OECOLOGIA BRASILIENSIS
Morais, P. B. & Rosa, C. A. 2000. Interações entre *Drosophila* e Leveduras em ambientes tropicais. pp. 321-336. In Martins, R. P., Lewinsohn, T. M. & Barbeitos, M. S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

INTERAÇÕES ENTRE *DROSOPHILA* E LEVEDURAS EM AMBIENTES TROPICAIS

PAULA B. MORAIS & CARLOS A. ROSA

Resumo

Leveduras e drosófilas formam uma associação mutualística, onde os microrganismos são fonte de nutrientes para adultos e larvas das moscas, e têm papel importante na detoxificação dos substratos utilizados como sítios de alimentação e reprodução; e as moscas dispersam as leveduras entre os diferentes microhabitats. Larvas e adultos de drosófilas apresentam, na maioria das vezes, forrageamento seletivo com preferência por uma ou mais espécies de leveduras. A maioria dos trabalhos têm mostrado que os grupos ou espécies de *Drosophila* apresentam comunidades de leveduras próprias associados com eles, e que mudanças no perfil fisiológico destas comunidades microbianas correspodem à história evolutiva de várias irradiações independentes destes insetos. Assim, através das comunidades de leveduras associadas com as drosófilas, pode-se inferir sobre o tipo de substrato utilizado pelas moscas nos diferentes habitats.

Abstract

Yeasts and *Drosophila* form a mutualistic association, which the microorganisms are nutritional source for adults and larvae of these flies, having an important role in the detoxification of substrates utilized for feeding and breeding; and the flies disperse the yeasts among the different microhabitats. In most cases, larvae and adults of *Drosophila* show selective foraging with preference for one or more yeast species. Most of the studies have shown that the groups or species of *Drosophila* have unique yeast communities associated with them, and changes in the physiological profiles these microbial communities show a parallel with the evolutionary history of several independent radiations of these insects. By means of the yeast communities associated with the *Drosophila*, we can make inferences about the type of substrate utilized by the flies in the different habitats.

Um modelo de comunidade microbiana

A ecologia microbiana tem enfatizado a descrição taxonômica de espécies e grupos de microrganismos que colonizam um substrato. Estes estudos adicionam uma rica listagem de novos organismos ao universo conhecido de arqueas, eubactérias, protozoários, algas e fungos. Já estudos biotecnológicos têm isolado microrganismos com novas funções de aplicação na indústria e na pesquisa. No entanto, raros são os estudos acerca da estruturação das comunidades microbianas. Dentre os fungos, as leveduras são microrganismos predominantemente unicelulares e sem motilidade própria, saprofíticas ou parasíticas. Congregam um grupo funcional de organismos heterotróficos colonizadores de substratos contendo fonte orgânica de carbono e mesofílicos, crescendo a temperaturas entre 18 e 45°C. Taxonomicamente, pertencem a quinze ordens entre as classes Ascomycetes e Basidiomycetes dos fungos, quando apresentam formas de reprodução sexuada descrita; e Deuteromycetes, sem fase sexual observada (Kreger-van Rij, 1984). As espécies de leveduras são especializadas em habitats, apresentando capacidades fisiológicas limitadas (Phaff & Starmer, 1987; Lachance & Starmer, 1986). O estudo da ecologia das leveduras busca compreender como estes microrganismos vivem e se propagam na natureza, como estão distribuídos e os microhabitas onde determinadas espécies podem ser isoladas (Phaff, 1990). Numerosos estudos de substratos, onde ocorre crescimento de leveduras, têm mostrado que a maioria das espécies ou grupos de espécies possuem habitats especializados. Sendo assim, é possível, em vários casos, isolar espécies típicas de seus substratos naturais nas áreas geográficas onde estes ocorram (Phaff & Starmer, 1987).

A distribuição e especificidade das suas comunidades depende principalmente da composição de nutrientes presentes no substrato, da presença de compostos inibitórios e dos vetores que utilizam estes substratos para alimentação e ovoposição (Ganter, 1988; Ganter *et al.*, 1986; Gilbert, 1980; Phaff & Starmer, 1987; Starmer *et al.*, 1988). Os estudos de Gilbert (1980) e Starmer *et al.* (1988) demonstram ser as *Drosophila* um dos principais vetores de leveduras, as quais são importante fonte alimentar para adultos e larvas destas moscas (Begon, 1982). Assim, leveduras e drosófilas formam uma associação mutualística facultativa, que mostra-se ideal para estudos de estrutura de comunidades e co-evolução dos dois grupos envolvidos. Drosófilas são responsáveis, ainda que parcialmente, pela estruturação das comunidades de leveduras, influenciando a riqueza de espécies e dispersando leveduras para outros habitats. Também, a diversificação de substratos ocupados por leveduras têm grande relevância para a evolução e especialização de grupos e espécies de drosófilas.

Metodologia utilizada

O isolamento das leveduras transportadas pelas drosófilas é feito pela captura das moscas no campo através de sugadores ou sacos plásticos estéreis. As moscas são atraídas pela utilização de recipientes, previamente recobertos com camadas de gaze esterilizada, contendo banana fermentada com fermento de pão (*Saccharomyces cerevisiae*). As drosófilas são colocadas para caminhar por 8-12 horas em placas de Petri contendo meio de cultura apropriado (Morais *et al.*, 1992a). As leveduras presentes predominantemente sobre a superfície externa das moscas, e aquelas originárias de regurgitação, material fecal e transportadas no ovopositor das fêmeas, representam as populações dispersadas pelas drosófilas (Morais *et al.*, 1995b). No estudo das leveduras utilizadas como alimento, as moscas são esterilizadas superficialmente pela imersão em álcool 70% durante um minuto, e o papo retirado sob condições assépticas, e estriado em meio de cultura. Assim, é possível observar as leveduras que são utilizadas seletivamente como alimento pelas drosófilas (Morais *et al.*, 1994) .

Para o isolamento das leveduras associadas com drosófilas que vivem na copa de árvores, as moscas são capturadas utilizando-se armadilhas feitas com garrafas plásticas, alçadas diretamente nos galhos mais altos das árvores. As armadilhas são constituídas de três compartimentos (Tidon & Sene, 1988). No compartimento inferior é colocado banana fermentada com uma linhagem de *Saccharomyces cerevisiae* mutante que forma colonias vermelhas no meio de cultura de isolamento, prontamente reconhecíveis em caso de contaminação. Este compartimento é separado dos outros dois com gaze estéril. O compartimento do meio, pintado de preto, apresenta furos por onde as moscas entram na armadilha e sobem através de um funil para o compartimento superior iluminado, onde as moscas ficam presas. As moscas são coletadas nas primeiras horas da manhã e ao entardecer, e para o isolamento das leveduras usa-se o procedimento descrito acima.

Um modelo de estudo da associação *Drosophila*-levedura

Na década de 60, um grupo de pesquisadores desenvolveu estudos sobre a interação entre *Drosophila* e seus hospedeiros da família Cactaceae no Deserto de Sonora, sul dos Estados Unidos. A especificidade de nicho das espécies cactofílicas de *Drosophila* era evidente, e buscando explicações para a coexistência e ocupação seletiva dos nichos, iniciaram-se estudos acerca da microbiota dos substratos de alimentação e oviposição das moscas. Estes estudos levaram a um modelo de interação entre os substratos: tribos e subtribos de Cactaceae; *Drosophila* do grupo *repleta*; a biota de leveduras que coloni-

zam estes cactos. O modelo cacto-drosófila-levedura mostra a especificidade da comunidade de leveduras cactofílicas, e sua íntima associação com as drosófilas do grupo *repleta*, e traz importantes informações sobre coevolução e coadaptação entre leveduras e drosófilas, e sobre a ocupação de nichos e especificidade da comunidade microbiana de cactos (Starmer *et al.*, 1990).

As leveduras crescem vigorosamente nos tecidos necróticos de cactos e fornecem para drosófilas nutrientes essenciais tais como proteínas, esteróis e vitaminas (Sang, 1978), além de produzirem compostos voláteis que atraem moscas adultas ao substrato colonizado ou estimulam o forrageamento seletivo das larvas no tecido rico em leveduras (Fogleman *et al.*, 1981). As leveduras ainda podem fornecer benefícios tais como a detoxificação do substrato (Starmer *et al.*, 1980, 1982; Starmer & Fogleman, 1986). Os drosofilídeos adultos são importantes dispersores de leveduras para novos habitats, enquanto que as larvas espalham as células movimentando-se pelo substrato após estes serem colonizados (Starmer *et al.*, 1982, 1990). As comunidades de leveduras cactofílicas foram extensamente estudada em localidades da América do Norte, Austrália, Ilhas do Caribe e em áreas de restinga no Estado do Rio de Janeiro. As leveduras *Pichia barkeri, Pichia cactophila, Sporopachydermia cereana* (um complexo formado por 3-5 espécies fenotipicamente similares) e *Candida sonorensis* são as espécies mais comuns e características do sistema cacto-leveduras. Estas espécies somam cerca de 50% de todas as leveduras isoladas e formam o núcleo das comunidades de leveduras cactofílicas em quase todas as regiões estudadas (Starmer *et al.*, 1990; Rosa *et al.*, 1994).

A estrutura da comunidade de leveduras cactofílicas é influenciada pelos insetos vetores, principalmente *Drosophila* (Starmer *et al.*, 1988). Sugere-se que as moscas sejam condutores de leveduras entre os tipos hospedeiros e não barreiras à sua dispersão (Ganter *et al.*, 1986). No entanto, a especificidade de hospedeiro das *Drosophila* cactofílicas cria uma barreira à troca gênica entre leveduras de diferentes cactos e pode ajudar a manter as diferenças entre comunidades de leveduras de diferentes hospedeiros (Ganter, 1988).

Há três sistemas cacto-drosófila-levedura exemplares. A relação mais específica é encontrada entre *Lophocereus schotii-Drosophila pachea-Pichia heedii*, onde a mosca é monofágica neste cacto e por este motivo restringe a distribuição da levedura. O segundo sistema inclui *Drosophila nigrospiracula* e *Drosophila mettleri*, que são restritas a *Pachycereus* no Deserto de Sonora e extremo oeste dos EUA, limitando a distribuição de *Pichia thermotolerans*, *Pichia amethionina* var. *pachycereana* e *Pichia heedii*. O terceiro sistema é formado por *Drosophila mojavensis-Stenocereus gummosus/Stenocereus thurberi* que apresenta uma diversidade de leveduras duas vezes maior do que o primeiro sistema. *Stenocereus* apresenta leveduras em comum com cactos da tribo Opuntiae, em parte devido à presença de *D. mojavensis* e *D. arizonensis* nos dois

hospedeiros (Starmer *et al.*, 1990). *Drosophila mojavensis* é generalista na escolha do hospedeiro vegetal, mas as larvas apresentam comportamento alimentar seletivo em colônias ("patches") de leveduras escolhidas, e especializaram-se em uma levedura amplamente distribuída, *P. cactophila*. Em contraste, *Drosophila nigrospiracula, D. mettleri* e *D. pachea*, apesar de especialistas na interação com cactos, alimentam-se de forma generalista das leveduras disponíveis.

Em Maricá e outros ecossistemas de restinga no Rio de Janeiro e Espírito Santo, a comunidade de leveduras das necroses do cacto *Pilosocereus arrabidae* mostra predominância de *Pichia barkeri* e *Candida sonorensis. Pichia cactophila* e uma espécie de *Sporopachydermia* são tambem frequentes, além de *Geotrichum sericeum*. Espécies menos frequentes incluem *Pichia caribaea* e *Myxozyma mucilagina*. Esta comunidade difere totalmente das leveduras obtidas em flores e frutos, e parcialmente das espécies associadas com as larvas da mariposa *Sigelgaita* sp. que habitam este cacto, confirmando a sua especificidade (Rosa *et al.*, 1992). *Drosophila serido*, espécie cactofílica pertencente ao cluster *Drosophila buzzatti*, subgrupo *mulleri*, grupo *repleta* (Wasserman, 1982), é a única espécie de drosófila encontrada em tecidos necróticos de *Pilosocereus arrabidae* nestas restingas. Esta espécie é endêmica da América do Sul e tem sido coletada em áreas de vegetação seca (caatingas, restingas e chaco) (Sene *et al.*, 1982, 1988; Vilela *et al.*, 1982), sempre associada a cactos (Ruiz *et al.*, 1982) que são seus locais de reprodução. *Drosophila serido* é o principal vetor de leveduras que colonizam os tecidos necróticos do cacto *Pilosocereus arrabidae* na Restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro (Morais *et al.*, 1994).

Larvas, fêmeas e machos de *D. serido* apresentam um alto grau de sobreposição de dieta; no entanto, os adultos são encontrados preferencialmente em necroses do cacto *Pilosocereus arrabidae* com uma maior diversidade de leveduras do que aquelas onde somente larvas estão presentes. Necroses com baixa diversidade de leveduras são utilizadas preferencialmente para oviposição e apresentam uma alta freqüência de larvas. Este comportamento seletivo pode diminuir a competição intraespecífica entre os dois estágios de desenvolvimento da mosca. As fêmeas apresentam uma maior diversidade de leveduras vetorizadas do que os machos, provavelmente devido à busca de locais de ovoposição. A mosca adulta dispersa as leveduras entre substratos cactáceos, influenciando a composição de espécies em cada necrose de cacto.

Estudos evolutivos

As habilidades metabólicas e características fisiológicas (capacidade de utilizar diferentes fontes de carbono e nitrogênio, fermentação de açúcares, crescimento em diferentes temperaturas, osmotolerância, entre outros) das comuni-

dades de leveduras mostram um padrão que acompanha a história evolutiva de diferentes irradiações de *Drosophila* (Starmer, 1981). Esta evolução processou-se a partir da colonização de substratos foliares e cogumelos, sítios que possuem uma flora de leveduras com ampla habilidade assimilativa, para substratos açucarados tais como flores e frutos, e para nichos específicos como necroses de cactos, que foram ocupados por comunidades de leveduras com perfil assimilativo restrito, sendo estas especializadas e evolutivamente mais recentes (Starmer, 1981). A determinação da capacidade assimilativa de leveduras associadas a um grupo ou espécie de *Drosophila* permite, pois, inferir a posição evolutiva destas drosófilas na radiação tropical do gênero. No entanto, as comunidades de leveduras de ecossistemas tropicais são pouco conhecidas.

Vários trabalhos estudaram as leveduras de espécies de *Drosophila* na região de Yosemite, California (Carson *et al.*, 1956; Phaff & Knapp, 1956; Phaff *et al.*, 1956a, 1956b) e nas florestas do norte da Inglaterra (Begon, 1982). Da Cunha *et al.* (1957) e Pignal & Lachaise (1979) estudaram as leveduras associadas a *Drosophila* em uma mata úmida em São Paulo (Brasil) e mata de galeria em Lamto (Costa do Marfim), respectivamente. Os resultados destes trabalhos mostram a existência de diferentes espécies de leveduras associadas a *Drosophila* em regiões temperadas e tropicais, com a prevalência de *Pichia, Hanseniaspora* e *Kloeckera* no Brasil e África, e predominância de *Saccharomyces* e *Kluyveromyces* nas regiões temperadas. Ainda, as comunidades de leveduras associadas a *Drosophila* em florestas temperadas e tropicais tem se mostrado similares à comunidade de leveduras de frutos e outros materiais vegetais açucarados e, portanto, em sua maioria diferentes das leveduras isoladas de *Drosophila* cactofílicas do grupo *repleta* (Heed *et al.*, 1976; Morais *et al.*, 1992a, 1992b; Rosa *et al.*, 1994). Os vários substratos florestais são locais de reprodução e alimentação de espécies de *Drosophila*, as quais são dispersoras de leveduras.

As drosófilas do subgrupo *fasciola* são de grande importância para estudos da origem e evolução do grupo *repleta* do gênero *Drosophila*. Este subgrupo é formado por várias espécies que preferem as áreas úmidas, sendo o subgrupo de *repleta* predominante na Mata Atlântica e Amazônica (Vilela *et al.*, 1982). Segundo Wasserman (1982), o lugar de origem do grupo *repleta* é o México, tendo o ancestral comum aos subgrupos *fasciola* e *mulleri* consistido de populações semi-isoladas amplamente distribuídas pelo Novo Mundo, que deram origem ao subgrupo *fasciola* nas florestas tropicais da América Central e América do Sul. No entanto, o membro mais primitivo deste subgrupo, *Drosophila fulvalineata*, habita regiões desérticas do México. Sene *et al.* (1977) encontraram *Drosophila onca*, membro deste subgrupo, reproduzindo-se em um cacto epifítico do genêro *Rhipsalis* em uma mata úmida, em São Paulo, Brasil.

Morais *et al.* (1995a) estudaram as comunidades de leveduras associada com quatro espécies do subgrupo *Drosophila fasciola* (*Drosophila carolinae, D. coroica, D. fascioloides* e *D. onca*) em sítios florestais do Rio de Janeiro. Este trabalho teve como principal objetivo verificar se as comunidades de leveduras associadas as moscas poderiam indicar o microhabitat destas drosófilas no ambiente florestal. Os resultados mostraram que a capacidade assimilativa das leveduras de *fasciola* florestais foi similar à de leveduras cactofílicas e pode sugerir a similaridade com o hábito cactofílico, neste subgrupo. As leveduras apresentaram características fisiológicas similares à comunidade cactofílica em restingas, e espécies cactofílicas tais como *Pichia cactophila*, *Clavispora opuntiae* e o complexo *Sporopachydermia cereana,* até então restritas a cactos, foram isoladas nestas moscas pela primeira vez em ambiente florestal. Estas leveduras, juntamente com uma espécie fisiologicamente similar a *Pichia membraniefaciens*, uma similar a *Pichia kluyveri*, e *Candida colliculosa, C. krusei* e *Geotrichum* sp formaram comunidades distintas daquelas isoladas de outras drosófilas residentes florestais e capturadas com armadilhas colocadas no chão da floresta (Morais *et al.*, 1995a). Drosófilas florestais do grupo *Melanogaster* foram mais associadas com *Kloeckera javanica* e *K. apis*; do grupo *Guarani* com *Candida citrea*, *K. apis* e *Geotrichum* sp.; do grupo *Tripunctata* com *K. apis*, *Debaryomyces vanriji*, *Geotrichum* sp. e *Pichia beckii*; do grupo *Willistoni* com *K. apis*, *Kluyveromyces delphensis*, *K. japonica* e *C. colliculosa*; *Drosophila quadrum* (grupo *Calloptera*) com *D. vanriji*, *K. apis*, *D. melissophilus* e *Rhodotorula rubra*; enquanto a drosófila cactofílica de restinga, *Drosophila serido,* teve com leveduras associadas mais frequentes *P. barkeri*, *C. sonorensis*, *Geotrichum* sp. e *P. cactophila* (Tab. 1). Isto indica a separação de nicho alimentar das moscas do subgrupo *fasciola* na floresta. O perfil fisiológico das leveduras associadas a *fasciola* foi similar, embora mais amplo que da comunidade cactofílica.

O nicho alimentar restrito das quatro espécies de moscas sugere seu comportamento especializado, similar a *D. serido* em restinga, e diferindo do largo espectro alimentar de outros grupos florestais de *Drosophila* (Morais *et al.*, 1995a). Assim, composição de espécies e a capacidade metabólica de leveduras associadas a moscas do subgrupo *fasciola* indicam sua associação com cactos, possivelmente os cactos epifíticos do gênero *Rhipsalis*, e sugere que estas moscas são o s ubgrupo mais próximo do ancestral do grupo *repleta* na América do Sul.

Tabela 1 - Freqüência de isolamento de leveduras associadas a diferentes grupos e espécies de *Drosophila*[a].

Levedura	Grupos de *Drosophila*				Subgrupo	Espécies	
	Melanogaster (n=105)b	*Guarani* (n=117)	*Tripunctata* (n=118)	*Willistoni* (n=120)	*Fasciola* (n=399)	*D. serido* (n=208)	*D. quadrum* (n=102)
Aureobasidium pullulans		8[c]					
Candida apicola		10					
C. apis		5					
C. citrea		24	7	14			
C. colliculosa	3		9		141		
C. guilliermondii							16
C. krusei					103		
C. pulcherrima		5		9			
C. quercitrusa							11
C. sonorensis						141	
Candida valida-similar[d]					47		
Debaryomyces melissophilus							17
D. vanrijiae			21				28
Hanseniaspora uvarum	6						
Geotrichum sp		23	13			120	11
Kloeckera apiculata					84		
K. apis	30	24	28	56	75		18
K. japonica	16			19			
K. javanica	104						
Kluyveromyces delphensis				31			
Myxozyma mucilagina						43	
P. barkeri						176	
P. beckii			13	16			
P. cactophila						67	
P. caribaea						29	
P. kluyveri					111	34	
P. membranifaciens-similar					133		
Rhodotorula rubra							17
Williopsis californica			12	9			

[a] Dados retirados de Morais *et al.*, 1992a; 1994; 1995a,b; 1996.;[b] Número de moscas amostradas;[c] Freqüência de isolamento de cada espécie de levedura por mosca amostrada. Se várias colônias isoladas de uma mesma mosca eram identificadas como sendo da mesma espécie, estas eram considerados como um único isolado; [d] Isolado similar fisiologicamente a espécie indicada.

Partilha de substratos e coexistência: como conviver em um microhabitat efêmero?

A coexistência de espécies que partilham substratos efêmeros depende da natureza do substrato, e das flutuações espaço-temporais do substrato e de competidores (Shorrocks *et al.*, 1979; Barker *et al.*, 1983). As interações entre drosófilas e leveduras que colonizam tais substratos podem influenciar a estrutura das populações destes microrganismos e de seus vetores. Estudos de Da Cunha *et al.* (1957) e Morais *et al.* (1992a, 1992b) de leveduras e *Drosophila* em sítios de Mata Atlântica demonstram a diversificação de dietas entre grupos e espécies de moscas. Esta é, provavelmente, uma estratégia visando diminuir a competição inter-específica onde substrato e espécies de insetos são abundantes e diversos. Esta estratégia difere daquela encontrada por Carson *et al.* (1956) em *Drosophila* de regiões temperadas, onde a separação de nichos entre adultos e larvas e a partilha de nichos alimentares por adultos de diferentes espécies são explicadas como a redução da competição intraespecífica onde o substrato é raro e efêmero.

Os substratos colonizados por leveduras são um conjunto de micronichos diferentes e que o metabolismo das leveduras modifica física e quimicamente. Assim, não só espacial mas também temporalmente, as comunidades de leveduras produzem manchas de substratos que são uma rica fonte nutricional para um conjunto de insetos saprófagos, incluindo drosófilas (Fogleman & Foster, 1989). Três trabalhos mostram um padrão sucessional de colonização de frutos por leveduras, e sua associação com drosófilas vetores. Lachaise (1979) e Lachaise *et al.* (1979) sugerem uma associação entre drosofilídeos e leveduras isolados de sicônios de *Ficus capensis* na savana Lamto, Costa do Marfim (África), onde a exploração diferenciada do substrato diminui a pressão competitiva inter-específica. Uma sucessão de leveduras inicia-se com a inoculação de *Torulopsis fructus* (sinônimo = *Candida fructus*) por fêmeas da vespa *Ceratosolen* polinizadoras do figo. *Candida fructus* coloniza os receptáculos florais imaturos, utilizados por espécies de *Lissocephala* (Drosophilidae) para alimentação e ovoposição. *Candida fructus* é a única espécie de levedura encontrada no papo de adultos de *Lissocephala*, sendo comum a todos os insetos sicófagos. A maturação do figo é acompanhada pela visita de duas espécies de *Zaprionus* (Drosophilidae): *Zaprionus vittiger*, *Zaprionus sepsoides*, e também *Drosophila malerkotliana* que inoculam novas espécies de leveduras, responsáveis pelo rápido apodrecimento do exocarpo, ainda na árvore. Ao cair no solo, os figos maduros são visitados por *Drosophila fima*, *Drosophila greeni* e *Zaprionus ornatus*, que têm a ovoposição estimulada pela fermentação realizada por *Hanseniaspora valbyensis*, *Hanseniaspora uvarum*, *Kloeckera apiculata* e *Candida sorboxylosa* (Lachaise, 1979). Associação similar foi descrita em figos de *Ca-*

limyrna entre a vespa *Blastophaga psenes* e *Candida guilliermondii* (Miller & Phaff, 1962; Phaff & Miller, 1961).

A colonização por leveduras do fruto amapá (*Parahancornia amapa*) na floresta Amazônica é um importante fator na estruturação da comunidade de drosófilas que utilizam este fruto (Morais *et al.*, 1995b). A sucessão de leveduras no fruto é definida pelas alterações do substrato durante a colonização, pela ação de toxinas produzidas por duas espécies de leveduras, *Pichia kluyveri* e *Candida fructus*, e pela visitação das moscas. *Drosophila malerkotliana* visita frutos recém-caídos, dispersando e alimentando-se de *Kloeckera apiculata* e outras espécies abundantes nos frutos de 0 a 2 dias de deterioração. Já as drosófilas residentes, principalmente do grupo *willistoni*, alimentam-se das populações estáveis de leveduras colonizando frutos de 3 a 10 dias de decomposição. *Candida insectamans* foi isolada somente do papo de *D. willistoni*, um complexo de espécies similar a *P. membranaefaciens* foi frequentemente isolado somente de *D. paulistorum*, e *D. tropicalis* foi frequentemente associada com *Candida norvegensis*, *C. fructus* e variedades de um complexo de espécies semelhante a *C. sorboxylosa*. Novamente, a diversidade de leveduras transportadas pelas fêmeas foi maior do que aquela encontrada nos machos, sugerindo que as fêmeas visitam uma maior variedade de substratos do que os machos, possivelmente em busca de sítios de ovoposição.

As espécies de drosófilas encontradas no amapá alimentam-se seletivamente das leveduras presentes já que a diversidade das leveduras encontradas no papo foi menor do aquela das leveduras transportadas pelas moscas (Morais *et al.*, 1995b). A exploração diferenciada das populações de leveduras presente nos frutos e a segregação em diferentes frutos de amapá dependendo do estágio de deterioração, poderia explicar a coexistência de diferentes espécies de drosófilas neste microhabitat. Drosófilas e leveduras formam, assim, um sistema interdependente que promove a estruturação das comunidades e permite a colonização de substratos efêmeros.

Conclusão

Espécies tropicais de *Drosophila* possuem graus diferentes de preferência por leveduras como recurso alimentar. A micobiota de leveduras associada com os diferentes grupos de drosófilas permite inferências sobre o tipo de substrato colonizado pelas moscas no ambiente florestal, e como as diferentes espécies exploram os recursos alimentares, evitando na maioria das vezes a competição inter-específica, e em algumas vezes, existindo mesmo a exploração diferenciada dos recurso por larvas e adultos da mesma espécie de mosca. Por serem consideradas as drosófilas os principais vetores de leveduras na natureza, o estudo da interação entre *Drosophila*-leveduras pode ser uma das melhores es-

tratégias para verificar a biodiversidade microbiana nos trópicos, principalmente em florestas, onde os substratos são abundantes e diversos.

Agradecimentos

Os autores agradecem o apoio financeiro recebido do CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) para a realização deste trabalho. Aos Drs. Allen N. Hagler e Leda C. Mendonça-Hagler pelo apoio dado durante a realização dos trabalhos envolvendo as interações leveduras-drosófilas.

Referências bibliográficas

Barker, J. S. F.; Toll, G. L. & East, P. D. 1983 Heterogeneity of the yeast flora in the breeding sites of cactophilic *Drosophila*. *Canadian Journal of Microbiology* 29: 6-14.

Begon, M. 1982 Yeasts and Drosophila. In Ashburner, M. Carson, H. L. and Thompson, J. (Eds.), *The Genetics and Biology of Drosophila*, vol. 3 Academic Press, New York. p. 345-384.

Carson, H. L.; Knapp, E. P. & Phaff, H. J. 1956. Studies on the ecology of *Drosophila* in the Yosemite Region of California III - The yeast flora of the natural breeding sites of some species of *Drosophila*. *Ecology* 37: 538-544.

Da Cunha, A. B.; Shehata, A. M. T. & Oliveira, W. 1957. A study of the diets and nutritional preferences of tropical species of *Drosophila*. *Ecology* 38:98-106.

Fogleman, J. C. & Foster, J. L. M. 1989. Microbial colonization of injured cactus tissue (*Stenocereus gummosus*) and its relationship to the ecology of cactophilic *Drosophila mojavensis*. *Applied and Environmental Microbiology* 55: 100-105.

Fogleman, J. C.; Starmer, W. T. & Heed, W. B. 1981. Larval selectivity for yeast species by *Drosophila mojavensis* in natural substrates. *Proceedings of the National Academy Science of USA* 78: 4435-4439.

Ganter, P. F. 1988. The vectoring of cactophilic yeasts by *Drosophila*. *Oecologia* 75: 400-404.

Ganter, P. F.; Starmer, W. T.; Lachance, M. A. & Phaff, H. J. 1986. Yeast communities from host plants and associated *Drosophila* in southern Ari-

zona: new isolations and analysis of the relative importance of hosts and vectors on community composition. *Oecologia* 70: 386-392.

Gilbert, D. G. 1980. Dispersal of yeasts and bacteria by *Drosophila* in a temperate forest. *Oecologia* 46: 135-137.

Heed, W. B.; Starmer, W. T.; Miranda, M.l Miller, M. W. & Phaff, H. J. 1976. An analysis of the yeast flora associated with cactiphilic *Drosophila* and their host plants in the Sonoran Desert and its relations to temperate and tropical associations. *Ecology* 59: 67-77.

Lachaise, D. 1979. Le concept de niche chez les drosophilides. *Terre Vie Revistae de Ecologie* 33: 425-456.

Lachaise, D.l.; Pignal, M. C.; & Roualt, J. 1979. Yeast flora partitioning by drosophilid species inhabiting a tropical African savanna of the ivory-coast (Diptera). *Annales Society Entomologic Francese* 15: 659-680.

Kreger-Van Rij, N. J. W. (ed.) 1984. *The yeasts: a taxonomic study* 3rd ed. Elsevier Science Publishers B. V. Amsterdam.

Lachance, M.-A. & Starmer, W. T. 1986. The community concept and the problem of non-trivial characterization of yeast communities. *Coenoses* 1: 21-28.

Miller, M. W. & Phaff, H. J. 1962. Successive microbial populations in *Climyrnia* figs. *Applied Microbiology* 10: 394-400.

Morais, P. B.; Hagler, A. N.; Rosa, C. A.; Mendonça-Hagler, L. C. & Klaczko, L. B. 1992a, Yeasts associated with *Drosophila* in tropical forests of Rio de Janeiro, Brazil. *Canadian Journal of Microbiology* 38: 1150-1155.

Morais, P. B.; Rosa, C. A.; Mendonça-Hagler, L. C. & Hagler, A. N. 1992b, Apiculate yeasts with high growth temperatures isolated from *Drosophila* in Rio de Janeiro, RJ, Brazil. *Revista de Microbiologia* 23: 163-166.

Morais, P. B.; Rosa, C. A.; Hagler, A. N. & Mendonça-Hagler, L. C. 1994. Yeast communities of the cactus *Pilosocereus arrabidae* as resources for larval and adult stages of *Drosophila serido. Antonie van Leeuwenhoek* 66: 313-317.

Morais, P. B.; Rosa, C. A.; Hagler, A. N. & Mendonça-Hagler, A. N. 1995a, Yeast communities as descriptors of habitat use by *the Drosophila fasciola* subgroup (*repleta* group) in Atlantic rain forests. *Oecologia* 104: 45-51.

Morais, P. B.; Martins, M. B.; Klaczko, L. B.; Mendonça-Hagler, L. C. & Hagler, A. N. 1995b, Yeast succession in the Amazon fruit *Parahancornia amapa* as resource partitioning among *Drosophila* spp.. *Applied and Environmental Microbiology* 61: 4251-4257.

Morais, P. B.; Rosa, C. A.; Abranches, J.; Mendonça-Hagler, L. C. & Hagler, A. N. 1996. Yeasts vectored by *Drosophila quadrum* (*Calloptera* group) in tropical rain forests. *Revista de Microbiologia* 27: 87-91.

Phaff, H. J. 1990. Specific habitats of yeasts and their isolation. *USFCC Newsletter* 18: 11-12.

Phaff, H. J. & Knapp, E. P. 1956. The taxonomy of yeasts found in exudates of certain trees and other natural beeding sites of some species *of Drosophila. Antonie van Leeuwenhoek* 22: 117-130.

Phaff, H. J. & Miller. M. W. 1961. A specific microflora associated with the fig wasp *Blastophaga psenes* Linnaeus. *Journal of Insect Pathology* 3: 233-243.

Phaff, H. J.; Miller, M. W.; Recca, J. A.; Shifrine, M. & Mrak, E. M. 1956a, Studies on the ecology of *Drosphila* in the Yosemite region of California. II. Yeasts found in the alimentary canal of *Drosophila. Ecology* 37: 533-538.

Phaff, H. J.; Miller, M. W. & Shifrine, M. 1956b, The taxonomy of yeasts isolated from *Drosophila* in the Yosemite region of California. *Antonie van Leeuwenhoek* 22: 145-161.

Phaff, H. J. & Starmer, W. T. 1987. Yeasts associated with plants, insects and soils. *In* A. H. Rose & J. S. Harrison (eds.), *The yeasts, vol.* 1. *Biology of yeasts*. Academic Press, New York. p. 123-180.

Pignal, M. C. & Lachaise, D. 1979. Les levures des Drosophilides de savane d'Afrique intertropicale (savane de Lamto - Côte d'Ivoire). *Mycopathologia* 68: 155-165.

Rosa, C. A.; Hagler, A. N.; Mendonça-Hagler, L. C.; Morais, P. B.; Gomes, N. C. M. & Monteiro, R. F. 1992. *Clavispora opuntiae* and other yeasts associated with the moth *Sigelgaita* sp. in the cactus *Pilosocereus arrabidae* of Rio de Janeiro, Brazil. *Antonie van Leeuwenhoek* 62: 267-272.

Rosa, C. A.; Morais, P. B.; Hagler, A. N.; Mendonça-Hagler, L. C. & Monteiro, R. F. 1994. Yeast communities of the cactus *Pilosocereus arrabidae* and

associated insects in Sandy Coastal Plains in Southeastern Brazil. *Antonie van Leeuwenhoek* 65: 55-62.

Ruiz, A.; Fontdevilla, A. & Wasserman, M. 1982. The evolutionary history of *D. buzzatii* III. Cytogenetic relationships between to sibling species of the *buzzatii* cluster. *Genetics* 101: 503-518.

Sang, J. H. 1978. The nutritional requirements of *Drosophila*. *In* M. Ashburner & T. R. F. Wright (eds.), *The genetics and Biology of* Drosophila, vol.2. Academic Press, London. p. 159-192.

Sene, F. M.; Paganelli, C. H. M.; Pedroso, L. G. Garcia, E.; Palombo, C. R. 1977. Local natural de criação de *Drosophila onca* Dobzhansky and Pavan 1943. *Ciência e Cultura* 29 (suppl.): 716.

Sene, F. M.; Pereira, M. A. Q. R. & Vilela, C. R. 1982. Evolutionary aspects of the cactus breeding *Drosophila* species in South America. In J. S. F. Barker & W. T. Starmer (eds.), *Ecological genetics and evolution: the cactus-yeast-*Drosophila *model system*, Academic Press, Sydney. p. 97-106.

Sene, F. M.; Pereira, M. A. Q. R. & Vilela, C. R. 1988. Constrasting patterns of differentiation inferred from traditional genetic markers and the process of speciation. *Pacific Science* 42: 81-88.

Shorrocks, B.; Atkinson, W. D. & Charlesworth, P. 1979. Competition on a divided and ephemeral resource. *Journal of Animal Ecology* 48: 899-908.

Starmer, W. T. 1981. A comparison of *Drosophila* habitats according to the physiological attributes of the associated yeast communities. *Evolution* 35: 35-53.

Starmer, W. T. & Fogleman, J. C. 1986. Coadaptation of *Drosophila* and yeasts in their natural habitat. *Journal of Chemical Ecology* 12: 1037-1055.

Starmer, W. T.; Kircher, H. W. & Phaff, H. J. 1980. Evolution and speciation of host plant specific yeasts. *Evolution* 34: 137-146.

Starmer, W. T.; Phaff, H. J.; Miranda, M.; Miller, W. B. & Heed, W. B. 1982. The yeast flora associated with the decaying stems of columnar cactus and *Drosophila* in North America. *Evolutionary Biology* 14: 269-295.

Starmer, W. T.; Phaff, H. J.; Bowles, J. M. & Lachance, M.-A. 1988. Yeasts vectored by insects feeding on decaying saguaro cactus. *Southewestern Naturalist* 33: 362-363.

Starmer, W. T.; Lachance, M.-A.; Phaff, H. J. & Heed, W. B. 1990. The biogeography of yeasts associated with decaying cactus tissue in North America, the Caribbean, and Northern Venezuela. *Evolutionary Biology* 24: 253-296.

Tidon, R. & Sene, F. M. 1988. A trap that retains and keep *Drosophila* alive. *Drosophila Information Service (DIS)* 67: 89.

Vilela, C. R.; Pereira, M. A. Q. R. & Sene, F. M. 1982. Preliminary data of the geographical distribution of *Drosophila* species within morphoclimatic domains in Brazil. II. The *repleta* group. *Ciência e Cultura* 35: 666-70.

Wasserman, M. 1982. Evolutionary speciation in selected species groups: the *repleta* species group. In M. Ashburner, H. L. Carson & J. N. Thompson (eds.), *The genetics and biology of* Drosophila, vol. 3. academic Press, New York.

Endereço

PAULA B. MORAIS
Laboratório de Microbiologia e Bioremediação
Fundação Universidade do Tocantins
Palmas - Tocantins.

CARLOS A. ROSA
Departamento de Microbiologia
ICB Universidade Federal de Minas Gerais,
C.P. 486. Belo Horizonte-MG - 31270-901.
e-mail: carlrosa@mono.icb.ufmg.br