

Levantamento dos gêneros, flutuação das colônias e hábitos de nidificação de vespas sociais (HYMENOPTERA, VESPIDAE) no Campus da UFJF, Juiz de Fora, MG.

Maria Augusta Pereira Lima¹
Janaina Rosa de Lima¹
Fábio Prezoto²

SURVEY OF THE GENUS, SEASONAL FLUCTUATION OF THE COLONIES AND SITES OF FOUNDATION OF SOCIAL WASPS (HYMENOPTERA, VESPIDAE) IN THE CAMPUS OF UFJF, JUIZ DE FORA, MG.

ABSTRACT: From September 1998 to September 1999, four censuses were carried out to get information about the number of colonies of paper wasps, their float and kind of substratum used in the "campus" of Universidade Federal de Juiz de Fora, in Juiz de Fora town, MG. Five genus were found in the campus: 65,25% belongs to *Mischocyttarus* genus, 23,72% to *Polistes*, 7,73% to *Protopolybia*, 3,13% to *Polybia* and 0,17% to *Protonectarina*, with an average of 287,75 active colonies. The number of wasps's colonies was more abundant during the hot and

¹ Acadêmicos do curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora.

² Depto. de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Juiz de Fora, Campus Universitário Martelos, Juiz de Fora, MG, Cep. 36.036-330. Email: fprezoto@icb.ufjf.br

damps seasons (From September 1998 till the middle of March 1999), suffering a big reduction during the cold and dry season (April 1999 to September 1999). *Mischocyttarus*, *Polistes* and *Polybia* demonstrated a higher level of synanthropy than *Protopolybia* and *Protonectarina*, that presented foundations only on vegetation. *Polybia* presented a great reduction in the number of colonies, due mainly to anthropic action and parasitic infestation by Tachinidae.

KEY-WORDS: Social wasps, nesting, season, substratum, Synanthropism.

INTRODUÇÃO

Os insetos são o mais numeroso grupo de animais da biosfera, com cerca de 900 mil espécies descritas, podendo ser classificados de acordo com suas relações com o homem, como insetos úteis e nocivos (GARCIA, 1999). Desta forma, a coleta e a identificação de espécimes de uma determinada região, representam uma etapa importante na aquisição de conhecimentos, uma vez que fornecem informações para estudos mais amplos sobre as características ecológicas desse ambiente.

Dentre os insetos, as vespas ou marimbondos, pertencentes à ordem Hymenoptera, desempenham uma valiosa função na agricultura, como agentes no controle biológico de um grande número de pragas de culturas (MARQUES, 1996), além de representarem um grupo importante para o estudo da evolução do comportamento social (EVANS & WEST-EBERHARD, 1970; WILSON, 1971 e 1975).

Apesar da importância das vespas sociais, a literatura nacional registra poucos trabalhos recentes dedicados ao levantamento e identificação de espécies (RODRIGUES & MACHADO, 1982; LORENZATO, 1985; RAW, 1988, 1992, 1998a,b; MARQUES, 1989; HENRIQUES *et al.*, 1992; MARQUES *et al.*, 1993; DINIZ & KITAYAMA, 1994; ROCHA *et al.*, 1994; SANTOS, 1996 e SANTOS & FERREIRA, 1997). Estudos sobre as interações das vespas sociais no meio urbano tanto no Brasil,

como no exterior são ainda mais escassos (REED & VINSON, 1979; FOWLER, 1983; MARQUES & CARVALHO, 1993 e RAMOS & DINIZ, 1993).

No ambiente natural, os ninhos destes insetos são crípticos e muito bem camuflados, envolvendo fatores como forma, coloração e transparência, características encontradas em folhas de muitas plantas, bem como em troncos ou cavidades naturais (JEANNE, 1991; JEANNE & MORGAN, 1992 e WENZEL & CARPENTER, 1994). Já em áreas urbanas, muitas espécies de vespas sociais demonstram um alto grau de sinantropia, sendo frequentes junto às edificações humanas, podendo alcançar um grande desenvolvimento e, desta forma, permanecer por muitos anos, apesar da interação humana (FOWLER, 1983).

Desta forma, o objetivo deste trabalho foi levantar os gêneros de vespas sociais existentes no campus da Universidade Federal de Juiz de Fora, o número de colônias, sua flutuação e os tipos de substratos preferidos para nidificação.

MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi conduzido no Campus da Universidade Federal de Juiz de Fora (lat. 21° 46' S e long. 43° 21' W, altitude de 678 metros), no Município de Juiz de Fora, Estado de Minas Gerais, localizado na Região denominada como Zona da Mata Mineira, com clima do tipo tropical de altitude.

Durante o período de um ano, de setembro de 1998 a setembro de 1999, foram realizados quatro censos por toda a área do campus da UFJF (1.325.811 m², com exceção das áreas de florestas), duas vistorias compreendidas entre os meses de setembro de 1998 a março de 1999 (estação quente e úmida) e duas entre abril a setembro de 1999 (estação fria e seca).

Em cada censo, foram analisadas cuidadosamente todas as edificações presentes no campus, bem como a vegetação adjacente (jardins e alamedas) a estas construções, numa área total de 85.597,17 m². As informações sobre os gêneros, número de colônias e tipos de substratos utilizados, foram tomadas à medida em que os ninhos eram encontrados. Quando necessário foram coletados alguns espécimens para que se

pudesse realizar a identificação do gênero, os quais foram incorporados à coleção do Departamento de Zoologia da UFJF.

Os tipos de substratos utilizados pelos diferentes gêneros foram agrupados nas seguintes categorias: construção (paredes, estruturas de cimento e telhas); estruturas metálicas (ferro de construções, pregos, parafusos e suporte de lâmpadas); materiais sintéticos (plásticos, borrachas, vidros); madeiras (estruturas de alvenaria) e vegetação (todas as plantas onde foram encontrados ninhos).

Os dados foram correlacionados com a variação climática mensal (temperatura média do ar, umidade relativa média e precipitação), obtida junto à Estação Climatológica Principal de Juiz de Fora (nº 83692), (Anexo I).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Durante o período de setembro de 1998 a setembro de 1999, encontrou-se uma média de 287,75 (164 – 360) colônias ativas de vespas sociais, no campus da UFJF. Deste total, 65,25% pertencentes ao gênero *Mischocyttarus*, 23,72% para *Polistes*, 7,73% para *Protopolybia*, 3,13% para *Polybia* e 0,17% para *Protonectarina* (Tabela 1).

Em trabalhos semelhantes, o número de gêneros de ves-

Tabela 1 - Número de colônias de vespas sociais dos cinco gêneros encontrados no campus da UFJF a cada censo e sua média durante o período do trabalho

Gêneros Encontrados	1º Censo Set/Out /Nov 1998	2º Censo Dez/Jan /Fev 1998/1999	3º Censo Mar/Abr /Mai 1999	4º Censo Jun/Jul/ Ago/Set 1999	Número Médio Total
<i>Mischocyttarus</i>	181	255	196	119	87,75
<i>Polistes</i>	130	72	47	24	68,25
<i>Protopolybia</i>	33	16	24	16	22,25
<i>Polybia</i>	16	7	9	4	9
<i>Protonectarina</i>	1	-	-	1	0,5
Total	360	350	276	164	287,75

pas sociais encontrados é bastante variável. RODRIGUES & MACHADO (1982), ao estudarem as vespas sociais presentes no horto florestal "Navarro de Andrade" no município de Rio Claro, SP, encontraram 10 gêneros. HENRIQUES *et al.* (1992), encontraram 4 gêneros de vespas sociais nidificando na vegetação de cerrado, na região do Brasil central. Já MARQUES *et al.* (1993), também registraram a presença de 10 gêneros de vespas sociais ocorrendo no município de Cruz das Almas, BA. SANTOS (1996), realizou um levantamento das vespas sociais presentes em pomares no município de Goiânia, GO, com auxílio de armadilhas e registrou a ocorrência de cinco gêneros. Mais recentemente, RAW (1998b), estudou a densidade e a biomassa de vespas sociais do vale "Cabeça de Veado" no município de Brasília, DF, onde encontrou oito gêneros. Desta forma, ambientes degradados como agrossistemas e principalmente o meio urbano, demonstram uma baixa diversidade de espécies, se comparados com áreas naturais e reflorestadas.

Embora durante todo o período do trabalho, fossem encontradas colônias dos gêneros *Mischocyttarus*, *Polistes*, *Protopolybia* e *Polybia*, em todas as fases de desenvolvimento (fundação, pós-emergência e declínio), comprovando uma assincronia de ciclo de desenvolvimento, já bem descrito na literatura para estes gêneros (WEST-EBERHARD, 1969; GOBBI & ZUCCHI, 1980; SIMÕES & MECI, 1983; GOBBI, 1984; SIMÕES *et al.*, 1985; GOBBI & SIMÕES, 1988; GIANNOTTI, 1992 e 1998; MARQUES *et al.*, 1992 e GIANNOTTI & MACHADO, 1994), a flutuação do número de colônias dos cinco gêneros de vespas sociais encontrados foi muito semelhante, seguindo um padrão de maior abundância de colônias durante a estação quente e úmida (de setembro de 1998 até meados de março de 1999), seguida de uma grande redução deste número na estação fria e seca (do final de março de 1999 até o início de setembro de 1999) (Figura 1).

Pode-se reconhecer dois grupos de vespas sociais, as vespas de fundação independente (*Mischocyttarus* e *Polistes*), que apresentam um acentuado conflito por dominância, durante a fase de fundação, que pode se estender até a emergência das primeiras operárias, resultando em uma grande diminuição no número de colônias fundadas após o estabelecimento de uma hierarquia (WEST-EBERHARD, 1969; JEANNE,

1972; REEVE, 1991 e TANNURE & NASCIMENTO, 1999), podendo algumas vezes ocorrer uma usurpação de ninhos de espécies diferentes (GIANNOTTI, 1995 e PREZOTO & NASCIMENTO, 1999). As vespas do segundo grupo fundam por enxameamento (*Protopolybia*, *Polybia* e *Protonectarina*), apresentam uma organização social bem definida, com presença de castas (rainhas e operárias), que leva o enxame a construir seu ninho em um curto espaço de tempo, além de apresentarem um envelope que auxilia na proteção do mesmo (RICHARDS & RICHARDS, 1951; JEANNE, 1980; RODRIGUES *et al.*, 1981). No presente estudo registrou-se uma diminuição acentuada de ninhos do gênero *Polybia*, durante os meses de dezembro de 1998 a fevereiro de 1999, e o mesmo se repetindo para os meses de junho a setembro de 1999. A maior parte desta redução se deve ao fato da ação antrópica sobre esses ninhos, que são muito maiores e portanto mais visíveis e “ameaçadores”, provocando sua destruição, embora também tenha sido registrado a ocorrência de parasitismo por moscas (Tachinidae) em dois ninhos bem desenvolvidos, levando-os ao declínio. GOBBI (1984), estudando o ciclo básico de colô-

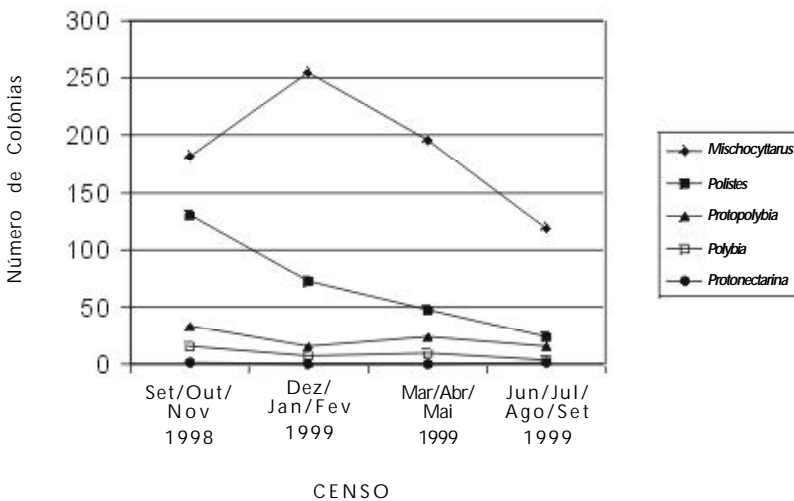


Figura 1: Flutuação do número de colônias de vespas sociais de cada gênero encontrado no campus da UFJF, durante os quatro censos realizados no período de observação (setembro de 1998 a setembro de 1999).

nias de *Polybia paulista* e *Polybia occidentalis occidentalis* em uma área natural, encontrou que as maiores causadoras de destruição dos ninhos para ambas as espécies são atividades humanas e as chuvas.

Com relação ao tipo de substratos utilizados para nidificação, pode-se afirmar que os gêneros *Mischocyttarus*, *Polistes* e *Polybia*, construíram seus ninhos preferencialmente associados à construções humanas (64,0%; 56,27% e 51,35%, respectivamente), demonstrando-se assim, muito mais eussinantrópicos do que *Protopolybia* e *Protonectarina*, que nidificaram exclusivamente em vegetações próximas à estas edificações (Tabela 2). Estes dados conferem com os encontrados por MARQUES & CARVALHO (1993), para os mesmos gêneros que também ocorrem no município de Cruz das Almas, BA.

O fato das vespas sociais construírem seus ninhos associados a construções humanas, confere aos mesmos uma maior chance de sucesso, uma vez que no ambiente urbano, ocorre uma grande redução da pressão de predação, bem como uma maior oferta de ambientes para construção de ninhos em segurança das intempéries climáticas (FOWLER, 1983 e RAMOS & DINIZ, 1993).

Desta forma, fazem-se necessários mais estudos para uma maior compreensão deste processo de associação das vespas sociais com o ambiente urbano, bem como para um melhor relacionamento entre homens e animais.

Tabela 2 - Porcentagem das categorias de substratos utilizados pelos cinco gêneros de vespas sociais encontrados no campus da UFJF durante o período de setembro de 1998 a setembro de 1999

Gêneros Encontrados	Categorias de Substratos Utilizados				
	Construção	Estruturas Metálicas	Materiais Sintéticos	Madeiras	Vegetação
<i>Mischocyttarus</i>	64,0%	31,86%	1,47%	0,67%	2,0%
<i>Polistes</i>	56,27%	35,84%	3,95%	0,36%	3,58%
<i>Protopolybia</i>	-	-	-	-	100,0%
<i>Polybia</i>	51,35%	29,73%	-	-	18,92%
<i>Protonectarina</i>	-	-	-	-	100,0%

ANEXO I

Dados climatológicos mensais do município de Juiz de Fora, estado de Minas Gerais, no período de setembro de 1998 a setembro de 1999.

Dados Climatológicos			
Mês/Ano	Temperatura média do ar em °C	Umidade relativa média em %	Precipitação em mm
Setembro 1998	18.9	83	21.1
Outubro 1998	18.4	86	192.3
Novembro 1998	18.2	89	205.5
Dezembro 1998	21.4	84	192.8
Janeiro 1999	22.3	80	333.8
Fevereiro 1999	22.3	80	152.8
Março 1999	21.0	86	215.4
Abril 1999	19.0	84	66.2
Mai 1999	16.7	78	4.0
Junho 1999	16.1	84	3.4
Julho 1999	15.8	83	20.1
Agosto 1999	16.3	69	7.9
Setembro 1999	18.3	67	34.8

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Professor Fábio Santos Nascimento e a aluna Franciellen Nepomuceno, pela ajuda na fase inicial deste trabalho. Ao Professor Doutor Edilberto Giannotti, pelo auxílio na identificação dos espécimens e ao Coordenador do Laboratório de Climatologia do Departamento de Geociências da UFJF, o Professor Luiz Fernando Soares de Castro, pelos dados climatológicos cedidos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- DINIZ, I.R. & K. KITAYAMA. 1994. Colony densities and preferences for nest habitats of some social wasps in Mato Grosso state, Brazil (Hymenoptera, Vespidae). **Jour. Hymen. Res.**, **3**: 133-143.
- EVANS, H.E. & M.J. WEST-EBERHARD. 1970. **The wasps**. Ann. Arbor: Univ. of Michigan, 265p.
- FOWLER, H.G. 1983. Human effects on nest survivorship of urban synanthropic wasps. **Urban Ecol.**, **7**: 137-143.
- GARCIA, F.R.M. 1999. **Zoologia agrícola: manejo ecológico de pragas**. Porto Alegre, Ed. Rígel, 248p.
- GIANNOTTI, E. 1992. **Aspectos biológicos e etológicos da vespa social neotropical *Polistes (Aphanilopterus) lanio lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera; Vespidae)**. Tese de Doutorado, UNESP, Rio Claro. 212p.
- GIANNOTTI, E. 1995. Notes on an occurrence of interspecific; facultative temporary social parasitism between two species of *Polistes* from Brasil (Hymenoptera, Vespidae). **Revta. bras. Ent.**, **39**(4): 787-791.
- GIANNOTTI, E. 1998. The colony cycle of the social wasp, *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae). **Revta bras. Ent.**, **41**(2-4): 217-224.
- GIANNOTTI, E. & V.L.L. MACHADO. 1994. The seasonal variation of brood stages duration of *Polistes lanio* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera, Vespidae). **Naturalia**, **19**: 97-102.
- GOBBI, N. 1984. Contribuição ao estudo do ciclo básico de espécies do gênero *Polybia*, com especial referência à *Polybia (Myrapetra) paulista* (Ihering, 1896), e *Polybia occidentalis occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). **Revta bras. Entomol.**, **28**(4): 451-457.
- GOBBI, N. & D. SIMÕES. 1988. Contribuição ao entendimento do ciclo básico de colônias de *Mischocyttarus (Monocyttarus) cassununga* Von Ihering, 1903 (Hymenoptera, Vespidae). **An. Soc. Ent. Brasil**, **17**(2): 421-436.
- GOBBI, N. & R. ZUCCHI. 1980. On the ecology of *Polistes versicolor versicolor* (Olivier) in Southern Brazil

- (Hymenoptera, Vespidae, Polistini). I. Phenological account. **Naturalia**, **5**: 97-104.
- HENRIQUES, R.P.B.; I.R.D. ROCHA & K. KITAYAMA. 1992. Nest density of some social wasp species in cerrado vegetation of Central Brazil (Hymenoptera, Vespidae). **Entomol. Gener.**, **17**(4): 265-268.
- JEANNE, R.L. 1972. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bull. Mus. Comp. Zool.**, **144**(3): 63-150.
- JEANNE, R.L. 1980. Evolution of social behavior in the Vespidae. **Ann. Rev. Entomol.**, **25**: 371-396.
- JEANNE, R.L. 1991. The swarm-founding Polistine. In: K.G. ROSS & R.W. MATHEWS (ed.) **The social biology of wasps**. Itaca: Comstock, pp.191-231.
- JEANNE, R.L. & R.C. MORGAN. 1992. The influence of temperature on nest size, choice and reproductive strategy in temperate zone *Polistes* wasp. **Ecol. Entomol.**, **17**: 135-141.
- LORENZATO, D. 1985. Ocorrência e flutuação populacional de abelhas e vespas em pomares de macieiras (*Malus domestica* Bork) e pessegueiros (*Punus persica* Sieb. & Zucc.) no Alto Vale do Rio do Peixe, SC, e eficiência de atrativos alimentares sobre esses himenópteros. **Agronomica Sulriograndense**, **21**(1): 87-109.
- MARQUES, O.M. 1989. **Vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae): em Cruz das Almas – Bahia: levantamento, hábitos de nidificação e alimentares**. Dissertação de Mestrado. Escola de Agronomia/UFBA. 67p.
- MARQUES, O.M. 1996. Vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae): características e importância em agrossistemas. **Insecta**, **5**(2): 18-39.
- MARQUES, O.M. & C.A.L. CARVALHO. 1993. Hábitos de nidificação de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae) no município de Cruz das Almas - Bahia. **Insecta**, **2**(2): 23-40.
- MARQUES, O.M.; C.A.L. CARVALHO & J.M. COSTA. 1992. Fenologia de *Polistes canadensis canadensis* (L., 1758) (Hymenoptera, Vespidae) em Cruz das Almas - Bahia. **Insecta**, **1**(1): 1-8.
- MARQUES, O.M.; C.A.L. CARVALHO & J.M. COSTA. 1993.

- Levantamento das espécies de vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae) no município de Cruz das Almas - Estado da Bahia. **Insecta**, **2**(1): 1-9.
- PREZOTO, F. & F.S. NASCIMENTO. 1999. Nota sobre a ocorrência de usurpação de um ninho de *Mischocyttarus cassununga* por *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae). **Revta. Etologia**, **1**(1): 69-71.
- RAMOS, F.A. & I.R. DINIZ. 1993. Seasonal cycles, survivorship and grown of colonies of *Polistes versicolor* (Hymenoptera - Vespidae) in the urban area of Brasília - Brazil. **The Entomologist**, **112**(3/4): 191-200.
- RAW, A. 1988. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) and insect pests of crops of the Surui and Cinta Larga indians in Rondônia, Brazil. **Entomologist** **107**: 104-109.
- RAW, A. 1992. The forest: savanna margin and habitat selection by Brazilian social wasps (Hymenoptera, Vespidae), p. 499-511. In: P.A. FURLEY, J.A. RATTER & J. PROCTOR (eds.). **The nature and dynamics of the Forest-savanna boundary**. London, Chapman & Hall, 671p.
- RAW, A. 1998a. Social wasps (Hymenoptera, Vespidae) of the Ilha de Maracá, p. 311-325. In: J.A. RATTER & W. MILLIKEN (eds.). **Maracá. The biodiversity and environment of an Amazonian Rainforest**. Chichester, John Wiley & Sons, 508p.
- RAW, A. 1998b. Population densities and biomass of neotropical social wasps (Hymenoptera, Vespidae) related to colony size, hunting range and wasp size. **Revta bras. Zool.** **15**(3): 815-822.
- REED, H.C. & S.B. VINSON. 1979. Nesting ecology of paper wasps (*Polistes*) in a Texas urban area (Hymenoptera, Vespidae). **J. Kansas Entomol. Soc.**, **52**: 673-689.
- REEVE, H.K. 1991. *Polistes*. p. 99-148. In: ROSS, K.G. & R.W. MATTHEWS (ed.), **The social biology of wasps**. New York: Comstock/Cornell University Press, 678p.
- RICHARDS, O.W. 1978. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London: British Museum (Natural History). 580 p.
- RICHARDS, O.W. & M.J. RICHARDS. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). **Trans. R. Ent. Soc. Lond.**, v. 102, p. 1-170.

- ROCHA, I.R.D.; R.B. CAVALCANTI; J.S. MARINHO FILHO; A.B. ARAÚJO & K. KITAYAMA. 1994. Fauna do Distrito Federal. p. 405-431. *In*: M.N. PINTO (Org.). **Cerrado**. 2.ed. Brasília, Ed. UNB. 681p.
- RODRIGUES, V.M. & V.L.L. MACHADO. 1982. Vespídeos sociais: espécies do horto florestal "Navarro de Andrade" de Rio Claro, SP. **Naturalia**, **7**:173-175.
- RODRIGUES, V.M.; B.B. SANTOS & C.A.T. LUCCA. 1981. Vespídeos sociais: estudo de colônias de *Polybia (Trichothorax) chrysothorax* (Lichtenstein) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Polybiini). **Revta. bras. Ent.**, **25**(2): 149-253.
- SANTOS, B.B. 1996. Ocorrência de vespídeos sociais (Hymenoptera, Vespidae) em pomar em Goiânia, Goiás, Brasil. **Agrárias**, **15**(1): 43-46.
- SANTOS, B.B. & M.J.M. FERREIRA. 1997. Flutuação populacional de alguns vespídeos sociais (Hymenoptera - Vespidae) em pomar de Goiânia - GO, Brasil. **Revta. Agricultura**, **72**(3): 295-304.
- SIMÕES, D. & M.R. MECCHI. 1983. Estudo sobre a fenologia de *Polybia (Myrapetra) paulista* Ihering, 1896 (Hymenoptera, Vespidae). **Naturalia**, **8**: 185-191.
- SIMÕES, D.; N. GOBBI & B.R. BATARCE. 1985. Mudanças sazonais na estrutura populacional em colônias de 3 espécies do gênero *Mischocyttarus*. **Naturalia**, **10**: 89-105.
- TANNURE, I.C. & F.S. NASCIMENTO. 1999. Influência do conflito de dominância entre fundadoras em colônias de vespas sociais pertencentes ao gênero *Polistes* (Hymenoptera, Vespidae). **Rev. bras. de Zociências**, **1**(1): 31-40.
- WENZEL, J.W. & J.M. CARPENTER. 1994. Comparing methods, adaptative traits and tests of adaptation. P. 79-101. *In*: P. EGGLETON & R. VANE-WRIGHT (eds.) **Phylogenetics and ecology**. London, Academic Press. 616p.
- WEST-EBEHARD, M.J. 1969. The social biology of Polistine wasps. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.**, **140**: 1-101.
- WILSON, E.O. 1971. **The insect societies**. Cambridge: The Belknap, 548p.
- WILSON, E.O. 1975. **Sociobiology: the new synthesis**. Cambridge: The Belknap, 697p.