Vrste rodu *Hanseniaspora* veljajo za kvarljivke, saj lahko med fermentacijo vina sintetizirajo spojine, kot so očetna kislina, acetaldehid in etil acetat, pogosto v prekomernih koncentracijah, kar negativno vpliva na kakovost vina (Malfeito-Ferreira, 2011; Escott in sod., 2017). Bisson (1999) in Bataillon in sod. (1996) so v svojih raziskavah pokazali tudi, da lahko vrste rodu *Hanseniaspora* v zgodnjih fazah fermentacije porabijo znatne količine timina in drugih pomembnih snovi, kar lahko upočasnijo ali celo ustavi fermentacijo.

Ker večina vrst iz rodu *Hanseniaspora* nima sposobnosti učinkovite fermentacije grozdnega soka v vino, se jih v vinarstvu uporablja v kombinaciji s starterskimi kulturami s *S. cerevisiae*, saj številne študije poročajo o pozitivnih učinkih na senzorične lastnosti vina (van Wyk in sod., 2024). V primerjavi s fermentacijo s čistimi kulturami *S. cerevisiae* vrste iz rodu *Hanseniaspora* pomembno vplivajo na aromo vina, saj večina vrst omogoča nastanek acetatnih estrov (van Wyk in sod., 2024), znižuje raven etanola (Adriana in sod., 2016; Rossouw in Bauer, 2016), uravnava kisle komponente (van Wyk in sod., 2022) in poveča delež antocianov (Manzanares in sod., 2000; Del Fresno in sod., 2021).

Trenutno so za uporabo v mešanih kulturah najbolj obetavne naslednje vrste iz rodu *Hanseniaspora*: *H. osmophila* (Niehaus) Phaff, M.W.Mill. & Shifrine, *H. vineae* Van der Walt & Tscheuschner, *H. guilliermondii* Pijper, *H. uvarum* (van Wyk in sod., 2024) in nedavno opisana nova vrsta *H. opuntiae* ČADEŽ, POOT, RASPOR & M.TH. SMITH (Čadež in sod., 2003). Slednja je v Grčiji pogosto del združb ne-*Saccharomyces* kvasovk na površju grozdja in pri začetni stopnji fermentacije (Nisiotou in Nychas, 2007). Kvasovka *H. opuntiae* je geografsko že precej razširjena vrsta, saj o njej poročajo tako v Evropi kot tudi v Južni Ameriki (Saubin in sod., 2020). Odporna je na višje temperature, saj raste tudi pri 37 °C (Čadež in sod., 2003), medtem ko je temperaturno območje rasti

kvasovke *H. uvarum* med 3 in 35 °C (Fleet, 2011). Vina, pridelana z uporabo kvasovk *H. uvarum* ali *H. opuntiae* v mešani kulturi s kvasovko *S. cerevisiae*, so bila označena z notami lešnika, kave, karamele in češnje (Rossouw in Bauer, 2016), vrsta *H. opuntiae* pa dodatno poudari še sadne in sladke note vina (Luan in sod., 2018).

Namen raziskave je bil preučiti afiniteto vrste *D. suzukii* do kvasovke *H. opuntiae* v primerjavi s *H. uvarum*, ki je bila v dosedanjih raziskavah prepoznana kot preferenčni vir proteinov, tako za odrasle osebkke kot tudi za ličinke (Scheidler in sod., 2015; Lewis in Hamby, 2019). Eksperimentalni pristop je vključeval vedenjske poskuse izbire pri pristajanju ter odlaganju jajčec.

2 MATERIAL IN METODE

2.1 GOJENJE PLODOVE VINSKE MUŠICE

V obeh poskusih smo uporabili osebkke vrste *D. suzukii* iz iste izvorne kulture, ki jo gojimo v za to namenjenih rastnih komorah Kmetijskega inštituta Slovenije v nadzorovanih razmerah (22 °C, 75 % relativne vlažnosti, 12-urni dnevno-nočni cikel). Kulturo PVM smo gojili po postopku, opisanem v Razinger in sod. (2017).

2.2 PRIPRAVA KULTURE KVASOVK

V obeh poskusih smo za rast kvasovk uporabili minimalno gojišče za kvasovke (ang. Yeast Nitrogen Base (YNB) gojišče z 2 % glukozo). Na vsako tretjino triprekatne petrijevke smo nacepili prekonočno kulturo kvasovk *H. uvarum* ZIM 668, *H. opuntiae* ZIM 2137 in vinske sev *S. cerevisiae* ZIM 1927, ki je predstavljal negativno kontrolo. Plošče s kvasovkami smo inkubirali 24 ur pri 27 °C, da smo zagotovili ustrezno metabolno aktivnost kvasovk.

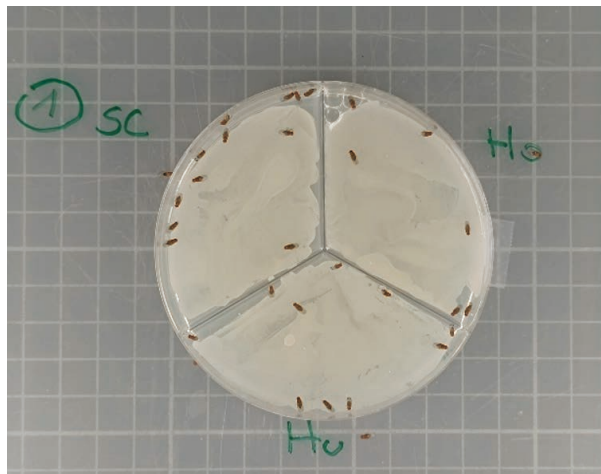
2.3 POSKUS PRISTAJANJA ODRASLIH OSEBKOV PVM

Pri načrtovanju poskusa pristajanja odraslih osebkov PVM smo se zgledovali po metodah, opisanih v Li in sod. (2020). Poskus pristajanja temelji na tem, da kvasovke predstavljajo pomemben vir proteinov za PVM (Bing in sod., 2018; Steck in sod., 2018), zaradi česar jih privlačijo. Posledično PVM pristanejo na gojišču, kjer se s kvasovkami hranijo. Iz osnovne kulture smo ulovili 50 PVM različne starosti in obeh spolov ter jih s pomočjo ekshaustorja prenesli v plastične insektarije dimen-

zij 30 x 30 x 30 cm. Mušice v insektariju smo nato 24 h stradali v rastni komori pod prej omenjenimi pogoji. Naslednji dan smo na dno vsakega insektarija postavili triprekatno petrijevko s kvasovkami in počakali 5 minut, da so mušice pred izvedbo poskusa ponovno vzpostavile običajno vedenje. Nato smo z vrha insektarija vsakih 10 minut posneli fotografijo petrijevke. Poskus je trajal dve uri, in sicer v svetlem in zaprtem prostoru, s temperaturo 22 ± 1 °C, s čimer smo posnemali razmere v rastni komori. Na posnetih fotografijah (Slika 1) smo nato prešteli število mušic na posamezni tretjini petrijevke, pri tem smo upoštevali osebkke, ki so bili na gojišču ali na robovih petrijevke in so se vidno hranili z gojiščem. Poskus smo ponovili 11 krat.

2.4 POSKUS ODLAGANJA JAJČEC

Pri načrtovanju poskusa odlaganja jajčec smo se prav tako zgledovali po metodah, opisanih v Li in sod. (2020). Poskus temelji na tem, da samice PVM odlagajo jajčeca v substrat, ki zagotavlja ustrezen vir hrane za pravkar izlegle (neonate) ličinke. Iz osnovne kulture mu-



Slika 1: Poskus pristajanja odraslih osebkov PVM. Triprekatna petrijevka, fotografirana z vrha. Prikazana je različna razporeditev odraslih osebkov plodove vinske mušice na gojišču, inokuliranem s tremi vrstami kvasovk: *S. cerevisiae* (SC), *H. opuntiae* (HO), *H. uvarum* (HU). Prikazan je četrti izmed 13 zaporednih posnetkov. Pri štetju smo upoštevali osebkke, ki so se vidno hranili na površju gojišča ali na robu petrijevke.

Figure 1: Landing assay. Top-down view of a three-compartment Petri dish showing the distribution of spotted wing drophila on media with three different yeast species: *S. cerevisiae* (SC), *H. opuntiae* (HO), *H. uvarum* (HU). The figure shows the fourth of 13 consecutive time-lapse images. Only flies that were visibly feeding on the medium surface or on the edge of the Petri dish were counted.

šic smo v ločenem insektariju dimenzij 30 x 30 x 30 cm pripravili kulturo s 600–700 odraslimi osebkki PVM različne starosti in spola, ki so bile predhodno 24 h brez osnovnega gojišča, v katerega navadno odlagajo jajčeca. V insektarij z mušicami smo nato na dno postavili triprekatne petrijevke in jih pustili 270 min, da so oplojene samice lahko neovirano odlagale jajčeca. Poskus je potekal v rastni komori v zgoraj omenjenih razmerah. Po pretečenem času smo pod stereomikroskopom prešteli število jajčec na posameznem prekatu. Poskus smo ponovili štirikrat, pri čemer je vsaka ponovitev vključevala tri do pet replikatov.

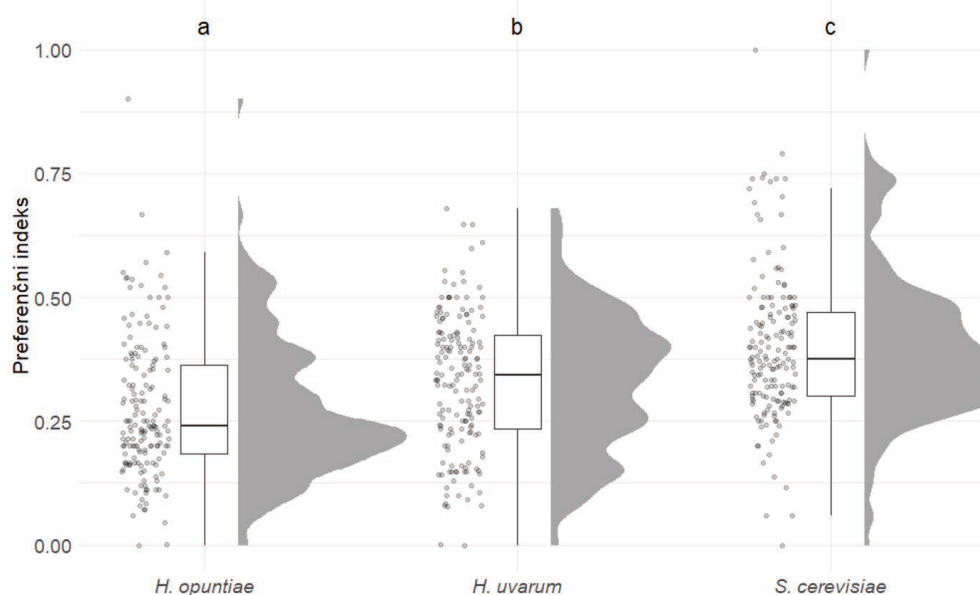
2.5 STATISTIČNA OBDELAVA

Za analizo podatkov, pridobljenih z vedenjskimi poskusi izbire (pristajanje in odlaganje jajčec), smo izračunali preferenčni indeks (ang. Preference Index), definiran kot razmerje med številom pristankov odraslih osebkov ali odloženih jajčec samic na posamezen prekat petrijevke glede na skupno število pristankov ali odloženih jajčec znotraj vsake ponovitve. Ker so vrednosti indeksa omejene znotraj intervala od 0 do 1, smo za analizo uporabili generalizirani linearni model (GLM) z beta porazdelitvijo, z uporabo paketa *glmmTMB* (Brooks in sod., 2017). Vrsta kvasovke je bila v model vključena kot fiksni dejavnik. V primeru značilnega vpliva kvasovk, smo z uporabo paketa *emmeans* (Lenth, 2025) izvedli post-hoc primerjave s korekcijo po Tukey-ju. Vsi statistični izračuni in grafične analize so bili izvedeni v programski opremi R različice 4.4.1 (R Core Team, 2023).

3 REZULTATI

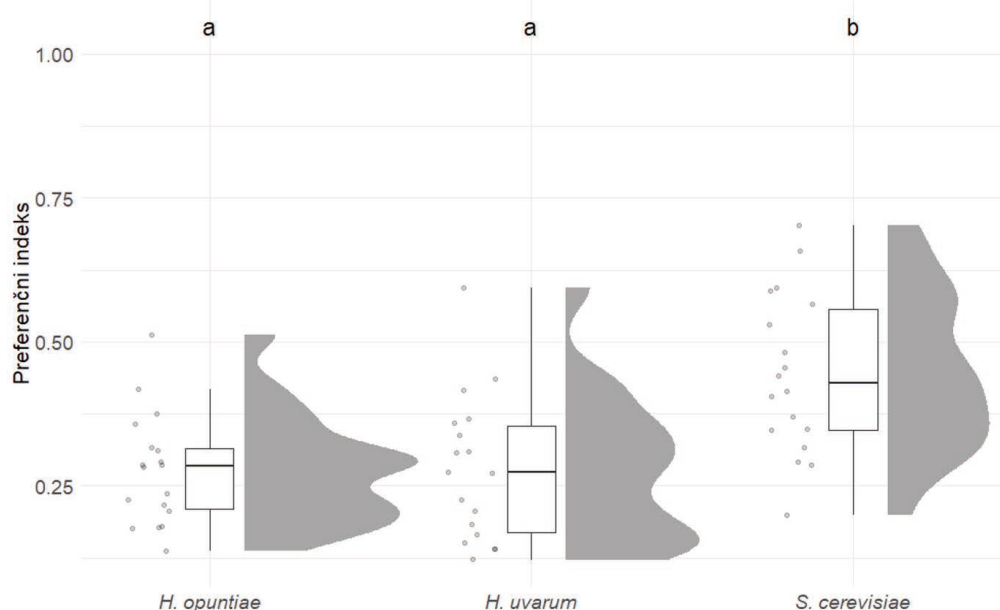
Rezultati poskusov pristajanja so pokazali značilen vpliv kvasovk na preferenčni indeks ($\chi^2 = 53,98$, $df = 2$, $p < 0,001$), in sicer so odrasli osebkki PVM izkazale značilno največji preferenčni indeks do kvasovke *S. cerevisiae* in najnižjega do *H. opuntiae* ($p < 0,0001$). Kljub variabilnosti pristajanja odraslih osebkov PVM med posameznimi ponovitvami (Slika 2), je bila izračunana povprečna vrednost preferenčnega indeksa pristajanja pri kvasovki *S. cerevisiae* ($0,398 \pm 0,012$) za približno 20 % večja od *H. uvarum* ($0,328 \pm 0,011$) in za 45 % večja od *H. opuntiae* ($0,274 \pm 0,011$).

Tudi rezultati poskusov odlaganja jajčec samic (Slika 3) kažejo značilen vpliv kvasovk na preferenčni indeks ($\chi^2 = 23,46$, $df = 2$, $p < 0,001$). Samice PVM so pri odlaganju jajčec izkazale značilno večji preferenčni indeks do kvasovke *S. cerevisiae* v primerjavi z drugima kvasovkama ($p < 0,001$), medtem ko med vrstama *H. uvarum* in



Slika 2: Preferenčni indeks pristajanja odraslih osebkov plodove vinske mušice. Točke prikazujejo vrednosti preferenčnega indeksa za vsako fotografijo posneto med izvajanjem poskusa ($N = 143$). Grafikoni kvartilov prikazujejo razpon, mediano in porazdelitev indeksov za posamezno vrsto kvasovke. Različne črke označujejo statistično značilne razlike med skupinami ($p < 0,05$).

Figure 2: Landing preference index for spotted wing drosophila. Points represent preference index values for each photo taken during the experiments ($N = 143$). Boxplots show the range, median and distribution of index values for each yeast species. Different letters indicate statistically significant differences between groups ($p < 0,05$).



Slika 3: Preferenčni indeks odlaganja jajčec samic plodove vinske mušice. Točke prikazujejo vrednosti preferenčnega indeksa za vsak izveden poskus ($N = 18$). Grafikoni kvartilov prikazujejo razpon, mediano in porazdelitev indeksov za posamezno vrsto kvasovk. Različne črke označujejo statistično značilne razlike med skupinami ($p < 0,05$).

Figure 3: Oviposition preference index of spotted wing drosophila females. Points represent preference index values for each individual experiment ($N = 18$). Boxplots show the range, median and distribution of index values for each yeast species. Different letters indicate statistically significant differences between groups ($p < 0,05$).

H. opuntiae ni bilo značilnih razlik ($p = 0,987$). Kljub variabilnosti v odlaganju jajčec med posameznimi ponovitvami, je bila izračunana povprečna vrednost preferenčnega indeksa pri kvasovki *S. cerevisiae* ($0,444 \pm 0,033$) za približno 60 % večja od *H. uvarum* ($0,278 \pm 0,063$) in *H. opuntiae* ($0,277 \pm 0,048$).

4 DISKUSIJA

V obeh poskusih so bili izračunani preferenčni indeksi večji pri kvasovki *S. cerevisiae*, ki je bila uporabljena kot negativna kontrola. Ti rezultati niso nepričakovani, saj se vrsta *S. cerevisiae* zaradi svoje fermentacijske aktivnosti in sproščanja hlapnih organskih spojin pogosto uporablja kot privabilo v pasteh za zatiranje populacij PVM (Jones in sod., 2025). Primarni cilj naše raziskave je bil primerjati preferenco vrste *D. suzukii* do dveh vrst kvasovk iz rodu *Hanseniaspora*, in sicer *H. uvarum* in *H. opuntiae*. Pri tem so naši rezultati odstopali od preteklih ugotovitev, ki navajajo, da *H. uvarum* močno privablja *D. suzukii* (Hamby in sod., 2012; Scheidler in sod., 2015). Scheidler in sod. (2015) so pokazali, da določene spojine, ki jih sintetizira *H. uvarum*, sprožijo izrazit odziv pri PVM, saj so mušice značilno preferirale pasti, v katerih je bila prisotna kvasovka *H. uvarum*.

Ena od možnih razlag za opaženo vedenje mušic v naših raziskavah je pojav, znan kot latentna inhibicija – to je nevrološki mehanizem, pri katerem predhodna izpostavljenost določenemu dražljaju (v tem primeru specifičnemu vonju ali kvasovki) zmanjša verjetnost oblikovanja novega vedenja pri enakem dražljaju (Jacob in sod., 2021). V našem primeru so bile uporabljene laboratorijsko vzgojene PVM, ki so hranjene izključno s kvasovko *S. cerevisiae* in niso izpostavljene drugim vrstam kvasovk. Nasprotno pa so bile v nekaterih predhodnih raziskavah, kjer so ugotovili izrazito preferenco PVM do kvasovke *H. uvarum*, uporabljeni osebk, ulovljeni v naravnem okolju (Hamby in sod., 2012; Scheidler in sod., 2015; Batista in sod., 2017; Kleman in sod., 2022), v katerem *H. uvarum* velja za prevladujočo vrsto kvasovk na grozdju (Drumonde-Neves in sod., 2021).

V naravi kvasovke tvorijo kompleksne združbe, kjer prihaja tako do interakcij med kvasovkami kot med kvasovkami in drugimi organizmi (Fleet, 2003), zaradi česar lahko pride do antagonističnega delovanja hlapnih spojin (Faucher in sod., 2013). Dodatno, različne vrste kvasovk izločajo različne hlapne organske spojine glede na fazo rasti in uporabljeni rastni substrat (Günther in sod. 2015; Scheidler in sod. 2015; Bueno in sod. 2020). Na privabljanje mušice *D. suzukii* torej ne vplivata samo vrsta in sev kvasovke, temveč tudi vrsta

gojišča oziroma sadeža, na katerem kvasovke rastejo. To so v svoji raziskavi pokazali Lasa in sod. (2019), ki so uporabili gojišče s saharozo in gojišče s koruznim sirupom ter testirali preferenco iz robid in malin izoliranih kvasovk *H. uvarum* in *S. cerevisiae* v primerjavi s komercialno kvasovko *S. cerevisiae*. Pri uporabi gojišča s koruznim sirupom je odrasle osebk *D. suzukii* najbolj privlačila kvasovka *H. uvarum*, pri gojišču s saharozo pa se je za najbolj atraktivno izkazala komercialna kvasovka *S. cerevisiae*, kar so povezali s hitrejšo rastjo in večjo produkcijo hlapnih spojin ter ogljikovega dioksida v primerjavi z na sadju izoliranimi kvasovkami.

Prav tako smo v našem laboratorijskem poskusu razmere prilagajali predvsem za optimalno aktivnost PVM, pri čemer pa nismo upoštevali aktivnosti in sproščanja hlapnih organskih spojin kvasovk pri različnih temperaturah. Poskusi so potekali pri 22 °C, kar je znotraj optimalnega temperaturnega razpona (20–25 °C) za inkubacijo večine vrst kvasovk (Kurtzman in sod., 2011). Ta temperatura je morda optimalna za kvasovki *S. cerevisiae* in *H. uvarum*, ne pa za termotolerantno vrsto *H. opuntiae*, ki bolje raste pri višjih temperaturah (30–37 °C) (Kurtzman in sod., 2011). Morda zato kvasovka *H. opuntiae* ni tako močno privabljala odraslih osebkov vrste *D. suzukii*. Upoštevajoč trende globalnega segrevanja, bi bilo v nadaljnjih raziskavah smiselno raziskati vpliv višjih temperatur na vedenjske odzive PVM, saj obstaja možnost, da bo termotolerantna vrsta *H. opuntiae* postopoma izpodrinila trenutno prevladujočo avtohtono kvasovko *H. uvarum*, kar bi lahko vplivalo na ekologijo prehranjevanja in vedenjski odziv vinskih mušic.

Načrtovanje in izbira eksperimentalnih razmer nam je omogočila ustrezno obdelavo podatkov in primerjavo preferenc vrste *D. suzukii*. Največ pozornosti smo namenili izbiri ustreznega tipa in velikosti insektarija, ki je PVM omogočil dovolj prostora za gibanje, hkrati pa zagotavljal zračenje in tako preprečil morebitno zadušitev s CO₂ zaradi fermentacijske aktivnosti kvasovk. Vsaj ena stranica insektarija je morala imeti gladko površje, kar nam je omogočilo pridobivanje jasnih fotografij, s katerih smo lahko zanesljivo ocenili, ali se osebk prehranjujejo ali le mirujejo. Zaradi zmanjšane aktivnosti pri nižjih temperaturah je bilo potrebno tudi dodatno ogrevanje prostora, saj bi sicer intenzivnost hranjenja upadla. Za povečanje odzivnosti smo osebk pred poskusom hranjena in odlaganja jajčec onemogočili dostop do osnovnega gojišča. Uporabili smo triprekatne petrijevke, da razdalja med posameznimi vrstami kvasovk ne bi vplivala na izbiro *D. suzukii*. Pri poskusu odlaganja jajčec je bilo ključno zagotoviti zadostno število spolno zrelih samic, saj je bila za za-

nesljivo analizo potrebna zadostna količina odloženih jajčec.

5 SKLEPI

Preučevanje vedenjskih vzorcev organizmov je zahtevno, saj nanje vplivajo številni med seboj prepleteni dejavniki, ki jih pogosto ni mogoče enoznačno razložiti. Z izbrano metodologijo smo uspeli zagotoviti preživetje in čim bolj nemoteno vedenje vseh preučevanih organizmov. Obenem smo zaznali statistično značilne razlike v preferenci PVM pri pristajanju odraslih osebkov in odlaganju jajčec pri samicah med različnimi vrstami kvasovk. Naši rezultati kažejo, da so interakcije med vrsto *D. suzukii* in kvasovkami kompleksne in odvisne od številnih dejavnikov, kot so temperatura, vrsta gojišča, način vzgoje PVM ter fiziološko stanje osebkov. Kljub določenim razlikam v primerjavi s predhodnimi raziskavami naši rezultati pomembno prispevajo k boljšemu razumevanju ekoloških preferenc vrste *D. suzukii* in nudijo usmeritve za načrtovanje nadaljnjih raziskav na tem področju.

6 ZAHVALA

Prispevek je nastal v okviru projekta »Prilagoditve vinskih kvasovk na podnebne spremembe (J4-4552)« ter programske skupine Kmetijstvo naslednje generacije (P4-0431), financiranih s strani Javne agencije za znanstvenoraziskovalno in inovacijsko dejavnost Republike Slovenije.

7 IZJAVA O DOSTOPNOSTI PODATKOV

Vsi izvirni raziskovalni podatki, uporabljeni in obravnavani v tej raziskavi, so v celoti vključeni in predstavljeni v članku.

All original research data used and discussed in this study are fully included and presented within the article.

8 VIRI

Abdelfattah, A., Wisniewski, M., Li Destri Nicosia, M. G., Cacciola, S. O., & Schena, L. (2016). Metagenomic analysis of fungal diversity on strawberry plants and the effect of management practices on the fungal community structure of aerial organs. *PLOS ONE*, 11(8), e0160470. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160470>

Abraham, J., Zhang, A., Angeli, S., Abubeker, S., Michel, C., Feng, Y., & Rodriguez-Saona, C. (2015). Behavioral and antennal responses of *Drosophila suzukii* (Diptera: Dro-

sophilidae) to volatiles from fruit extracts. *Environmental Entomology*, 44(2), 356–367. <https://doi.org/10.1093/EE/NVV013>

Atallah, J., Teixeira, L., Salazar, R., Zaragoza, G., & Kopp, A. (2014). The making of a pest: The evolution of a fruit-penetrating ovipositor in *Drosophila suzukii* and related species. *Proceedings of the Royal Society B*, 281(1781). <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2840>

Barata, A., Malfeito-Ferreira, M., & Loureiro, V. (2012). Changes in sour rotten grape berry microbiota during ripening and wine fermentation. *International Journal of Food Microbiology*, 154(3), 152–161. <https://doi.org/10.1016/J.IJFOODMICRO.2011.12.029>

Bataillon, M., Rico, A., Sablayrolles, J. M., Salmon, J. M., & Barre, P. (1996). Early thiamin assimilation by yeasts under enological conditions: Impact on alcoholic fermentation kinetics. *Journal of Fermentation and Bioengineering*, 82(2), 145–150. [https://doi.org/10.1016/0922-338X\(96\)85037-9](https://doi.org/10.1016/0922-338X(96)85037-9)

Batista, M. R. D., Uno, F., Chaves, R. D., Tidon, R., Rosa, C. A., & Klaczko, L. B. (2017). Differential attraction of drosophilids to banana baits inoculated with *Saccharomyces cerevisiae* and *Hanseniaspora uvarum* within a Neotropical forest remnant. *PeerJ*, 5, e3063. <https://doi.org/10.7717/peerj.3063>

Bellutti, N., Gallmetzer, A., Innerebner, G., Schmidt, S., Zelger, R., & Koschier, E. H. (2018). Dietary yeast affects preference and performance in *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 91(2), 651–660. <https://doi.org/10.1007/s10340-017-0932-2>

Bing, X. L., Gerlach, J., Loeb, G., & Buchon, N. (2018). Nutrient-dependent impact of microbes on *Drosophila suzukii* development. *mBio*, 9(2), e02199-17. <https://doi.org/10.1128/mbio.02199-17>

Bisson, L. F. (1999). Stuck and sluggish fermentations. *American Journal of Enology and Viticulture*, 50(1), 107–119. <https://doi.org/10.5344/AJEV.1999.50.1.107>

Bokulich, N. A., Thorngate, J. H., Richardson, P. M., & Mills, D. A. (2014). Microbial biogeography of wine grapes is conditioned by cultivar, vintage, and climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(1), E139–E148. <https://doi.org/10.1073/pnas.1317377110>

Brooks, M. E., Kristensen, K., Van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, 9, 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>

Čadež, N., Poot, G. A., Raspor, P., & Smith, M. T. (2003). *Hanseniaspora meyeri* sp. nov. *Hanseniaspora clermontiae* sp. nov., *Hanseniaspora lachancei* sp. nov. and *Hanseniaspora opuntiae* sp. nov., novel apiculate yeast species. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 53(5), 1671–1680. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.02618-0>

Calabria, G., Máca, J., Bächli, G., Serra, L., & Pascual, M. (2012). First records of the potential pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. *Journal of Applied Entomology*, 136(1–2), 139–147. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0418.2010.01583.X>

- Christiaens, J. F., Franco, L. M., Cools, T. L., de Meester, L., Michiels, J., Wenseleers, T., Hassan, B. A., Yaksi, E., & Verstrepen, K. J. (2014). The fungal aroma gene ATF1 promotes dispersal of yeast cells through insect vectors. *Cell Reports*, 9(2), 425–432. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2014.09.009>
- Cini, A., Anfora, G., Escudero-Colomar, L. A., Grassi, A., Santosuosso, U., Seljak, G., & Papini, A. (2014). Tracking the invasion of the alien fruit pest *Drosophila suzukii* in Europe. *Journal of Pest Science*, 87(4), 559–566. <https://doi.org/10.1007/s10340-014-0617-z>
- Cini, A., Ioriatti, C., & Anfora, G. (2012). A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in Europe and a draft research agenda for integrated pest management. *Bulletin of Insectology*, 65(1), 149–160.
- Cordero-Bueso, G., Arroyo, T., Serrano, A., Tello, J., Aporta, I., Vélez, M. D., & Valero, E. (2011). Influence of the farming system and vine variety on yeast communities associated with grape berries. *International Journal of Food Microbiology*, 145(1), 132–139. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2010.11.040>
- Daane, K. M., Vincent, C., Isaacs, R., & Ioriatti, C. (2018). Entomological opportunities and challenges for sustainable viticulture in a global market. *Annual Review of Entomology*, 63, 193–214. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023547>
- De Camargo, R., & Phaff, H. J. (1957). Yeasts occurring in *Drosophila* flies and in fermenting tomato fruits in Northern California. *Journal of Food Science*, 22(4), 367–372. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.1957.tb17024.x>
- Fresno, J. M., Loira, I., Escott, C., Carrau, F., González, C., Cueda, R., & Morata, A. (2021). Application of *Hanseniaspora vineae* yeast in the production of rosé wines from a blend of ‘Tempranillo’ and ‘Albillo’ grapes. *Fermentation*, 7(3). <https://doi.org/10.3390/fermentation7030141>
- Drumonde-Neves, J., Fernandes, T., Lima, T., Pais, C., & Franco-Duarte, R. (2021). Learning from 80 years of studies: a comprehensive catalogue of non-*Saccharomyces* yeasts associated with viticulture and winemaking. *FEMS yeast research*, 21(3), foab017. <https://doi.org/10.1093/femsyr/foab017>
- Escott, C., Loira, I., Morata, A., Bañuelos, M. A., & Suárez-Lepe, J. A. (2017). Wine spoilage yeasts: control strategy. In Tech. <https://doi.org/10.5772/intechopen.69942>
- Fleet, G. H. (2011). Yeast spoilage of foods and beverages. V C. P. Kurtzman, J. W. Fell, & T. Boekhout (Ur.), *The Yeasts (Fifth Edition)* (str. 53–63). Elsevier. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-444-52149-1.00005-7>
- Ganter, P. F. (1988). The vectoring of cactophilic yeasts by *Drosophila*. *Oecologia*, 75(3), 400–404. <https://doi.org/10.1007/BF00376943>
- Goodhue, R. E., Bolda, M., Farnsworth, D., Williams, J. C., & Zalom, F. G. (2011). Spotted wing drosophila infestation of California strawberries and raspberries: Economic analysis of potential revenue losses and control costs. *Pest Management Science*, 67(11), 1396–1402. <https://doi.org/10.1002/PS.2259>
- Günther, C. S., & Goddard, M. R. (2019). Do yeasts and *Drosophila* interact just by chance? *Fungal Ecology*, 38, 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.04.005>
- Günther, C. S., Knight, S. J., Jones, R., & Goddard, M. R. (2019). Are drosophila preferences for yeasts stable or contextual? *Ecology and Evolution*, 9(14), 8075–8086. <https://doi.org/10.1002/ECE3.5366>
- Hamby, K. A., Hernández, A., Boundy-Mills, K., & Zalom, F. G. (2012). Associations of yeasts with spotted-wing drosophila (*Drosophila suzukii*; Diptera: Drosophilidae) in cherries and raspberries. *Applied and Environmental Microbiology*, 78(14), 4869–4873. <https://doi.org/10.1128/AEM.00841-12>
- Jacob, P. F., Vargas-Gutierrez, P., Okray, Z., Vietti-Michelina, S., Felsenberg, J., & Waddell, S. (2021). Prior experience conditionally inhibits the expression of new learning in *Drosophila*. *Current Biology*, 31(16), 3490–3503.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.05.056>
- Jones, R., Fountain, M. T., Günther, C. S., Eady, P. E., & Goddard, M. R. (2021). Separate and combined *Hanseniaspora uvarum* and *Metschnikowia pulcherrima* metabolic volatiles are attractive to *Drosophila suzukii* in the laboratory and field. *Scientific Reports*, 11(1), 1201. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-79691-3>
- Jones, R., Goddard, M. R., Eady, P. E., Hall, D. R., Bray, D. P., Farman, D. I., & Fountain, M. T. (2025). Differential attraction of summer and winter morphs of spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, to yeasts. *Journal of Chemical Ecology*, 51(1), 23. <https://doi.org/10.1007/s10886-025-01561-x>
- Kanzawa, T. (1936). Studies on *Drosophila suzukii* Mats. *Journal of Plant Protection*, 23(1–3), 66–70; 127–132; 183–191.
- Kanzawa, T. (1939). Studies on *Drosophila suzukii* Mats. Kofu. *Review of Applied Entomology*, 29, 622
- Keesey, I. W., Knaden, M., & Hansson, B. S. (2015). Olfactory specialization in *Drosophila suzukii* supports an ecological shift in host preference from rotten to fresh fruit. *Journal of Chemical Ecology*, 41(2), 121–128. <https://doi.org/10.1007/s10886-015-0544-3>
- Kettunen, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Pagad, S., Starfinger, U., Ten Brink, P., & Shine, C. (2008). Technical support to EU strategy on invasive species (IAS) - Assessment of the impacts of IAS in Europe and the EU (final module report for the European Commission).
- Kleman, I., Rehmann, G., Kwadha, C. A., Witzgall, P., & Becher, P. G. (2022). *Hanseniaspora uvarum* attracts *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) with high specificity. *Journal of Economic Entomology*, 115(4), 999–1007. <https://doi.org/10.1093/jee/toac029>
- Knight, S., Klaere, S., Fedrizzi, B., & Goddard, M. R. (2015). Regional microbial signatures positively correlate with differential wine phenotypes: Evidence for a microbial aspect to terroir. *Scientific Reports*, 5, 14233. <https://doi.org/10.1038/srep14233>
- Kurtzman, C. P., Fell, J. W., Boekhout, T., & Robert, V. (2011). Methods for isolation, phenotypic characterization and maintenance of yeasts. V C. P. Kurtzman, J. W. Fell, & T. Boekhout (Ur.), *The Yeasts (Fifth Edition)* (str. 87–110). Elsevier. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-444-52149-1.00007-0>
- Lasa, R., Navarro-De-La-Fuente, L., Gschaedler-Mathis, A. C., Kirchmayr, M. R., & Williams, T. (2019). Yeast species, strains, and growth media mediate attraction of *Drosophila su-*

- suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Insects*, 10(8), 228. <https://doi.org/10.3390/insects10080228>
- Lenth, R., & Piaskowski, J. (2025). Emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 2.0.0. <https://rvlenth.github.io/emmeans/>.
- Lewis, M. T., & Hamby, K. A. (2019). Differential impacts of yeasts on feeding behavior and development in larval *Drosophila suzukii* (Diptera:Drosophilidae). *Scientific Reports*, 9(1), 13370. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48863-1>
- Li, Y., Bai, P., Wei, L., Kang, R., Chen, L., Zhang, M., Tan, E. K., & Liu, W. (2020). Capsaicin functions as drosophila ovipositional repellent and causes intestinal dysplasia. *Scientific Reports*, 10(1), 9963. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66900-2>
- Louis, C., Girard, M., Kuhl, G., & Lopez-Ferber, M. (1996). Persistence of *Botrytis cinerea* in its vector *Drosophila melanogaster*. *Phytopathology*, (86), 934–939.
- Luan, Y., Zhang, B. Q., Duan, C. Q., & Yan, G. L. (2018). Effects of different pre-fermentation cold maceration time on aroma compounds of *Saccharomyces cerevisiae* co-fermentation with *Hanseniaspora opuntiae* or *Pichia kudriavzevii*. *LWT*, 92, 177–186. <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2018.02.004>.
- Lukša, J., Vepšaitė-Monstavičė, I., Yurchenko, V., Serva, S., & Servienė, E. (2018). High content analysis of sea buckthorn, black chokeberry, red and white currants microbiota – A pilot study. *Food Research International*, 111, 597–606. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2018.05.060>.
- Malfeito-Ferreira, M. (2011). Yeasts and wine off-flavours: A technological perspective. *Annals of Microbiology*, 61(1), 95–102. <https://doi.org/10.1007/s13213-010-0098-0>
- Manzanares, P., Rojas, V., Genovés, S., & Vallés, S. (2000). A preliminary search for anthocyanin-β-D-glucosidase activity in non-*Saccharomyces* wine yeasts. *International Journal of Food Science and Technology*, 35(1), 95–103. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2621.2000.00364.x>
- Martins, G., Vallance, J., Mercier, A., Albertin, W., Stamatoopoulos, P., Rey, P., Lonvaud, A., & Masneuf-Pomarède, I. (2014). Influence of the farming system on the epiphytic yeasts and yeast-like fungi colonizing grape berries during the ripening process. *International Journal of Food Microbiology*, 177, 21–28. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2014.02.002>
- McGeoch, M. A., Butchart, S. H. M., Spear, D., Marais, E., Kleyhans, E. J., Symes, A., Chanson, J., & Hoffmann, M. (2010). Global indicators of biological invasion: Species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions*, 16, 95–108. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2009.00633.x>
- Mitsui, H., Beppu, K., & Kimura, M. T. (2010). Seasonal life cycles and resource uses of flower- and fruit-feeding drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) in central Japan. *Entomological Science*, 13, 60–67. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2010.00372.x>
- Mitsui, H., Takahashi, K. H., & Kimura, M. T. (2006). Spatial distributions and clutch sizes of *Drosophila* species ovipositing on cherry fruits of different stages. *Population Ecology*, 48, 233–237. <https://doi.org/10.1007/s10144-006-0260-5>
- Molina, J. J., Harrison, M. D., & Brewer, J. W. (1974). Transmission of *Erwinia carotovora* var. *atroseptica* by *Drosophila melanogaster* Meig. I. Acquisition and transmission of the bacterium. *American Potato Journal*, 51, 245–250. <https://doi.org/10.1007/BF02851435>
- Nisioutou, A. A., & Nychas, G. J. E. (2007). Yeast populations residing on healthy or botrytis-infected grapes from a vineyard in Attica, Greece. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(8), 2765–2768. <https://doi.org/10.1128/AEM.01864-06>
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(3), 273–288. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>.
- Pyšek, P., & Richardson, D. M. (2010). Invasive species, environmental change and management, and health. *Annual Review of Environment and Resources*, 35, 25–55. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>
- R Core Team. (2023). *R: A language and Environment for statistical Computing*, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Raspi, A., Canale, A., Canovai, R., Conti, B., Loni, A., & Strumia, F. (2011). *Insetti delle aree protette del comune di San Giuliano Terme*. <https://arpi.unipi.it/handle/11568/178936>
- Razinger, J., Fink, K., Kerin, A., Modic, Š., & Urek, G. (2017). Susceptibility of spotted wing drosophila (*Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931)) pupae to entomopathogenic fungi. *Acta agriculturae Slovenica*, 109(1), 125–134. <https://doi.org/10.14720/aas.2017.109.1.12>
- Reid, W., Mooney, H., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S., & Chopra, K. (2005). Millennium ecosystem assessment. *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Washington, DC: Island Press.
- Rombaut, A., Guilhot, R., Xuéreb, A., Benoit, L., Chapuis, M. P., Gibert, P., & Fellous, S. (2017). Invasive *Drosophila suzukii* facilitates *Drosophila melanogaster* infestation and sour rot outbreaks in the vineyards. *Royal Society Open Science*, 4(3), 170117. <https://doi.org/10.1098/rsos.170117>
- Rossouw, D., & Bauer, F. F. (2016). Exploring the phenotypic space of non-*Saccharomyces* wine yeast biodiversity. *Food Microbiology*, 55, 32–46. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2015.11.017>
- Ruxton, G. D., Wilkinson, D. M., Schaefer, H. M., & Sherratt, T. N. (2014). Why fruit rots: theoretical support for Janzen's theory of microbe–macrobe competition. *Proceedings. Biological Sciences*, 281(1782), 20133320. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3320>
- Sakai, M. (2005). Cherry *Drosophila suzukii*, in primary color pest and disease encyclopedia. *Apples, Cherries, European Pears and Walnuts*, 2(2), 489–492.
- Santos, A. P. C., Vanderlinde, R., Machado, B. A. S., & Mamede, M. E. O. (2016). Improving production of aromatic compounds by indigenous yeasts in 'Chenin Blanc' grape must. *African Journal of Agricultural Research*, 11(28), 2433–2442. <https://doi.org/10.5897/AJAR2016.10964>
- Saubin, M., Devillers, H., Proust, L., Brier, C., Grondin, C., Pradal, M., Legras, J. L., & Neuveglise, C. (2020). Investigation of genetic relationships between *Hanseniaspora* species found in grape musts revealed interspecific hybrids with dynamic genome structures. *Frontiers in Microbiology*, 10, 2960. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02960>

- Scheidler, N. H., Liu, C., Hamby, K. A., Zalom, F. G., & Syed, Z. (2015). Volatile codes: Correlation of olfactory signals and reception in *Drosophila*-yeast chemical communication. *Scientific Reports*, 5, 14059. <https://doi.org/10.1038/srep14059>
- Seljak, G. (2011). Spotted wing drosophila - *Drosophila suzukii* (Matsumura) a new pest of berry-fruit in Slovenia. *Sadjarstvo*, 22(3), 3-5.
- Starmer, W. T., & Lachance, M. A. (2011). Yeast ecology. V. C. P. Kurtzman, J. W. Fell, & T. Boekhout (Ur.), *The Yeasts (Fifth Edition)* (str. 65–83). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-52149-1.00006-9>
- Steck, K., Walker, S. J., Itskov, P. M., Baltazar, C., Moreira, J. M., & Ribeiro, C. (2018). Internal amino acid state modulates yeast taste neurons to support protein homeostasis in *Drosophila*. *eLife*, 7, e31625. <https://doi.org/10.7554/eLife.31625>
- Tochen, S., Walton, V. M., & Lee, J. C. (2016). Impact of floral feeding on adult *Drosophila suzukii* survival and nutrient status. *Journal of Pest Science*, 89, 793–802. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0762-7>
- van Wyk, N., Badura, J., von Wallbrunn, C., & Pretorius, I. S. (2024). Exploring future applications of the apiculate yeast *Hanseniaspora*. *Critical Reviews in Biotechnology*, 44(1), 100–119. <https://doi.org/10.1080/07388551.2022.2136565>
- van Wyk, N., Scansani, S., Beisert, B., Brezina, S., Fritsch, S., Semmler, H., Pretorius, I. S., Rauhut, D., & von Wallbrunn, C. (2022). The Use of *Hanseniaspora occidentalis* in a sequential must inoculation to reduce the malic acid content of wine. *Applied Sciences*, 12(14), 6919. <https://doi.org/10.3390/app12146919>
- Walsh, D. B., Bolda, M. P., Goodhue, R. E., Dreves, A. J., Lee, J., Bruck, D. J., Walton, V. M., O'Neal, S. D., & Zalom, F. G. (2011). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. *Journal of Integrated Pest Management*, 2(1), G1–G7. <https://doi.org/10.1603/IPM10010>