

**LA PRIMATOLOGIA DE CAMPO EN MEXICO:
ECOLOGIA Y COMPORTAMIENTO DE LOS PRIMATES
MEXICANOS (*Alouatta palliata* y *Ateles Geoffroyi*)
EN LAS SELVAS HUMEDAS DEL SURESTE DE MEXICO**

Alejandro Estrada*

Introducción

La Primatología de Campo es en México una disciplina de reciente aparición y desarrollo. Fue originada a partir de una serie de estudios entre los años 1974-1976 por nuestro grupo de investigación, en una colonia de macacos asiáticos existiendo bajo condiciones de libertad en una isla en la Laguna de Catemaco, Veracruz. El énfasis de estos trabajos fué en el estudio del comportamiento social y en su dinámica. (Estrada y Estrada, 1976; Estrada et. al., 1977; Estrada, 1972, 1978).

Nuestra presencia en el sureste de México durante esos años, dió lugar a sondeos preliminares acerca de la existencia de poblaciones nativas de primates en las selvas del sureste y de las posibilidades de acceso a ellas para estudio. Finalmente, a fines de 1976 se encontró el lugar idóneo para estudiar los primates mexicanos en la reserva biológica que la UNAM mantiene en la zona de "Los Tuxtlas".

El enfoque de estos estudios —tanto el de los macacos como los seguidos durante los últimos cinco años con los primates de las selvas del sureste— es netamente zoológico. Sin embargo, la información recabada en los últimos 20 años sobre el comportamiento de los primates no humanos, en todo el mun-

* Estación de Biología "Los Tuxtlas" Instituto de Biología UNAM, México.

do, ha sido útil para los antropólogos físicos interesados en la reconstrucción de la evolución del comportamiento humano (Estrada, 1972, 1977).

En un principio los estudios de campo de los primates se abocaron al comportamiento de primates viviendo en las sabanas africanas ya que se pensó que esta situación era análoga en general a aquella en que los homínidos evolucionaron. Sin embargo, los proto-homínidos no surgieron de las sabanas sino que gradualmente penetraron en ellas provenientes del bosque tropical, trayendo muchos millones de años de adaptaciones a las condiciones de la selva. Esto significa que sería importante considerar las presiones ecológicas bajo las que viven los primates no humanos en la selva tropical para entender las fases más tempranas en la evolución del hombre.

Conservación de la selva

En las últimas décadas, las selvas del trópico cálido-húmedo de México y del resto del mundo están desapareciendo con una rapidez alarmante. Esto se debe, directa o indirectamente, al aumento demográfico y a su creciente demanda por el uso intensivo y extensivo de las tierras tropicales. Generalmente éste se traduce en sistemas de manejo forestal y agropecuario que eliminan casi la totalidad de la diversidad biológica de las selvas, dando lugar a situaciones bióticas y físicas que impiden el reestablecimiento de la comunidad original.

Miles de especies están destinadas a la extinción bajo la carencia actual de políticas y conocimientos biológicos precisos que fomenten programas que aseguren su supervivencia; esto también podría significar la pérdida definitiva de las comunidades biológicas terrestres más complejas y ricas en recursos bióticos del mundo: las selvas del trópico húmedo.

Los primates mexicanos

En México la selva húmedo-tropical puede encontrarse en las partes del sureste del país, en los estados de Veracruz, Tabasco, Campeche y Chiapas. Dentro de su rica fauna existen dos especies nativas de primates, "el mono araña" (*Ateles geoffroyi*) y "el mono aullador" (*Alouatta palliata*). Ambos primates son, debido a su gran talla y comportamiento, los

mamíferos arborícolas más evidentes en las regiones de selva que aún se conservan en México.

Ambas especies están en peligro de desaparecer debido a la cacería y deforestación incontrolada y están incluidas en la lista de especies en peligro de extinción de la Asociación Mundial para la Conservación de la Fauna (WWF). Ninguna había sido estudiada sistemáticamente y se desconocía por completo el papel que juegan en el ecosistema de la selva tropical húmeda, hasta que se inició este programa de investigación.

El Estudio de *Alouatta palliata*

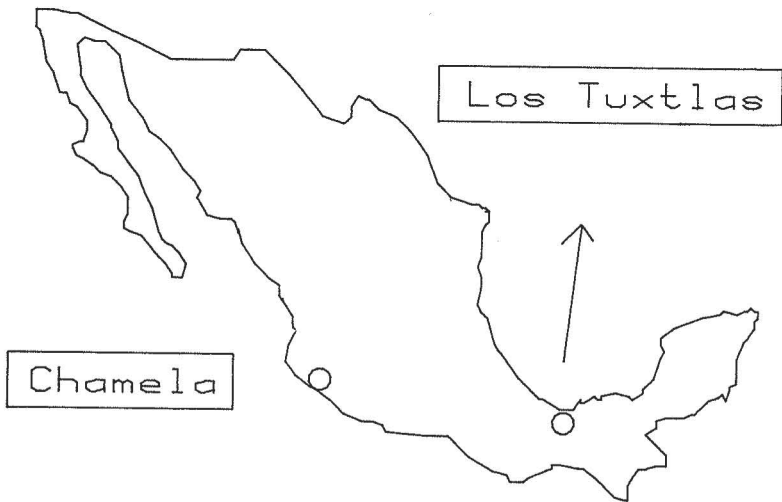
A principios de 1977, en la Estación de Biología "Los Tuxtlas" (Veracruz) del Instituto de Biología de la UNAM, empezamos a estudiar sistemáticamente la ecología y comportamientos de los monos aulladores silvestres (fig. 1). En este centro, la UNAM cuenta con 700 hectáreas de selva que constituyen una reserva biológica en la que se realizan investigaciones sobre diversos aspectos biológicos de la flora y de la fauna y del entorno ambiental físico y biótico de éstos.

Los monos aulladores son más numerosos que los monos araña en el terreno de la Estación, por lo que nuestro estudio se inició con ellos. Estos primates son herbívoros, se congregan en pequeños núcleos sociales permanentes y cada uno de estos grupos ocupa un terreno denominado ámbito hogareño. Derivan su nombre popular de los resonantes bramidos o "aullidos" que emiten los machos adultos para anunciar a los machos de otros grupos vecinos su proximidad. Estos bramidos funcionan como un mecanismo de espaciamiento entre los grupos, evitando así enfrentamientos directos para mantener el monopolio sobre los recursos dentro de su ámbito hogareño.

Uno de nuestros intereses es, en primera instancia, determinar cuáles son los tipos de interacciones que mantienen estos primates con las plantas del ecosistema y, a largo plazo, obtener un conocimiento detallado de la manera en que participan en la dinámica de la selva (fig. 2).

El propósito de este trabajo es presentar un bosquejo general del estudio de la ecología y comportamiento de los monos aulladores de la selva de "Los Tuxtlas" resaltando algunas

INSTITUTO DE BIOLOGIA-UNAM



ESTACIONES DE CAMPO

Fig. 1: Localización de las estaciones de campo del Instituto de Biología de la UNAM.

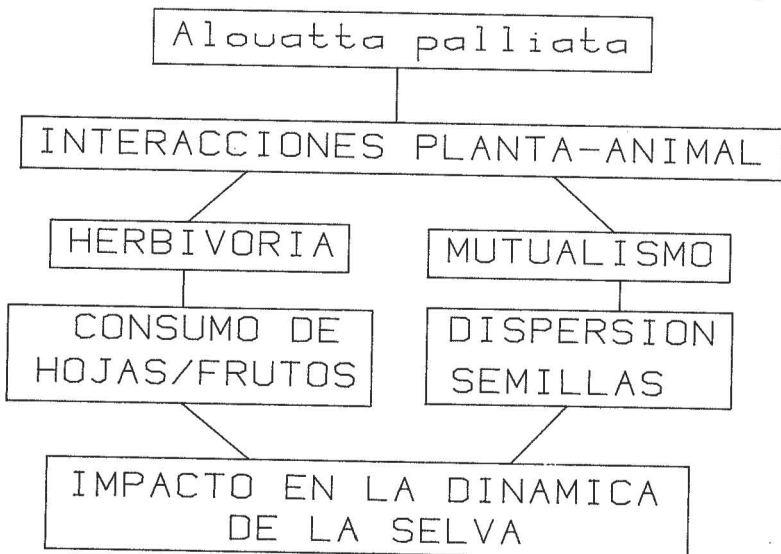


Fig. 2: Enfoque teórico de la investigación sobre ecología y comportamiento de *A. palliata*.

de las interacciones más sobresalientes de estos primates con las plantas que les sirven de sustrato y alimento.

La estructura de la investigación

Los monos aulladores son consumidores de un grupo particular de plantas, es decir, consumidores primarios en el ecosistema. Esto determina que como primer paso en el estudio de su ecología y comportamiento se investiguen sus hábitos de forrajeo y preferencias alimenticias con el objeto de evaluar más tarde, el modo en que su estrategia de forrajeo les permite aprovechar óptimamente los recursos alimenticios disponibles. Esto, evidentemente, requiere la organización de un programa de trabajo que incluye dos fases: una descriptiva, en donde se caracteriza el entorno ambiental de los primates así como sus comportamientos y preferencias. Otra analítica, en donde se determinan las relaciones entre los elementos etológicos y ecológicos descritos y se calibra el valor adaptativo de la conducta (fig. 3).

Las selvas del trópico húmedo se caracterizan por presentar una alta diversidad de especies vegetales, una abundancia en el caso de los árboles, baja (≤ 4 ind/ha) y un patrón estacional, diferente para cada especie, en la producción de hojas, flores y frutos durante el año. Además de esta variación en la abundancia o escasez de las partes de las plantas que son usadas como alimento, existen plantas que, susceptibles de ser depredadas, tienden a desarrollar defensas creando sustancias tóxicas. Los animales, entonces tienden a aprender a seleccionar lo que comen y ya que también, para realizar cualquier proceso vital su tiempo y energía disponibles son limitados, uno de los problemas inmediatos que deben resolver es la provisión del alimento.

Métodos de estudio en el campo

Para determinar lo que hacen los monos, estos son observados directamente en el campo y mes tras mes se obtienen datos sobre su comportamiento y utilización de los recursos vegetales que les sirven de sustrato y alimento. Para conocer las diferentes facetas de su comportamiento durante la observación en la selva se emplean binoculares y grabadoras. Los primates son observados en el momento preciso en que em-

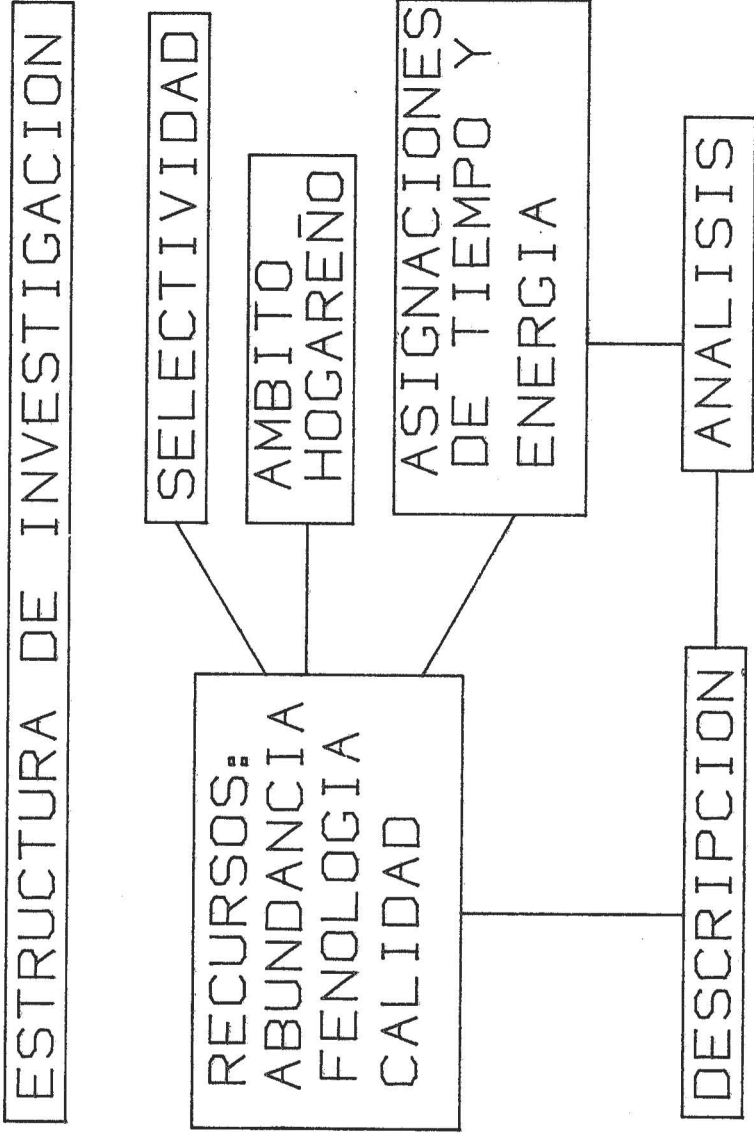


Fig. 3: Diagrama de las fases en la investigación sobre ecología y comportamiento de los primates.

prenden la búsqueda del alimento, por lo que ha sido importante medir las distancias recorridas y el tiempo que invierten en dicha actividad y en otras, como interacciones sociales, sexuales, etc.

Los árboles aprovechados por los aulladores son marcados, medidos, localizados e identificados en mapas y se colectan muestras de sus hojas y frutos que posteriormente son sometidas a análisis químicos para determinar sus propiedades nutritivas y tóxicas.

También se han censado en tres hectáreas de selva todos aquellos árboles de ≥ 10 m. de altura con el objeto de determinar la abundancia relativa de las especies de árboles usados por los primates. Además, se efectúan registros semanales en estas tres hectáreas sobre la presencia, en los árboles, de hojas, frutos y flores, con el propósito de determinar la periodicidad con la que los árboles producen las partes que los primates usan como alimento.

El tamaño del ámbito hogareño de los grupos observados ha sido medido de modo cuantitativo por medio de mapas hechos a partir de fotos aéreas (escala 1:7000). Dichos mapas presentan superpuesta una retícula con cuadrantes de una hectárea en tamaño cada uno. La presencia de los grupos y la duración de su estancia en cada cuadrante es registrada, al ser seguidos en sus movimientos, en cada día de observación; determinándose así el tamaño y uso que los primates hacen de su ámbito hogareño.

Resultados y consideraciones principales

La información recabada a lo largo de casi cinco años, nos indica que los grupos poseen ámbitos hogareños de aproximadamente 60 hectáreas, que están constituidos por unidades sociales permanentes con un promedio de 9.12 individuos (DE 2.23) y que estos primates ocurren a densidades de 23.29 ind/km² (Estrada, 1982).

Desde el punto de vista del comportamiento alimenticio nuestras observaciones indican que los monos aulladores se alimentan de cerca de 36 especies distintas de árboles que pertenecen a 19 familias de plantas (Estrada, 1983).

Dentro de las 36 especies de árboles utilizadas por los primates, sólo ocho de ellas proporcionan las tres cuartas par-

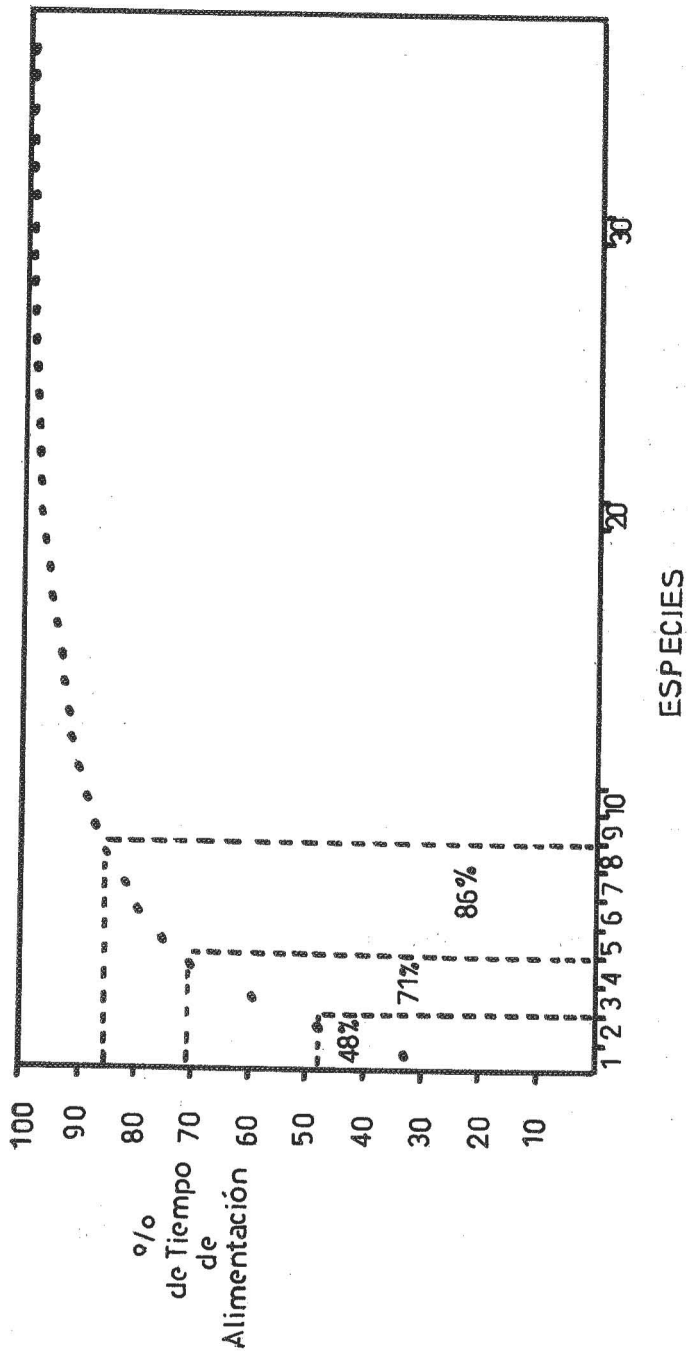


Fig. 4. Porcentaje de tiempo dedicado a la alimentación.

tes de su alimentación durante el año. De las ocho especies, los higos (*Ficus* spp) resaltan por la gran importancia que tienen en su dieta como fuente de succulentas hojas y frutos.

Las especies más importantes en la dieta pertenecen a cuatro importantes familias en la selva de "Los Tuxtlas": *Moraceae*, *Lauraceae*, *Leguminosae* y *Boraginaceae*. Únicamente dos de las especies usadas por los monos aulladores son de las más comunes (> 10 ind/ha) y la mayoría son poco abundantes (< 4 ind/ha).

Los monos aulladores al seleccionar las partes de los árboles que usan como alimento, prefieren las hojas y los frutos, dedicando, al año, una proporción igual de tiempo al consumo de estas partes. Además, muestran una fuerte preferencia por las hojas jóvenes y los frutos maduros, dedicando 34% y 42% respectivamente del tiempo invertido en alimentación. Los análisis químicos han demostrado que estas partes de los árboles tienen un alto porcentaje de nutrimentos, entre los que sobresalen la proteína de las hojas y la energía de los frutos.

Los resultados del censo de la vegetación y de los registros fenológicos nos han indicado que 95% de las especies de árboles usadas como fuente de alimento presentan densidades de cuatro o menos individuos por hectárea y en algunas épocas carecen de hojas jóvenes y/o frutos, por lo que los aulladores se ven presionados y tienen que viajar diariamente de 50 a 100 m.

Sin embargo, la búsqueda del alimento no es al azar ya que al viajar se trasladan por senderos "aéreos" que usan repetidamente dirigiéndose a zonas muy específicas dentro del ámbito hogareño donde se encuentran árboles de las especies preferidas con hojas y frutos.

Esto sugiere la existencia de un conocimiento acumulado acerca de la ubicación en el espacio y disponibilidad en el tiempo del alimento. Dicho conocimiento es probablemente adquirido a través de la experiencia, imitación y observación por los individuos del grupo, existiendo una transmisión de la información, de generación a generación. Nuestras observaciones del comportamiento de estos primates durante cinco años continuos nos señalan que los ámbitos hogareños de los grupos son permanentes y tienden a cambiar poco en extensión y forma a través de los años, lo que sugiere que son áreas de suministro que han sido usadas por varias generaciones.

En temporadas de escasez de hojas jóvenes ricas en proteína,

los aulladores son capaces de consumir follaje maduro que se encuentra constantemente en la selva, siempre verde, de "Los Tuxtlas". Al explotar este tipo de alimento viajan menos y pueden descansar más tiempo, estrategia que les podría permitir emplear la energía sobrante en otras actividades.

Sin embargo, el problema para estos primates folívoro-frugívoros es que la abundancia del alimento representado por las hojas maduras de los árboles es ilusoria ya que éstas no contienen un alto porcentaje de nutrimentos y sí una gran cantidad de fibra, lo que reduce su digestibilidad. Es por esta razón que diariamente se ven obligados a buscar hojas jóvenes de las que obtienen los nutrimentos que necesitan y frutos maduros de los que obtienen energía, en forma de lípidos y carbohidratos, de rápida asimilación. Cuando los monos aulladores no encuentran estos recursos, entonces consumen hojas maduras y pasan más tiempo descansando para conservar energía que es dedicada al lento proceso digestivo de materia vegetal rica en fibra.

Además de seleccionar el alimento por su valor nutritivo y facilidad de digestión, existe otro factor importante, las defensas químicas que las plantas han desarrollado contra sus depredadores, como alcaloides, taninos, terpenos, etc., que repelen al herbívoro por su sabor desagradable o por medio de una acción nociva a nivel fisiológico. En parte los monos aulladores se han adaptado a la presencia de estas sustancias por medio de mecanismos fisiológicos o conductuales.

Fisiológicamente son capaces, aparentemente, de transformar los compuestos tóxicos y excretarlos a través de la orina o las heces fecales. Los análisis químicos han demostrado que, en efecto, las hojas de la mayoría de las plantas que utilizan estos primates contienen concentraciones variadas de compuestos defensivos como alcaloides y taninos sin que ésto les impida utilizarlas. Además, el hecho de que las hojas y frutos que consumen contienen una gran cantidad de agua (entre 60-80% del peso fresco de hojas y frutos) probablemente les permita "lavar" los compuestos nocivos durante el tránsito del alimento por el tracto digestivo.

A nivel conductual, aunque las plantas que seleccionan como fuente de alimento presenta en las hojas compuestos químicos como alcaloides, estos se encuentran en concentraciones bajas o moderadas. Esto contrasta con las plantas no usadas por los monos aulladores donde las concentraciones de

estos compuestos son muy altas. También es importante destacar que los primates desperdician una parte de las hojas y frutos que comen diariamente por lo que inferimos que en caso de toparse con un alimento tóxico, sólo ingerirán una pequeña parte de la sustancia nociva.

Estos datos nos dicen que los monos aulladores, a pesar de vivir en una selva siempre verde como la de "Los Tuxtlas" se enfrentan a varios problemas en la obtención del alimento los que podemos resumir de la siguiente manera: 1) recursos que ocurren en densidades bajas, 2) estacionalidad en la disponibilidad de hojas y de frutos y 3) variaciones en las propiedades químicas del alimento (valor nutritivo-calórico y compuestos tóxicos).

Los monos aulladores se ven presionados por estas características de los recursos que explotan y responden con una serie de comportamientos para adaptarse y sobrevivir, que reflejan una gran flexibilidad conductual. Dichas respuestas son las siguientes: 1) selectividad en la dieta en el tiempo y el espacio, 2) consumo de partes de las plantas de alto rendimiento nutritivo, 3) oportunismo dirigido en el uso de las especies arbóreas exploradas, acoplado a sus fases fenológicas, 4) viajes directos a las fuentes de alimento y 5) agrupaciones permanentes que funcionan como las unidades de información acerca de la ubicación y disponibilidad de los recursos.

En resumen, el estudio de la ecología alimenticia de estos primates señala que en las interacciones con las plantas actúan como depredadores de las partes fotosintéticas y reproductivas de un grupo muy específico de especies arbóreas, participando de este modo en el ciclaje de nutrimentos y energía del ecosistema.

Otra faceta muy interesante de su comportamiento alimenticio lo constituye el consumo de frutos maduros. Estos juegan un papel muy importante en la dieta de estos primates durante el año. Cuando menos 50% de su dieta está constituida por la ingestión de frutos de árboles de diversas especies.

Es un hecho bien documentado que en las selvas tropicales cálido-húmedas la mayoría de las plantas producen frutos carnosos que sirven para atraer a una gran variedad de aves y mamíferos que los usan como alimento e ingieren la semilla dispersándola a sitios alejados de su punto de origen. A este fenómeno se le conoce con el nombre de *endozoochoria*.

En virtud de la importancia de este fenómeno, las plantas

dedican energía a la producción de un suministro alimenticio atractivo para los animales, de modo que éstos le revisiten, se coman los frutos y dispersen las semillas. Existen inclusive adaptaciones de las semillas que aseguran su supervivencia al pasar por el tracto digestivo del animal —por ejemplo, una testa dura— donde es sometida a un “castigo” mecánico y químico. Así mismo, es reconocido que en muchas plantas tropicales la única manera de lograr un éxito reproductivo es a través de la dispersión de sus semillas por animales.

La colecta de las heces fecales o copros durante la observación de los primates en el campo ha revelado la existencia en ellos de las semillas ingeridas al alimentarse de los frutos. O sea que un buen número de semillas pasan sin sufrir daño aparente por el tracto digestivo de los monos. Al sembrar estas semillas con el objeto de verificar si eran viables o no, se descubrió que en general en 60% de los casos (N=8000) las semillas germinaron. Al comparar ésto con semillas controles se descubrió que solamente 25% logró germinar. Esto significa que el paso por el tracto digestivo del animal tiene un efecto benéfico para la supervivencia y germinación de la semilla.

El hecho de que los monos aulladores se mueven diariamente en la búsqueda del alimento asegura que las semillas que son ingeridas al alimentarse de frutos sean dispersadas grandes distancias participando así, de modo positivo, en la estrategia reproductiva de varias especies de árboles y en el proceso natural de la regeneración de la selva cálido-húmeda.

Algunas consideraciones para la antropología

Para sobrevivir, los primates deben ser capaces de recordar la ubicación y patrones fenológicos de una amplia variedad de recursos alimenticios de origen vegetal. Así mismo, deben ser capaces de almacenar información acerca de las rutas más directas a las fuentes de alimento cuando éstas estén disponibles, de modo que no se desperdicie tiempo y energía en una búsqueda al azar, lo que provocaría una mayor exposición a la depredación y la probabilidad de no encontrar alimento.

Los elementos de predicción de la ocurrencia del alimento en el tiempo y espacio probablemente han jugado un papel importante en el desarrollo mental de los primates (Milton, 1981).

Milton (1981) sugiere que existen ciertas características

asociadas con la explotación de recursos alimenticios de origen vegetal altamente dispersos y estacionales, que parecen estar correlacionadas con la presencia de capacidades craneales mayores en algunos primates. Clutton-Brock y Harvey (1977), en un estudio de la encefalización y dieta en primates demuestran que, en general, entre más inestables, en el tiempo y espacio (por ejemplo, hojas jóvenes y frutos maduros), son los recursos alimentarios utilizados por los primates, estos muestran una mayor tendencia hacia una mayor expansión cerebral.

La presencia de compuestos tóxicos en las plantas usadas por los primates de las selvas tropicales también sugiere que el hombre antes de la invención del fuego (el calor del fuego destruye las sustancias tóxicas de muchas plantas), se enfrentó a ellas durante millones de años.

Durante este tiempo desarrolló respuestas tanto fisiológicas (capacidad para la desintoxicación a través de órganos como el hígado, riñones, etc.), como de comportamiento (selectividad en la elección del alimento, flexibilidad conductual durante el forrajeo) y capacidad para acumular conocimiento acerca de los recursos explotados.

Aunada a la necesidad de realizar "predicciones" sobre la presencia de alimento en el tiempo y en el espacio, la existencia de compuestos tóxicos en las plantas que emplean los primates para alimentarse, puede considerarse como otro factor interactuante en el desarrollo mental de los homínidos. Durante etapas iniciales, cuando los homínidos ocuparon gradualmente las sabanas, las áreas de suministro o ámbito hogareño eran de cientos de kilómetros cuadrados y no sólo de decenas de hectáreas como lo demuestran las evidencias etnográficas contemporáneas; en tales condiciones, la necesidad de almacenar y recordar conocimiento acerca de la ubicación y probabilidad temporal de los recursos alimenticios y fuentes de agua se hacía apremiante. Como consecuencia, es probable que la presión selectiva se haya hecho más fuerte, propiciando un mayor desarrollo del encéfalo y contribuyendo al origen de las capacidades mentales que actualmente conocemos como humanas. No puede pasarse por alto un legado raramente considerado de la evolución planta-homínido: nuestra capacidad de ingerir, en ciertos casos con gran placer compuestos tóxicos derivados de plantas, como cafeína, cacao y alucinógenos.

A nivel del nicho dietético frugívoro y la dispersión de

semillas, hemos observado que los monos aulladores tienden a defecar en lugares donde pasan mucho tiempo descansando, concentrando especies de frutos apetecibles en el área comprendida por sus ámbitos hogareños. Resultados similares han sido reportados para babuínos en Africa, habitando las sabanas (Lieberman *et al*, 1979).

Lieberman *et al* (1979) especulan que durante la evolución del hombre los homínidos probablemente dieron origen a protojardines alrededor de sus sitios de ocupación o "bases" y que inicialmente no estaban conscientes de las concentraciones de plantas con frutos comestibles en las cercanías de sus centros de operación.

El uso de granos y raíces probablemente se volvió algo común en la dieta del hombre después de la invención del fuego, ya que el calor permitió que los granos fueran más digeribles y que las raíces perdieran sus propiedades tóxicas. Lieberman *et al* (1979) sugiere que en las primeras etapas de la evolución de la jardinería las semillas de frutos carnosos jugaron el papel principal y no las hierbas, raíces o verduras y que es probable que la siembra de plantas con frutos carnosos se llevó a cabo decenas de miles de años antes del uso de los granos cultivados. De este modo cabe considerar que las preadaptaciones de las semillas debidas a la co-evolución entre las plantas con frutos carnosos y los animales que dispersan sus semillas ocurrió millones de años antes de la manipulación por el hombre de las características demográficas de ciertas plantas.

Comentario final

El estudio de los primates también aborda la investigación de las características demográficas de la población de monos aulladores en la selva así como el estudio de diversos aspectos de su comportamiento social. Algunos elementos que se han investigado en la Estación de Biología "Los Tuxtles" son el tamaño de la población, el número de grupos existentes, la estructura de la población así como reclutamientos naturales (nacimientos) y movimientos de individuos (machos y hembras entre grupos inmigración y emigración). En el área del comportamiento social se examinan las interacciones de tipo agresivo, afectivo, reproductivo, de dominio y de crianza entre los individuos.

El estudio de los primates en la selva del trópico húmedo no sólo nos puede aportar información sobre la ecología y los comportamientos típicos de este tipo de fauna, sino que también nos indica la importante interacción ecológica entre ellos y las plantas y la íntima relación que ésta guarda con la dinámica de la selva. Interacciones de este tipo probablemente ocurrieron durante millones de años en la evolución de los homínidos.

REFERENCIAS

CLUTTON-BROCK, T.H. y P.H. HARVEY (1977). Species differences in feeding and ranging behavior in primates. En: *Primate Ecology: studies of feeding and Ranging Behavior in Lemurs, Monkeys and Apes*. T.H. Clutton-Brock ed., pp. 557-584, Academic Press, Londres.

ESTRADA, A. (1972). *Algunas consideraciones teóricas sobre la evolución del hombre*. Tesis E.N.A.H.

_____ (1977). La perspectiva etológica en la antropología. *Rev. Mex. Est. Antrop.* 23 (2): 179-201.

_____ (1978). *A Ten Month Field Study of the Ontogeny of Social Relations in a Free-ranging Troop of Stumptail Macaques (Macaca arctoides)*. Tesis Doctoral, Rutgers University.

_____ (1982). Survey and census of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Am. J. Primat.* 2: 263-372.

_____ (1983). Resource use by howler monkeys in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Int. J. Primat.* En prensa.

ESTRADA, A. y R. ESTRADA (1976). Establishment of a free ranging colony of Stumptail macaques (*Macaca arctoides*): Relations to the ecology I. *Primates* 17: 337-355.

ESTRADA, A., R. ESTRADA y F. ERVIN (1977). Establishment of a free-ranging colony of Stumptail macaques (*Macaca arctoides*): Social relation I. *Primates* 18: 793-813.

LIEBERMAN, M. y D. LIEBERMAN (1980). The origin of gardening as extension of infra-human seed dispersal. *Biotropica* 12: 316-317.

MILTON, K. (1981). Distribution of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *Amer. Anthropol.* 83: 534-548.