

Genetische Vielfalt von *Trichopria drosophilae*, einem Feind der Kirschessigfliege

Felix Gugerli¹, Marco Moretti¹, René Graf¹, Michela Maier¹, Corrado Cara³, Jana Collatz² und Valeria Trivellone^{1,3}

¹Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, 8903 Birmensdorf, Schweiz

²Agroscope, 8046 Zürich, Schweiz

³Universität Illinois, 61820 Champaign, Vereinigte Staaten von Amerika

Auskünfte: Valeria Trivellone, E-Mail: valeria.trivellone@gmail.com



Möglicher Gegenspieler der Kirschessigfliege: der Parasitoid *Trichopria drosophilae*, hier bei der Eiablage in die Puppe einer Kirschessigfliege. (Foto: Jana Collatz, Steffen Hagenbucher, Agroscope, Urs Wyss, Entofilm)

Einleitung

Die Kirschessigfliege (*Drosophila suzukii*) stammt aus Asien und breitet sich seit 2008 in Europa aus (Cini *et al.* 2012). Da sie im Gegensatz zu den einheimischen Taufliegen (Drosophilidae) reife, unbeschädigte Früchte zur Eiablage nutzen kann, verursacht sie Schäden in verschiedenen Fruchtkulturen (Mazzi *et al.* 2017). Als gängige Mittel zur Bekämpfung werden derzeit Insektizide, Insektenschutznetze und Massenfallen eingesetzt. Diese Methoden beeinträchtigen jedoch auch andere Arten und die Umwelt, sind nicht in jeder Situation einsetzbar oder nicht ausreichend wirksam (Haye *et al.* 2016). Mehrere Studien deuteten darauf hin, dass der Parasitoid *Trichopria drosophilae* dank seiner hohen Parasitierungsleistung und einfachen Zucht als vielversprechender einheimischer, natürlicher Feind zur biologischen Bekämpfung der Kirschessigfliege eingesetzt werden könnte (z.B. Rossi Stacconi *et al.* 2019). In der Schweiz wurde *T. drosophilae* bereits nachgewiesen, vorwiegend in Wald- und Heckenstrukturen in der Agrarlandschaft (Knoll *et al.* 2017).

Bei Parasitoiden, die für die biologische Bekämpfung freigesetzt werden, können genetische Vielfalt und Genfluss für deren Erfolg entscheidend sein (Wajnberg 2004; Hoelmer und Kirk 2005). Populationen, die sich durch genetische Differenzierung an ihre lokale Umwelt angepasst haben, können sich zum Beispiel in der Präferenz für Wirtsarten oder der Temperaturanpassung deutlich unterscheiden (Fleury *et al.* 2009; Henry *et al.* 2008). Somit sind sie unterschiedlich gut für die biologische Bekämpfung eines Schädling in einer bestimmten Umgebung geeignet. Genetische Differenzierung kann auch durch eingeschränkten Genfluss entstehen, wenn die Fortpflanzung bevorzugt innerhalb lokaler Vorkommen stattfindet oder wenn Landschaftsbarrieren die Durchmischung von Individuen verhindern.

Bisher fehlen genetische Untersuchungen zu *T. drosophilae* aus ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet, allerdings gibt es Studien, die auf grosse Unterschiede zwischen lokalen Populationen hindeuten (Wang *et al.* 2016; Knoll *et al.* 2017).

Um die genetische Vielfalt und Differenzierung zu beschreiben, haben wir molekulare Marker (Mikrosatelliten) entwickelt und die räumliche genetische Struktur von *T. drosophilae* auf lokaler und regionaler Ebene mit Fokus auf den Kanton Tessin (Schweiz) erfasst. Wir stellen folgende Fragen:

1. Wie ist die genetische Vielfalt in *T. drosophilae* auf verschiedenen räumlichen Skalen verteilt?
2. Widerspiegelt die genetische Differenzierung die unterschiedlichen Lebensräume von *T. drosophilae*?

Material und Methoden

Sammlung von Parasitoiden

Im Kanton Tessin wurden 16 Standorte ausgewählt, die über die gesamte Untersuchungsregion verteilt waren (Abb. 1): acht heterogene Lokalitäten mit einer Mischung aus halbnatürlichen Waldgebieten und ver-

schiedenen Kulturen (z.B. Weinberge, Beeren, Kirschbäume) und acht Lokalitäten in eher homogenen Agrarlandschaften mit halbnatürlichen Waldgebieten und nur einer Kultur. Pro Standort wurden drei Lebensraumtypen festgelegt: innerhalb der Anbaufläche (=Kultur), in (halb-)natürlichem Waldgebiet (=Gehölz) und im Übergangsbereich zwischen Kultur und Gehölz (=Ökoton). Je Lebensraumtyp wurden drei Fallenstandorte jeweils mit einer Delta-Falle am Boden und einer in der Vegetationsschicht (1–1,5m) beprobt (=Kleinstandort). Die Fallen enthielten je vier Plastikbecher mit saisonalen Früchten (Kirschen, Pflaumen), die mit Larven und Puppen der einheimischen *Drosophila*-Arten *D. hydei*, *D. immigrans*, *D. melanogaster* und *D. subobscura* befallen waren, in die die Parasitoide ihre Eier ablegen konnten (Knoll *et al.* 2017). An allen Lokalitäten wurden im Juni, August, September und Oktober 2017 jeweils während vier bis fünf Tagen Fallen aufgestellt. Insgesamt wurden 416 Proben gesammelt.

Die Proben wurden bei 23 °C und 60 % relativer Feuchte aufbewahrt und geschlüpfte adulte Parasitoide in 96 % Alkohol eingelegt, bei –20 °C gelagert und später ihre Art bestimmt. Alle *T. drosophilae* wurden für die genetischen Analysen aufbewahrt. Als Referenz wurden weitere Individuen von *T. drosophilae* von Serge Fischer (Agroscope Changins), Annette Herz und Camilla Englert (Julius Kühn-Institut, Darmstadt, Deutschland) und BioPlanet (Cesena, Italien) zur Verfügung gestellt. Diese Individuen wurden genutzt, um die Daten aus dem Tessin mit weiter entfernten Regionen zu vergleichen.

DNA-Extraktion und Mikrosatelliten-Genotypisierung

Um die genetische Vielfalt und Struktur zu bestimmen, entwickelten wir in Zusammenarbeit mit ecogenics GmbH (Balgach) Marker für Mikrosatelliten in der Zellkern-DNA, spezifisch für *T. drosophilae*. Aufgrund von DNA-Sequenzen (Illumina MiSeq, Nano 2x250 v2) aus einem Mix von zehn Individuen von *T. drosophilae* wurde nach charakteristischen Mikrosatelliten-Motiven, das heisst Abfolgen von zwei bis vier sich wiederholenden Basenpaaren (Gugerli *et al.* 2016), gesucht und dazu in den flankierenden DNA-Sequenzen geeignete Stellen für Primer festgelegt, welche die PCR-Vervielfältigung dieser DNA-Fragmente ermöglichen. In der Folge wurden 21 robuste Marker etabliert, die in 15 Proben von *T. drosophilae* variabel waren, das heisst unterschiedliche Kopienzahlen des Mikrosatellitenmotivs aufwiesen. Die 21 Marker wurden in drei Multiplex-PCR-Ansätzen kombiniert und damit die Parasitoiden derjenigen Kleinstandorte analysiert, von denen eine ausreichende Anzahl Individuen verfügbar war. Details zu den

Zusammenfassung

Die Kirschessigfliege (*Drosophila suzukii*) ist eine invasive Art, die in Europa eingeschleppt wurde und Schäden in Frucht-Kulturen verursacht. Als vielversprechender einheimischer Parasitoid zur biologischen Bekämpfung von *D. suzukii* wird *Trichopria drosophilae* betrachtet. Um die genetische Vielfalt und die räumliche genetische Struktur in Populationen von *T. drosophilae* zu bestimmen, entwickelten wir 21 neue, für diese Art spezifische molekulare Marker (Mikrosatelliten). Proben von *T. drosophilae* wurden an 16 Standorten jeweils in drei unterschiedlichen Lebensraumtypen gesammelt und liessen drei genetische Gruppen erkennen. Obwohl viele Individuen eine gemischte Zuordnungswahrscheinlichkeit zu drei genetischen Gruppen aufwiesen, gab es einen Zusammenhang zwischen der Zugehörigkeit zu einer dieser Gruppen und dem bevorzugten Lebensraum (geringer Genfluss zwischen Lebensräumen innerhalb der Standorte). Weitere Analysen deuten an, dass *T. drosophilae* sich rasch zwischen verschiedenen Regionen ausbreitet (hoher Genfluss zwischen Standorten). Unsere Ergebnisse zeigen, wie genetische Untersuchungen genutzt werden können, um die Ausbreitung von Organismen zur biologischen Schädlingsbekämpfung zu verfolgen.

molekularen Markern (GenBank Accession-Nummern MN264147-MN264167) und der gesamte Datensatz sind unter <https://doi.org/10.16904/envidat.80> zugänglich.

Populationsgenetische Analysen

Um die genetische Vielfalt und Differenzierung zu beschreiben, führten wir populationsgenetische Analysen mit Arlequin 3.5.2.2 (Excoffier *et al.* 2005) durch. Gruppen von genetisch ähnlichen Individuen wurde mit der Software Structure 2.3.4 (Pritchard *et al.* 2000) bestimmt. Um zu prüfen, ob die drei genetischen Gruppen ($K=3$) mit den drei Lebensraumtypen übereinstimmen, wandten wir einen χ^2 -Test an. Die räumliche Autokorrelation als Folge möglicher Isolation durch geographische Distanz wurde durch einen Mantel-Test bestimmt (in Arlequin), mit dem eine Matrix-Korrelation der paarweisen genetischen und geographischen Distanzen berechnet wird.

Resultate und Diskussion

Es wurden 467 Individuen von *T. drosophilae* von 11 Standorten für die genetischen Analysen ausgewählt und durch Wespen aus Deutschland und von BioPlanet ergänzt. Die über die Marker gemittelte genetische Diversität betrug 0,3349–0,6177 und zeigte grosse Unterschiede zwischen den drei Lebensraumtypen (Tab. 1). Zwar gab es eine Tendenz zu höherer genetischer Diversität in der landwirtschaftlichen Nutzfläche (Tab. 1), dies liess sich aber nicht statistisch erhärten aufgrund der geringen Anzahl von Vergleichen und den grossen Standardabweichungen.

Die Structure-Analysen wiesen eine hohe Variation zwischen wiederholten Analysen (Iterationen bei gleicher Anzahl Gruppen *K*) auf, was auf eine eher unsichere Zuordnung zu biologisch sinnvollen Gruppen hinweist. Deshalb können hier nur beispielhafte, aber charakteristische Ergebnisse der Zuordnung gezeigt werden.

Unsere Analysen ergaben einen hohen Grad an genetischer Durchmischung bei den meisten Individuen, was sich in der Zuordnungswahrscheinlichkeit zu mehr als einer genetischen Gruppe manifestierte. Diese Durch-

Tab. 1 | Genetische Vielfalt, gemittelt über 21 Mikrosatelliten-Marker (\pm Standardabweichung, SD), in Vorkommen von *Trichopria drosophilae*, die im Kanton Tessin in verschiedenen Lebensraumtypen gesammelt wurden.

Lokalität	Lebensraumtyp	Mittlere genetische Vielfalt \pm SD
Vezia	Ökoton	0,3349 \pm 0,1795
Contone	Kultur	0,5668 \pm 0,2869
	Gehölz	0,3667 \pm 0,1935
Davescio	Kultur	0,6078 \pm 0,3062
	Wald	0,4614 \pm 0,2393
Corteglia	Gehölz	0,4990 \pm 0,2579
	Ökoton	0,5018 \pm 0,2560
Mezzana	Kultur	0,4511 \pm 0,2344
	Gehölz	0,5909 \pm 0,3024
	Ökoton	0,3750 \pm 0,1975
Stabio	Gehölz	0,6117 \pm 0,3097
Gordola	Kultur	0,6038 \pm 0,3036
	Ökoton	0,5048 \pm 0,2818
Sementina	Kultur	0,5904 \pm 0,3018
	Gehölz	0,5326 \pm 0,2742
	Ökoton	0,5339 \pm 0,2712
Novazzano	Kultur	0,5569 \pm 0,2904
Monteggio	Gehölz	0,4470 \pm 0,2324
Giubiasco	Gehölz	0,5780 \pm 0,2958

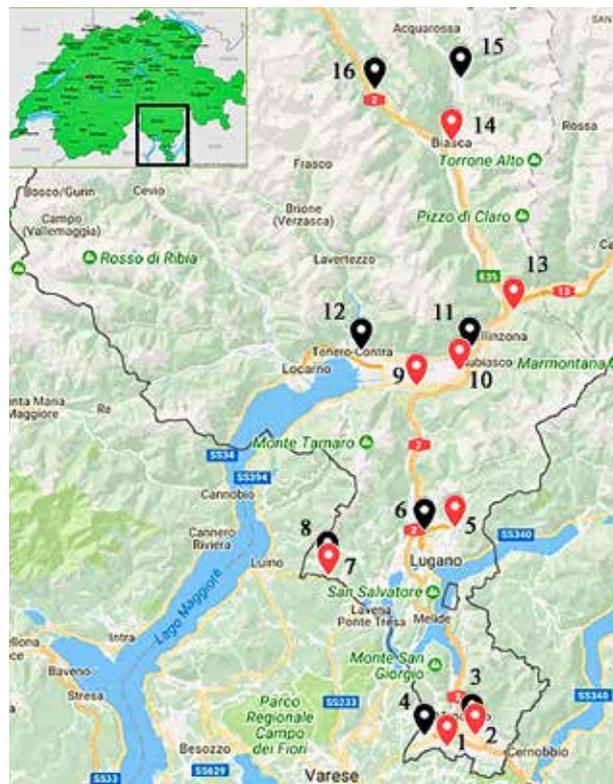


Abb. 1 | Räumliche Anordnung der 16 untersuchten Standorte im Kanton Tessin. Schwarze Symbole verweisen auf Standorte mit mehr als einer Nutzpflanze innerhalb von 3 ha, rote Symbole repräsentieren Lokalitäten in homogenen Landschaften. 1: Novazzano, 2: Mezzana, 3: Corteglia, 4: Stabio; 5: Davescio, 6: Vezia, 7: Monteggio, 8: Sessa, 9: Contone, 10: Giubiasco, 11: Sementina, 12: Gordola, 13: Arbedo, 14: Biasca, 15: Malvaglia, 16: Giornico.

Karte Tessin: Google Maps (November 2017): <https://www.google.com/maps/place/Ticino,+Switzerland/@46.2176967,8.59652,10z/data=!4m5!3m4!1s0x478597da2e3ade83:0xc3eda1a3958deb818m2!3d46.331734!4d8.8004529?hl=en>
 Karte Schweiz: Annamap.com (November 2017): <http://annamappa.com/svizzera/>

mischung kommt dadurch zustande, dass Populationen, die vormalig getrennt waren, miteinander in Kontakt kommen und sich untereinander fortpflanzen. Dies ist am Beispiel von $K=3$ genetischen Gruppen dargestellt, wo viele Individuen eine gewisse Zuordnungswahrscheinlichkeit zu allen drei Gruppen zeigten (Abb. 2). Andererseits gab es deutliche genetische Unterschiede zwischen den Vorkommen von *T. drosophilae* in unterschiedlichen Kleinstandorten und Lebensräumen einer Lokalität. Dies deutet auf eingeschränkten lokalen Genfluss hin. Die Proben von BioPlanet (BP) zeigten eine Zugehörigkeit zu einer der genetischen Gruppen (rot in Abb. 2), die in verschiedenen Lokalitäten dominierte; dasselbe Muster wurde auch unter Annahme anderer K -Werte gefunden (unpublizierte Resultate). Dies könnte darauf hindeuten, dass in Norditalien freigesetzte *T. drosophilae* bereits vielerorts im Tessin vorkommen

Tab. 2 | Zuordnung von *Trichopria-drosophilae*-Individuen zu einer von drei genetischen Gruppen und gruppiert nach Vorkommen. Gruppierung aufgrund von (A) Kleinstandort innerhalb eines Lebensraumtyps, (B) Lebensraumtyp, (C) Kleinstandort.

A	Gruppe 1	Gruppe 2	Gruppe 3
Kultur-Vegetation	35	37	0
Kultur-Boden	38	45	34
Ökoton-Vegetation	0	1	54
Ökoton-Boden	42	13	2
Gehölz-Vegetation	29	19	0
Gehölz-Boden	57	42	19
B			
Kultur	73	82	34
Ökoton	42	14	56
Gehölz	86	61	19
C			
Vegetation	64	57	54
Boden	137	100	55

und sich in den einheimischen Populationen etabliert haben. Allerdings waren zu wenige Individuen aus Norditalien vorhanden, um die Zuordnung dieser Tiere zur «roten» genetischen Gruppe zu untermauern und somit die Herkunft der Tiere klar nachzuweisen.

Die genetische Differenzierung (F_{ST}) zwischen allen Vorkommen der jeweiligen Kleinstandorte war mit 0,189 relativ hoch und signifikant grösser als 0 ($p < 0,001$). Ebenso waren alle genetischen Differenzierungen zwischen Paaren von Kleinstandorten vergleichsweise hoch, unabhängig davon, ob die Paare aus Vorkommen inner-

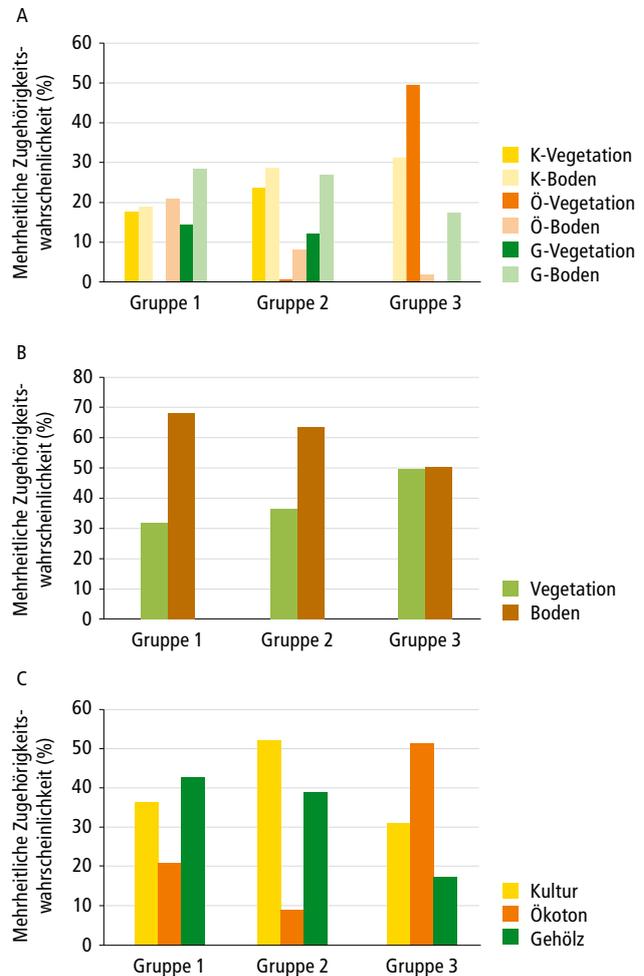


Abb. 3 | Vorkommen von *Trichopria-drosophilae*-Individuen, die einer von drei genetischen Gruppen zugeordnet wurden, in Bezug auf die Herkunft aus (A) Kleinstandorten innerhalb von Lebensräumen, (B) Lebensräumen und (C) Kleinstandorten.

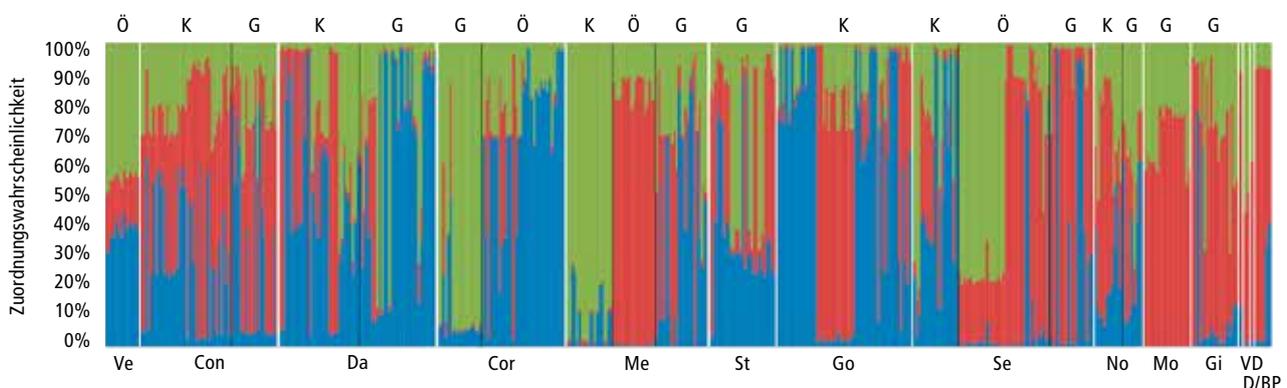


Abb. 2 | Zuordnungswahrscheinlichkeit von Individuen von *Trichopria drosophilae* zu drei genetischen Gruppen (rot: Gruppe 1; blau: Gruppe 2; grün: Gruppe 3), hergeleitet aufgrund von Structure-Analysen (Pritchard *et al.* 2000). Jeder vertikale farbige Balken stellt ein Individuum dar, gruppiert nach Lebensräumen (getrennt durch schwarze Linien) innerhalb der Standorte (getrennt durch weiße Linien). Abkürzungen der Lebensräume und Standorte: G=Gehölz, K=Kultur, Ö=Ökoton; Ve=Vezia, Con=Contone, Da=Davesco, Cor=Corteglia, Me=Mezzana, St=Stabio, Go=Gordola, Se=Sementina, No=Novazzano, Mo=Monteggio, Gi=Giornico. Zusätzliche Proben aus vier Herkünften (VD/D/BP) sind folgendermassen angeordnet: Kanton Waadt, Schweiz; Weil am Rhein und Dossenheim, Deutschland; BioPlanet, ursprünglich Norditalien.

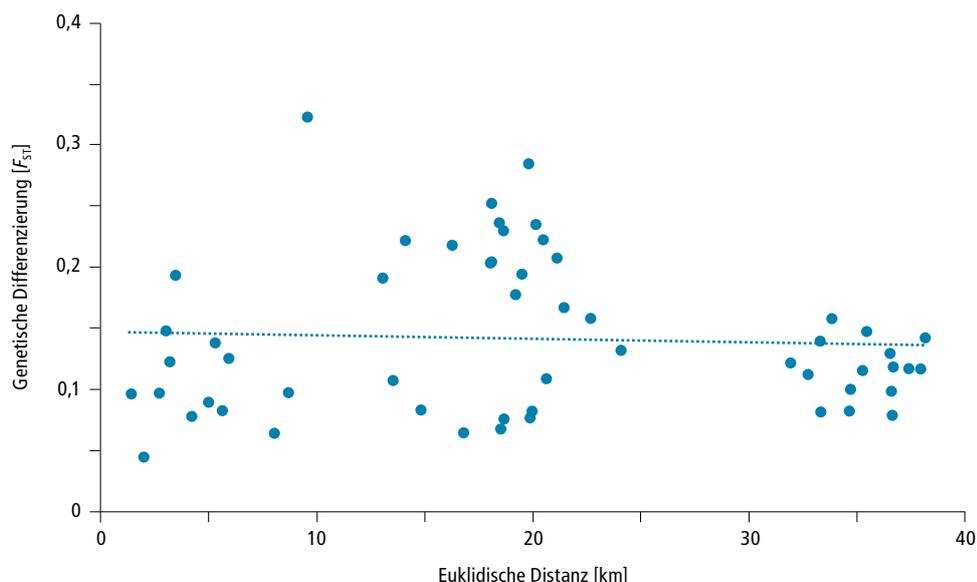


Abb. 4 | Zusammenhang zwischen paarweisen genetischen (F_{ST}) und geographischen (Euklidischen) Distanzen bei *Trichopria drosophilae*, gruppiert nach Vorkommen in unterschiedlichen Lebensraumtypen.

halb oder zwischen Lokalitäten kamen. Das bedeutet, dass kleinräumig eine hohe Differenzierung vorhanden ist. Wenn hingegen alle Individuen eines Standorts zusammengefasst, also nicht nach Lebensraumtyp getrennt wurden, strebte die genetische Differenzierung zwischen den Standorten gegen 0, was einen hohen Genfluss auf regionaler Ebene annehmen lässt.

In der Folge wurden die Individuen aufgrund der höchsten Zuordnungswahrscheinlichkeit einer der drei genetischen Gruppen zugeordnet: 201 Individuen gehörten somit zur Gruppe 1 (rot in Abb. 2), 157 zur Gruppe 2 (blau) und 109 zur Gruppe 3 (grün). Es zeigte sich, dass Individuen, die aus Fallen am Boden aus dem Gehölz (28,4%) und dem Ökoton (20,9%) stammten, bevorzugt der Gruppe 1 zugeordnet wurden (Tab. 2). In der Gruppe 2 fanden sich viele Individuen aus dem Kulturland (28,7%) und aus den Boden-Fallen im Gehölz (26,8%), und etwa 50% der zur Gruppe 3 gehörigen Individuen kamen aus der Vegetationsschicht des Ökotons (Abb. 3). Der Zusammenhang zwischen der Zuordnung zu einer der drei genetischen Gruppen und der Herkunft der Proben wurde durch den χ^2 -Test bestätigt (Tab. 2A; $\chi^2 = 244,43$; $p < 0,001$). Diese Beziehung blieb auch signifikant, wenn nur nach Lebensräumen (Tab. 2B; $\chi^2 = 71,81$; $p < 0,001$) oder nach Boden versus Vegetation gruppiert wurde (Tab. 2C; $\chi^2 = 9,59$; $p < 0,01$). Diese kleinräumige Strukturierung der *T.-drosophilae*-Vorkommen wurde ebenso bestätigt durch das Fehlen einer Korrelation zwischen paarweisen genetischen und geographischen Distanzen (Abb. 4; Mantel $r = -0,047$; $p = 0,681$): Die genetischen Unterschiede waren sowohl auf kleinräumiger wie auf grossräumiger Skala sehr ähnlich und nahmen mit grösserer Entfernung nicht zu.

Schlussfolgerungen und Ausblick

Die genetische Analyse mit Hilfe von 21 neu entwickelten Mikrosatelliten-Markern ergab drei genetische Gruppen von *T.-drosophilae*-Individuen im Kanton Tessin. Es gab eine starke Durchmischung zwischen den untersuchten Standorten, jedoch eine deutliche Differenzierung zwischen den drei untersuchten Lebensräumen. Dieses Muster deutet darauf hin, dass einerseits kleinräumig geschlossene Populationen entstehen, die sich lokal angepasst haben (zum Beispiel an unterschiedliche Wirte oder Mikroklimata) und sich vorwiegend untereinander fortpflanzen. Für die Bekämpfung der Kirschessigfliege können diese lokalen Populationen daher unterschiedlich gut geeignet sein. Andererseits scheint es einen hohen Genfluss auf grosser räumlicher Skala zu geben. Bei der Freilassung von Parasitoiden aus einer Zucht ebenso wie bei den einheimischen Populationen kann davon ausgegangen werden, dass sie sich relativ schnell ausbreiten und durchmischen werden und diese Ausbreitung mit den neu entwickelten molekularen Markern auch nachgezeichnet werden kann. ■

Dank

Wir danken dem Bundesamt für Landwirtschaft (BLW) für die finanzielle Unterstützung des Projekts durch die Task Force *Drosophila suzukii*. Ebenso danken wir Patrik Kehrlü für die Unterstützung der Artbestimmung von Parasitoiden im Kanton Tessin und den Landbesitzern für die gute Zusammenarbeit. Jörg Romeis gab wertvolle Hinweise zu einer früheren Version des Artikels.

Riassunto

Diversità genetica di *Trichopria drosophilae*, un nemico naturale della drosophila del ciliegio
Drosophila suzukii è una specie esotica invasiva recentemente introdotta in Europa e che causa diversi danni in frutticoltura. *Trichopria drosophilae* è considerato uno dei parassitoidi indigeni più adatti da utilizzare nei programmi di biocontrollo contro *D. suzukii*. Per caratterizzare la variabilità e la struttura genetica delle popolazioni di *T. drosophilae* a diverse scale spaziali, abbiamo sviluppato 21 nuovi marker molecolari specifici. I campioni di *T. drosophilae* sono stati raccolti in 16 località e in tre differenti tipi di habitat, consentendo così di individuare tre gruppi genetici. Sebbene molti degli individui analizzati mostravano probabilità di classificazione in più di uno dei tre gruppi genetici, abbiamo trovato una correlazione tra la probabilità di classificazione più alta a uno dei tre gruppi e l'habitat privilegiato (limitato flusso genico tra gli habitat all'interno delle località). Ulteriori analisi hanno suggerito che *T. drosophilae* si diffonde facilmente tra le differenti regioni (alto flusso genico tra le località). Questi risultati indicano che tali studi genetici potrebbero essere usati per tracciare la diffusione di organismi da impiegare in lotta biologica contro i parassiti.

Summary

Genetic diversity of *Trichopria drosophilae*, a natural enemy of spotted wing drosophila
Drosophila suzukii is an invasive species recently introduced in Europe and causing damages to fruit production. *Trichopria drosophilae* is considered one of the most suitable indigenous parasitoid to be used in biocontrol programs against *D. suzukii*. To characterize genetic variability and the spatial genetic structure of populations of *T. drosophilae*, we developed 21 species-specific molecular markers. Samples of *T. drosophilae* were collected in 16 localities and each of three different habitats and revealed three genetic groups. Though most of the sampled individuals showed mixed assignment probabilities to one of three genetic groups, we found a coincidence between the highest assignment probability to one of the three groups and the preferred habitat (limited gene flow among habitats within localities). Further analyses suggested that *T. drosophilae* disperses well among different regions (high gene flow among localities). These findings indicate how genetic studies may be used to track the dispersal of a species that is released for biological control.

Key words: parasitoid, biological control, spotted wing drosophila, microsatellite markers.

Literatur

- 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. *Bull. Insectol.* **65** (1), 149–60.
- Excoffier L., Laval G. & Schneider S., 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Bioinformatics Online* **1**, 47–50.
- Fleury F., Gibert P., Ris N. & Allemand R., 2009. Ecology and life history evolution of frugivorous *Drosophila* parasitoids. *Adv. Parasitol.* **70**, 3–44.
- Gugerli F., Holderegger R., 2016. Genetische Methoden. In: *Naturschutzgenetik – Ein Handbuch für die Praxis* (Eds. R. Holderegger R., G. Segelbacher). Haupt, Bern, 183–202.
- Haye T., Girod P., Cuthbertson A. G. S., Wang X. G., Daane K. M., Hoelmer K. A., Baroffio C., Zhang J. P. & Desneux N., 2016. Current SWD IPM tactics and their practical implementation in fruit crops across different regions around the world. *J. Pest Sci.* **89** (3), 643–651.
- Henry L.M., Roitberg B.D. & Gillespie D.R., 2008. Host-range evolution in *Aphidius* parasitoids: fidelity, virulence and fitness trade-offs on an ancestral host. *Evolution* **62**, 689–699.
- Hoelmer K.A. & Kirk A.A., 2005. Selecting arthropod biological control agents against arthropod pests: can the science be improved to decrease the risk of releasing ineffective agents? *Biol. Control* **34**, 255–264.
- Knoll V., Ellenbroek T., Romeis J. & Collatz J., 2017. Seasonal and regional presence of hymenopteran parasitoids of *Drosophila* in Switzerland and their ability to parasitize the invasive *Drosophila suzukii*. *Sci. Rep.* **7**, 40697.
- Mazzi D., Bravin E., Meraner M., Finger R. & Kuske S., 2017. Economic Impact of the Introduction and Establishment of *Drosophila suzukii* on Sweet Cherry Production in Switzerland. *Insects* **8** (18), 1–13.
- Pritchard J.K., Stephens M. & Donnelly P., 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* **155** (2), 945–959.
- Rossi Stacconi M.V., Grassi A., Ioriatti C., Anfora G., 2019. Augmentative releases of *Trichopria drosophilae* for the suppression of early season *Drosophila suzukii* populations. *BioControl* **64**, 9–19
- Wajnberg E., 2004. Measuring genetic variation in natural enemies used for biological control: why and how. In: *Genetics, evolution and biological control* (Eds Ehler L.E., Sforza R., Mateille T.) CAB International, New York, 19–37pp.
- Wang X.G., Kacar G., Biondi A. & Daane K.M., 2016. Life-history and host preference of *Trichopria drosophilae*, a pupal parasitoid of spotted wing drosophila. *BioControl* **61**, 387–397.