

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERSITY KARLOVY

Katedra zoologie



EKOLOGIE A CHOVÁNÍ KSUKOLA OCASATÉHO
(*Daubentonia madagascariensis*)
V AGROEKOSYSTÉMU VÝCHODNÍHO
MADAGASKARU

Diplomová práce

Tomáš Jůnek

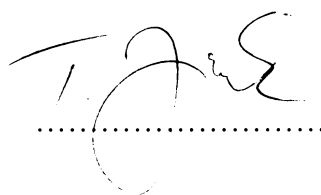
Vedoucí diplomové práce:
Prof. Ing. Luděk Bartoš, DrSc.

Konzultant:
Mgr. Stanislav Lhota

Praha 2006

Prohlašuji, že jsem tuto práci napsal sám, pouze s použitím citované literatury.

V Praze 3. května 2006

A handwritten signature in black ink, consisting of stylized, cursive letters. The signature is positioned above a horizontal dotted line.

Poděkování

Srdečně rád využívám této příležitosti k poděkování lidem, kteří umožnili uskutečnit tento projekt a svými radami a osobní podporou mi pomohli jej dovézt do konce.

Můj vřelý dík patří mému školiteli Prof. Ing. Luďku Bartošovi, DrSc. za vedení mé seminární a posléze diplomové práce, za jeho důvěru v mé schopnosti, za neocenitelné rady, osobní podporu a pomoc nejen virtuální.

Mgr. Stanislavu Lhotovi, mému konzultantovi, spolupracovníku a příteli srdečně děkuji za nekončící dialog a za veškeré nesčetné rady, bez nichž by tato diplomová práce nemohla vzniknout. Velmi si vážím vzájemné spolupráce nejen ve světě temných madagaskarských nocí.

Přátelům a kolegům Mgr. Richardu Marvánovi, Marku Ždánskému, Mgr. Petru Maškovi, Josefu Hanzlíkovi, Ing. Karlu Ježkovi, Ing. Jakubu Hrdinovi, Luboši Stehlíkovi, Olivieru Sourouillovi a Pieru Bornancinovi děkuji za přátelství a osobní podporu jak během terénní fáze projektu, tak i kdykoliv jindy.

Panu Vilému Bischofovi děkuji za jeho přátelství a pomoc v začátcích studie.

Pánům Ing. Liboru Kuntemu a Mrg. Pavlu Hoškovi děkuji za nabídnutou odbornou podporu a spolupráci.

Mé upřímné poděkování patří rodině majitelů studované lokality, Lisii a Rogerovi Rakotovým, dcerám Sissie a Dalje. Bez jejich podpory by terénní studie nikdy neproběhla.

Děkuji příteli Billymu Jaorazavelovi za jeho nezištnou a neocenitelnou pomoc a upřímné přátelství.

Růženě a Gilbertovi Baendapovým a celé jejich rodině děkuji za pomoc a veškeré krásné chvíle, které jsem s nimi mohl prožít.

Děkuji mé rodině a Kláře Ošancové za lásku, podporu, pochopení, trpělivost a jistotu.

Děkuji betsimisaraskému domorodci Narcisovi za jeho nepostradatelné ranní „kafé“ a rozzářený úsměv.

Projekt by se nemohl uskutečnit bez finanční podpory od následujících organizací:

American Society of Primatologists, The ASP General Small Grant 2002

Nadace Český literární fond

Nadační fond SLŠ Žlutice

Fond Mobility UK

Nadace Nadání Josefa, Marie a Zdeňky Hlávkových

Obsah

1 Úvod	7
1.1 Pozadí studované problematiky	7
1.2 Předchozí práce	8
1.3 Cíle studie	9
2 Metodika	10
2.1 Lokalita	10
2.1.1 Geografická poloha a transekty	10
2.1.2 Počasí	11
2.1.3 Vegetace	13
2.1.4 Fauna	14
2.1.5 Lidská činnost na lokalitě	17
2.2 Populace aye-aye	17
2.2.1 Identifikace a specifické znaky jedinců	18
2.3 Technické vybavení pro pozorování	21
2.4 Metodika sběru dat	21
2.5 Statistická analýza dat	24
2.6 Etogram	24
2.6.1 Základní aktivity	24
2.6.1.1 Komfortní chování	24
2.6.1.2 Potravní chování a explorace	25
2.6.1.3 Přesun	25
2.6.1.4 Sociální chování	25
2.6.1.5 Mateřské chování	26
2.6.1.6 Hra	26
2.6.1.7 Vokalizace	26
2.6.1.8 Vyměšování a pachové značení	27
2.6.1.9 Inaktivita a odpočinek	27
2.6.2 Polohy pozičního chování	27
2.6.3 Kategorie substrátu	28
2.6.4 Průměr substrátu	29
2.6.5 Kategorie počasí	29
2.6.5.1 Oblačnost	29
2.6.5.2 Vítr	30
2.6.5.3 Déšť	30
3 Výsledky	31
3.1 Využití času (Time budget)	31
3.2 Hnízdní aktivita	31
3.2.1 Umístění hnízd	31
3.2.2 Stavba hnízda a jeho konstrukce	34
3.2.3 Obývání hnízd	37
3.2.4 Opouštění a návrat do hnízda	39
3.3 Pohyb po domovském okrsku	40
3.4 Komfortní chování	44
3.4.1 Individuální rozdíly při komfortním chování a poziční projevy	46
3.5 Potravní chování	49
3.5.1 Potravní zdroje	49
3.5.1.1 Kokosové ořechy	49
3.5.1.2 Semena <i>Terminalia catappa</i>	54

3.5.1.3 Dužnaté plody	56
3.5.1.4 Živočišná potrava získávaná ze dřeva	59
3.5.1.4.1 Larvy brouků	59
3.5.1.4.2 Termiti	64
3.5.1.4.3 Mravenci.....	66
3.5.1.4.4 Škvoři na povrchu kůry <i>Terminalia catappa</i>	66
3.5.1.4.5 Další drobní bezobratlí v pokročile zetlelém dřevě	66
3.5.1.5 Živočišná potrava v bambusových stéblech.....	66
3.5.1.6 Mravenci v korunách kokosovníků.....	68
3.5.1.7 Nektar	68
3.5.1.8 Nádory na kůře stromů.....	71
3.5.1.9 Jiné potravní zdroje	72
3.5.2 Sezónní změny ve složení potravy	73
3.5.3 Poziční projevy při potravním chování	74
3.6 Sociální a související projevy.....	79
3.6.1 Sociální a mateřské chování	79
3.6.2 Herní projevy.....	79
3.6.3 Vokalizace	80
3.6.4 Vyměšování a pachové značení	81
3.7 Ostatní aktivity	82
3.7.1 Inaktivita a odpočinek	82
3.7.2 Pozornost a sledování okolí.....	82
3.7.3 Nejasné aktivity.....	82
4 Diskuse	83
4.1 Využití času (Time budget).....	83
4.2 Hnízdní aktivita	84
4.3 Poziční chování	86
4.4 Využití substrátu	87
4.5 Komfortní chování	90
4.6 Potravní chování.....	91
4.7 Sociální chování a související projevy	97
4.8 Ochrana aye-aye	100
5 Závěr.....	105
6 Seznam literatury.....	107

1 Úvod

1.1 Pozadí studované problematiky

Biologie ksukola ocasatého (*Daubentonia madagascariensis*), dále pouze jako aye-aye, v přírodním i lidmi ovlivněném prostředí dnešního Madagaskaru je velmi málo prozkoumaným zoologickým tématem. Obecně je známo, že aye-aye je druh lemura, kterému hrozí vyhubení [IUCN 1990], nicméně jak se ukazuje v posledních letech, nejen že aye-aye obývá daleko větší území než se předpokládalo, dokonce je schopna přežívat i v bezprostřední blízkosti lidí v zemědělsky obhospodařované krajině [Sterling 1994b, 1998, Simons 1993, Ganzhorn & Rabesoa 1986, Colquhoun 1998, Lehman & Ratsimbazafy 2001]. Noční skrytý způsob života a nedostatečná znalost biodiverzity Madagaskaru jsou patrně těmi důvody, že se o aye-aye vědělo a stále ví tak málo.

Ačkoliv o potravní ekologii a složení potravy aye-aye v primárním lese je známo poměrně dost [Sterling 1993], o tom, čím se aye-aye živí v kulturní krajině však již nikoliv. Lze očekávat, že aye-aye bude využívat nejrůznější druhy kulturních plodin a tím do určité míry škodit domorodým obyvatelům, kteří jsou na nich často existenčně závislí. Nejen z těchto důvodů pak může docházet k pronásledování aye-aye coby škůdce, a tím k ohrožování jejich populace. Aye-aye jsou také na základě tradičních pověr Malgaši pronásledovány jako nositelky neštěstí [Durrell 1994, Sterling 1993, Haring *et al.* 1994, Coffman *et al.* 1993, Mckenna 2000, Simons & Meyers 2001]. Podstatnou složku potravy aye-aye tvoří také hmyz nebo nektar květů [Sterling 1993], ale jejich skutečný podíl a význam v potravě je na základě pouhé jedné detailní studie z primárního lesa diskutabilní a bez znalosti situace v kulturní krajině pro biologii aye-aye v tomto prostředí těžko aplikovatelný.

Hnízdní aktivita aye-aye bude v lidmi ovlivněné krajině patrně také odlišná od situace v primárním lese. Nabídka velkých košatých stromů, v nichž si aye-aye obvykle svá hnízda staví, je v prostředí plantáží výrazně omezena a vliv rušení lidskou přítomností bude hrát v obývání a stavění hnízd aye-aye také svoji roli.

V diskusi o tom, jakou aye-aye na Madagaskaru vyplňuje potravní niku, je připomínáno, že se na Madagaskaru nevyskytují datlovití ptáci ani hlodavci typu veverek [Iwano 1991, Ramanamanjato & Ganzhorn 2001, Erickson 1994, 1995, Ganzhorn *et al.* 1999, Sterling 1993, Sterling 1994c, Sterling *et al.* 1994]. Morfologickými adaptacemi a způsobem, jakým aye-aye ze zdánlivě nedostupných míst získává potravu (larvy dřevokazného hmyzu nebo semena), tak aye-aye údajně plní roli jedné nebo druhé skupiny živočichů.

Tenký třetí prst coby univerzální nástroj, redukce dentice a poskraniální morfologické adaptace aye-aye umožňují získávat těžko dostupnou potravu z nejrůznějších míst [MacPhee & Raholimavo 1988, Milliken *et al.* 1991, Milliken 1995, Simons 1994, Ankel-Simons 1996, Erickson 1994, 1995, Erickson *et al.* 1998, Simons & Meyers 2001, Sterling 1993, Sterling 1994c, Soligo 2005]. K efektivnímu využívání těchto potravních zdrojů je však nutná určitá úroveň sensorimotorické inteligence zvířete, s níž souvisí dlouhé juvenilní stádium vývoje jedince a potřeba sociálního učení [Sterling & Povinelli 1999, Feistner & Ashbourne 1994, Krakauer 2005]. Třetí prst je kromě získávání potravy také využívaným nástrojem při komfortním chování a exploračních obecně.

Aye-aye jsou považovány za soliterně žijící primáty, vyhledávající jiná zvířata jen v období páření [Sterling 1993]. Důležitou komunikační úlohu pro ně hraje pachové značení zejména močí a vokalizace, pomocí kterých jsou schopné monitorovat jiná zvířata ve svém okolí a kontrolovat reprodukční stav samic [Winn 1994a, Ancrenaz *et al.* 1994, Sterling 1993].

1.2 Předchozí práce

Výzkumů, které se zabývají potravní ekologií volně žijících aye-aye, bylo provedeno několik. Nejpodrobnější a nejvýznamnější studií byl výzkum populace aye-aye na ostrovní rezervaci Nosy Mangabe v zálivu Antongil (15°30' j.š., 49°46' v.d.) probíhající od listopadu 1989 do dubna 1991 [Sterling 1993]. Jedná se o lokalitu s primárním tropickým pralesem, patrně typickým pro tuto oblast východního pobřeží. Ostrov Nosy Mangabe, se svou rozlohou 520 ha, byl v roce 1965 vyhlášen Speciální rezervací pro aye-aye, kterých bylo na ostrov v letech 1966–1967 vysazeno celkem devět. Zmíněná studie pracuje, za využití radiotrackingu, s celkem osmi jedinci (6 samci, 2 samice), respektive pouze od šesti jedinců jsou publikována data o potravní ekologii.

Druhou studií je pozorování aye-aye týmem vědců probíhající v květnu až červenci 1988 [Ancrenaz *et al.* 1994]. Pozorování probíhala v oblasti NP Mananara-Nord na dvou lokalitách, a to v okolí vesnice Antsirabe, 14 km do vnitrozemí od obce Mananara-Nord, a v okolí vesnice Ivontaka na pobřeží jižně od Mananara-Nord. V Antsirabe, kde byla pořízena většina dat, se jednalo o krajinu, v níž převládaly pastviny a plantáže rýže a manioku, střídající se s degradovaným sekundárním lesem na kopcích. U vesnice Ivontaka byla zvířata pozorována na kokosové plantáži. Celkem 3 jedinci aye-aye (2 samci, 1 samice) byli sledováni opět metodou radiotrackingu.

Třetí studie probíhala v letech 1991 a 1992 na říčním ostrově na řece Mananara, tedy na stejné lokalitě jako byla naše v roce 2003, a jejím předmětem jsou dvě aye-aye (1 samec, 1

samice) [Andriamasimanana 1994]. Bohužel není známo, zda jde o stejné jedince, které jsme o 11 let později sledovali my.

Ostatní studie aye-aye v přírodních podmínkách mají spíše charakter nepřiliš podrobných anekdotických pozorování [Petter & Petter 1967, Ganzhorn & Rabesoa 1986, Pollock *et al.* 1985, Colquhoun 1998].

Studie aye-aye v zajetí se zabývají zejména popisem sociálního chování, chování matky a mláďete, případně rozmnožování [Stanger & Macedonia 1994, Rendall 1993, Beatie *et al.* 1994, Carroll & Beatie 1993, Carroll & Haring 1994, Feistner & Ashbourne 1994, Price & Feistner 1994, Glander 1994, Sterling 1994a, Winn 1994a, 1994b], dále popisují poziční chování a využívání substrátu [Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994, Krakauer *et al.* 2002] nebo se věnují používání tenkého třetího prstu a dovednostem při potravním chování [Milliken *et al.* 1991, Milliken 1995, Erickson 1994, 1995, Feistner *et al.* 1994, Krakauer 2005]. Práce také pojednávají o složení potravy v zajetí chovaných zvířat a podmínkách chovu v zajetí obecně [Sterling *et al.* 1994, Feistner & Carroll 1995] či popisují morfometrii a pohlavní dimorfismus [Glander 1994, Feistner & Sterling 1995]. Jediná dosud publikovaná práce se zabývá nástrojovým chováním a sensorimotorickou inteligencí aye-aye [Sterling & Povinelli 1999].

Detailní rozbor publikované literatury je předmětem seminární práce autora [Jůnek 2002], není mu zde proto věnováno příliš prostoru.

1.3 Cíle studie

Cílem naší studie tedy bylo zjistit složení potravy v prostředí kulturní krajiny, stanovit individuální rozdíly v potravě, zjistit změny ve složení potravy za sledované období a případně popsat škody, které aye-aye na pěstovaných plodinách způsobuje. Popisovali jsme také konkrétní způsoby, kterými aye-aye jednotlivé potravní složky získávají. Dále jsme se věnovali hnízdní aktivitě aye-aye, komfortnímu chování, pozičnímu chování jednotlivců během aktivit a jejich využívání dostupného substrátu. Individuální rozdíly jsme zaznamenávali a pokusili se je vysvětlit. Zvláštní důraz byl kladen také na záznam veškerých sociálních projevů, ať již šlo o přímé interakce jedinců nebo komunikaci mezi nimi na základě pachového značení či vokálních projevů. Zaznamenali jsme také jisté odlišnosti v chování a dovednostech u subadultního jedince, které jsme pokusili vysvětlit a diskutovat.

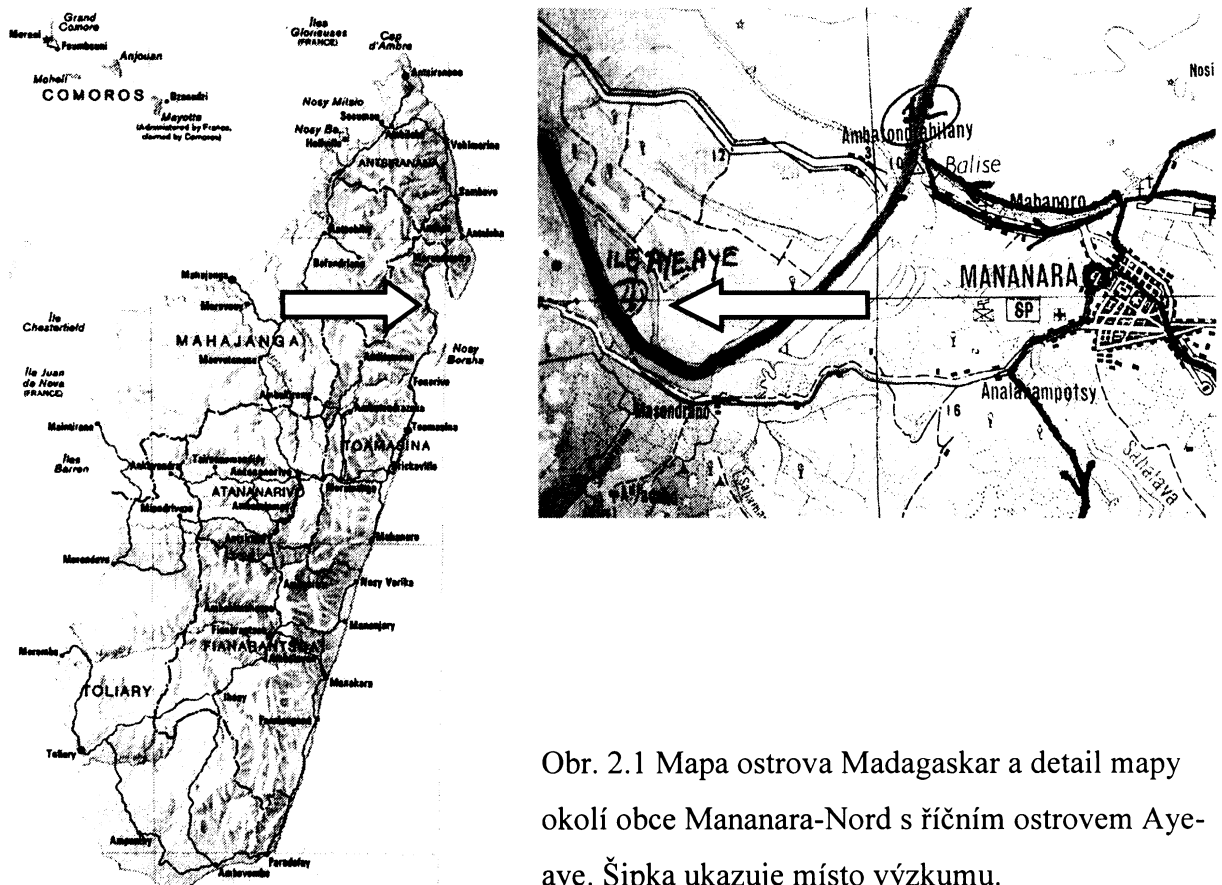
Tato práce se svým popisným charakterem vymyká běžným, spíše experimentálním diplomovým pracem, nicméně v případě málo popsaného a kriticky ohroženého druhu živočicha může prakticky přispět k jeho záchraně.

2 Metodika

2.1 Lokalita

2.1.1 Geografická poloha a transekty

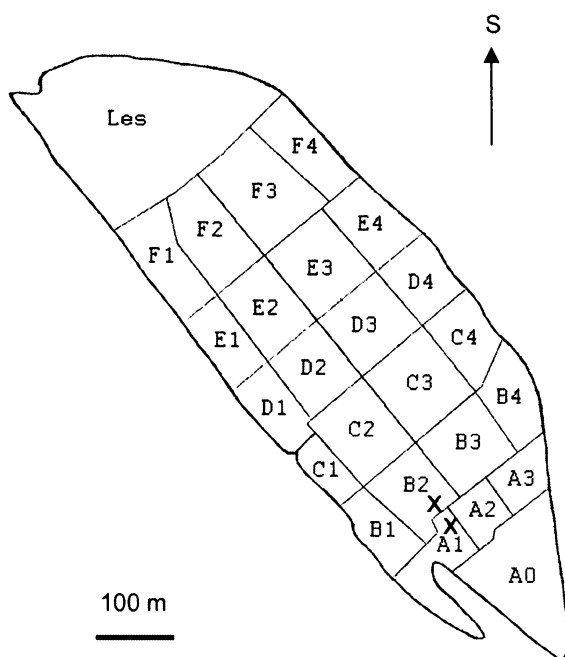
Studovaná populace aye-aye žije na říčním ostrově na řece Mananara ($16^{\circ}04.616'$ j.š., $49^{\circ}44.020'$ v.d.) 4 km západně od obce Mananara-Nord. Ostrov o rozloze cca 14 ha je orientován severojižním směrem a je mírně vyosen ve směru SZ-JV. Od pevniny je oddělen na západní straně hlavním tokem řeky Mananara o minimální šířce 60 m, na straně východní jej od pevniny odděluje kanál, jehož šířka na nejužším místě činí 4 m. Hloubka kanálu závisí na periodách přílivu moře a při odlivu je minimálně 0,3 m. Rozdíl hladiny řeky v závislosti na hladině moře je přibližně 0,5 m. Ústí řeky Mananary je od ostrova vzdáleno přibližně 2 km.



Obr. 2.1 Mapa ostrova Madagaskar a detail mapy okolí obce Mananara-Nord s říčním ostrovem Aye-aye. Šipka ukazuje místo výzkumu.

Ostrov vytvořily patrně náplavy řeky Mananary. Podloží tvoří hrubý říční písek a na nejvyšším místě je ostrov vysoký 5 m nad hladinou řeky. Nejvyšší bod se nachází v nejzastší části ostrova směrem proti proudu řeky, zatímco směrem po proudu se postupně snižuje.

Ostrov je přirozeně rozčleněn sítí stezek, oddělujících jednotlivé plantáže. Toto členění jsme využili pro vytvoření sektorů, na délku ostrova byly značeny A až F, na šířku pak děleny na 1 až 3, respektive 4 (viz Obr. 2.2). Nejzastší severní část ostrova, kde v době našeho pobytu byla stará zarostlá kávovníková plantáž doplněná o veliké, samostatně stojící stromy hintsy (*Intsia bijuga*), ilang-ilang (*Cananga odorata*), *Artocarpus heterophyllus* aj., byla nazvána jako „Les“. Záznam pohybu sledovaných aye-aye v jednotlivých sektorech pak umožňoval zpětné dohledání jejich noční trasy a detailů, které nebylo možné při nočním kontaktu se zvířaty postihnout (např. pachové značky a jejich umístění, místa explorací aj.).



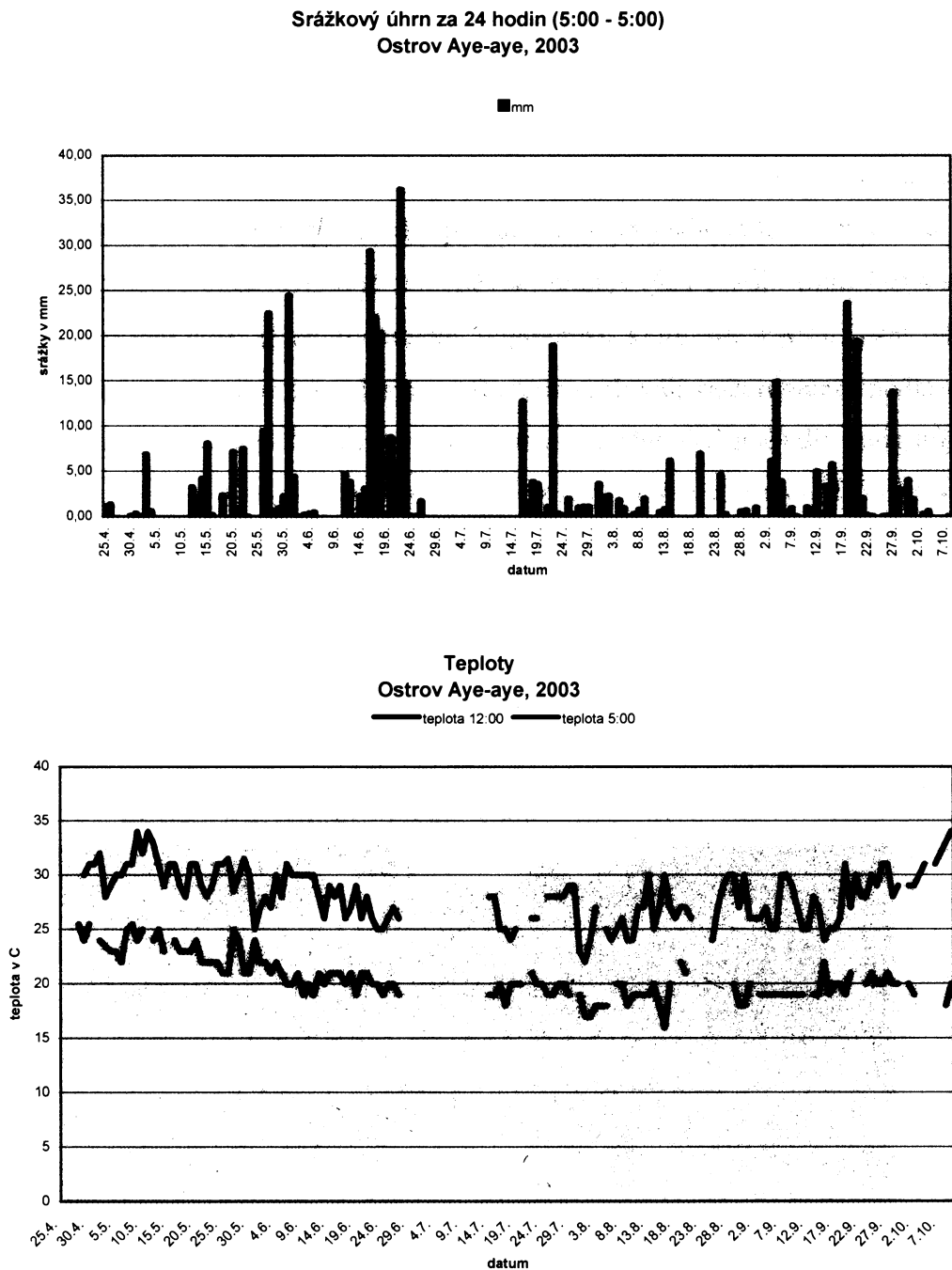
Obr. 2.2 Schématický nákres ostrova Aye-aye. Křížky označují umístění lidských obydlí.

2.1.2 Počasí

Během našeho pobytu na lokalitě jsme zaznamenávali teplotu v poledne (12:00) místního času, v podvečer (17:30), což je těsně před tím než aye-aye opouští svá hnízda, kde přes den spí, a před úsvitem (5:00), což je těsně poté, co aye-aye zalézají zpět do hnízd. Teplota byla měřena teploměrem umístěným 3 m nad zemí ve stínu na venkovní stěně naší chaty. Dále jsme měřili srážky, vždy pro časový úsek od 5:00 do 17:30 a pro 17:30 až 5:00. Srážky byly sbírány do plastového kyblíku o průměru 26,5 cm, umístěného na volném prostranství, a poté byl zjištěn jejich objem skleněným odměrným válcem.

V průběhu terénní studie jsme na ostrově zažili místní podzim, zimu a začátek jara. Nejvyšší naměřené teploty byly začátkem května a poté znovu začátkem října (34°C v 12:00

ve dnech 9. a 11.5. a 9.10.2003), nejnižší teploty byly na přelomu července a srpna (22°C v 12:00 dne 1.8.2003 a vůbec nejnižší naměřená teplota 16°C v 5:00 dne 16.8.2003). Nejvyšší denní úhrn srážek 1996 ml byl naměřen dne 22.6.2003, přičemž pouze za noc, tedy během pozorování aye-aye, spadlo 1480 ml srážek. Detailnější informace o počasí poskytne Obr. 2.3. Dvoutýdenní absence dat z období od 28.6.2003 až 12.7.2003 je způsobena našim odjezdem za účelem prodloužení pobytových viz.



Obr. 2.3 Denní úhrny srážek v mm a teploty v 12:00 a 5:00 na studované lokalitě, duben až říjen 2003.

2.1.3 Vegetace

Vegetace ostrova tvoří z naprosté většiny kulturní nebo pro Madagaskar exotické druhy rostlin, vysazené zde lidmi. Primární porost se na ostrově nenachází a v průběhu našeho pobytu na ostrově bylo domorodci vykáceno i několik původních mohutných stromů hintsy (*Intsia bijuga*) a ilang-ilang (*Cananga odorata*) pro výrobu ručně dlabaných kánoí a dřevěného uhlí. Většinu plochy ostrova pokrývají plantáže kávovníků (*Coffea arabica*), banánovníků (*Musa* sp.) a vanilky, které jsou vzájemně oddělené alejemi palem kokosových (*Cocos nucifera*), hájky stromů *Artocarpus heterophyllus* a ostatními druhy stromů a keřů (viz Tab. 2.1). V jižním cípu ostrova se nachází pastvina pro stádo zebu, chovaného rodinou správce ostrova. Podél kanálu na východní straně je pole rýže o velikosti přibližně 0,5 ha. Severní cíp ostrova a severovýchodní část při kanálu je zarostlá vysokou trávou a rákosím střídajícím se s porosty banánovníkům podobných, áronovitých rostlin rodu *Typhonodorum* sp. Mohutné trsy bambusu (*Dendrocalamus giganteus*), které zde rostou, jsou od ostatní stromové vegetace těmito porosty odděleny. Rostliny určovali pozorovatelé podle příručky [Schatz 2001] a byly dodatečně konzultovány s botanikem (Ing.L.Kunte) dle fotografií.

Výskyt aye-aye jsme na severním konci ostrova nezaznamenali. Důležitost tohoto zjištění spočívá v tom, že v těchto místech je kanál, oddělující pevninu od ostrova, nejužší. Koruny ostrovních kokosových palem a rostliny *Typhonodorum* sp. zde rostou natolik blízko pevninské vegetaci, že pro aye-aye by nebyl problém vodní plochu přeskocit. Pravděpodobně jediní lemuři, kteří využívají tohoto biokoridoru, jsou lemuři šedí (*Haplemur griseus*), živící se bambusovými výhonky. Žijí ve velkých bambusových trsech, které lemují pevninský břeh kanálu a na ostrovní bambusy tudy pravidelně chodí.



Obr. 2.4 Pohled na kanál oddělující ostrov od pevniny.

Tab. 2.1 Seznam druhů stromů, keřů a bylin na ostrově Aye-aye, duben až říjen 2003.

Čeľad'	Druh/rod
Fabaceae	<i>Intsia bijuga</i> <i>Delonix regia</i>
Bigoniaceae	<i>Spathodea campanulata</i>
Anonnaceae	<i>Cananga odorata</i> <i>Spondias</i> sp.
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>
Strelitziaceae	<i>Ravenala madagascariensis</i>
Myrtaceae	<i>Syzigium aquaeum</i> (<i>S. jambos</i>)* <i>Syzigium cummini</i> * <i>Syzigium roseum</i> * <i>Eugenia caryophyllus</i> *
Arecaceae	<i>Raphia farinifera</i> <i>Dyopsis</i> sp. <i>Cocos nucifera</i> <i>Elaeis guineensis</i>
Araceae	<i>Typhonodorum madagascariense</i> *
Moraceae	<i>Artocarpus comunnis</i> <i>Artocarpus heterophyllus</i> <i>Ficus</i> ssp.
Poaceae	<i>Dendrocalamus giganteus</i> *
Musaceae	<i>Musa</i> sp.
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>
Sapindaceae	<i>Litchi chinensis</i> <i>Nephelium lappaceum</i>
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>
Euphorbiaceae	<i>Manihot</i> sp.
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i>
Lauraceae	<i>Persea</i> sp.
Rutaceae	<i>Citrus limonum</i> * <i>Citrus aurantium</i> * <i>Citrus reticulata</i> * <i>Citrus aurantifolia</i> *
Pinaceae	<i>Pinus</i> sp.
Sterculiaceae	<i>Theobroma cacao</i>
neurčený druh	(kód ULM)
neurčený druh	(kód PLS)
neurčený druh	(kód MP)
neurčený druh	(kód KK)

* označuje nespolehlivě určené druhy

2.1.4 Fauna

Na ostrově Aye-aye v době našeho výzkumu žily kromě aye-aye další čtyři druhy primátů. Zaznamenali jsme výskyt makiho červeného (*Microcebus rufus*). Vzhledem ke skrytému způsobu jeho života jsme na něj narazili jen velmi vzácně a pouze několikrát. Maki velký (*Cheirogaleus major*) se vyskytoval v části ostrova nazvaného „Les“, kde obýval

dutinu ve starém stromu *Cananga odorata*. Vzhledem ke kácení mohutných stromů, které v průběhu našeho pobytu na lokalitě začalo, je možné, že z ostrova již vymizel. Veliké bambusové trsy, rostoucí roztroušeně po ostrově, obývaly skupiny lemurů šedých (*Hapalemur griseus griseus*) a na ostrově to byl nejpočetnější druh primáta. Nakonec zde žilo několik skupin lemura hnědého běločelého (*Eulemur fulvus albifrons*), kteří se pohybovali po většině plochy ostrova.

Z šelem na ostrově žila, na Madagaskar lidmi zavlečená cibetka malá (*Viverricula indica*) a zdivočelá kočka domácí (*Felis catus f. domesticus*). Žádná predace některého druhu lemurů ze strany šelem nabyla zaznamenána.

Hmyzožravci byli na ostrově zastoupeni pěti druhy, z nichž nejnápadnějším byl bodlín ježkovitý (*Setifer setosus*), který byl dokonce pozorován v koruně kokosové palmy, po jejímž kmene slézal dolů hlavou napřed. Ostatní hmyzožravci jsou uvedeni v Tab. 2.2.

Řád *Chiroptera* zastupovali velcí kaloni rodu *Pteropus* sp. a menší *Rousetus* sp. Na ostrov přilétali z pevniny a nejčastěji byli k nalezení v hájcích stromů *Artocarpus heterophyllus*, kde požírali jejich veliké plody nebo u zralých fíků *Ficus* sp. v odlehlejších částech ostrova. Drobný letoun rodu *Embalonura* sp. obýval s námi naši chatu.

Řád *Rodentia* byl reprezentován početnou populací krysy potkana (*Rattus norvegicus*), který často obýval mimo jiné i koruny kokosových palem, a myši domácí (*Mus musculus/domesticus*).

Tab. 2.2 Seznam savců žijících na ostrově Aye-aye, duben až říjen 2003.

Řád	Druh	
Primates:	Maki červený	<i>Microcebus rufus</i>
	Maki velký	<i>Cheirogaleus major</i>
	Lemur šedý	<i>Hapalemur griseus griseus</i>
	Lemur hnědý běločelý	<i>Eulemur fulvus albifrons</i>
	Ksukol ocasatý	<i>Daubentonia madagascariensis</i>
Carnivora:	Cibetka malá	<i>Viverricula indica</i>
	Kočka domácí	<i>Felis silvestris f. catus</i>
Insectivora:	Bodlín ježkovitý	<i>Setifer setosus</i>
	Bodlín bezocasí	<i>Tenrec ecaudatus</i>
	Bodlín páskovaný	<i>Hemicentetes spinosus</i>
	Bodlín	<i>Microgale</i> sp.
	Bělozubka hnědá	<i>Suncus murinus</i>
Chiroptera:	Kaloň	<i>Rousetus</i> sp.
	Kaloň	<i>Pteropus</i> sp.
	<i>Embalonura</i> sp.	
Rodentia:	Krysa potkan	<i>Rattus norvegicus</i>
	Myš domácí	<i>Mus musculus/domesticus</i>

Ptáci byli na ostrově zastoupeni v počtu 33 druhů. Z větších dravých ptáků, kteří by mohli představovat pro aye-aye potenciální riziko, připadali v úvahu pouze luňák hnědý egyptský (*Milvus migrans aegyptius*) a sova pálená (*Tyto alba*). Kompletní seznam ptačích druhů je v Tab. 2.3. Druhy ptáků určili pozorovatelé dle příručky [Morris & Hawkins 1998].

Z nepřítelů početných plazů jediný, kdo by mohl být možným predátorem mláděte aye-aye, byl hroznýš psohlavý (*Sanzinia madagascariensis*). Žádná predace některého z místních druhů lemurů nebyla zaznamenána.

Tab. 2.3 Seznam ptáků pozorovaných na ostrově Aye-aye, duben až říjen 2003.

Řád	Druh	
Pelecaniformes:	Kormorán dlouhoocasí	<i>Phalacrocorax africanus</i>
Ciconiiformes:	Volavka červená	<i>Ardea puprura</i>
	Volavka černá	<i>Egretta ardesiaca</i>
	Volavka stříbřitá	<i>Egretta garzetta dimorpha</i>
	Volavka proměnlivá	<i>Butorides striatus</i>
Anseriformes:	Husička vdovka	<i>Dendrocygna viduata</i>
Falconiformes:	Luňák hnědý	<i>Milvus migrans aegyptius</i>
	Poštołka madagaskarská	<i>Falco newtoni</i>
Galliformes:	Perlička kropenatá	<i>Numida meleagris</i>
Gruiformes:	Chřástal bělohrdlý	<i>Dryolimnas cuvieri</i> (= <i>Canirallus cuvieri</i>)
	Slípka Allenova	<i>Porphyrula alleni</i>
Charadriiformes:	Kulík pouštní	<i>Charadrius leschenaultii</i>
Columbiformes:	Holub červenoocasí	<i>Alectroenas madagascariensis</i>
	Holub mohelský	<i>Treron australis</i>
	Hrdlička madagaskarská	<i>Streptopelia picturata</i>
Cuculiformes:	Kukačka tulu	<i>Centropus toulou</i>
Strigiformes:	Sova pálená	<i>Tyto alba</i>
Caprimulgiformes:	Lelek madagaskarský	<i>Caprimulgus madagascariensis</i>
Coraciiformes:	Ledňáček krátkozobí	<i>Alcedo vintsioides</i>
	Vlha zelená	<i>Merops superciliosus</i>
Passeriformes:	Bulbulčík černý	<i>Hypsipetes madagascariensis</i>
	Lejskovec madagaskarský	<i>Terpsiphone mutata</i>
	Strdimil ocelový	<i>Nectarinia notata</i>
	Strdimil madagaskarský	<i>Nectarinia souimanga</i>
	Kruhoočko madagaskarské	<i>Zosterops maderaspatana</i>
	Vanga stračí	<i>Leptopterus chabert</i>
	Snovatec madagaskarský	<i>Foudia madagascariensis</i>
	Snovatec menší	<i>Foudia sakalava</i>
	Snovač zelený	<i>Ploceus nelicourvi</i>
	Drongo chocholatý	<i>Dicrurus forficatus</i>
	Majna obecná	<i>Acridotheres tristis</i>
	Pitovec dlouhozobí	<i>Neodrepanis coruscans</i>
	Vrána bílá	<i>Corvus albus</i>

2.1.5 Lidská činnost na lokalitě

Na studované lokalitě trvale žije rodina správce plantáží (sektory A1 a B2). Náplní jejich práce je péče o pěstované plodiny, sběr plodů, vyžínání plantáží, udržování cest a staveb a provádění příležitostných turistů. Zejména v době sklizně na ostrov přijíždějí dělníci z pevniny, ale nezaznamenali jsme přímý vliv zemědělské činnosti na zvýšení plachosti místní populace lemurů. V červnu 2003 v severní části ostrova (sektor Les) začala těžba velkých stromů hintsy a stará zanedbaná plantáž, která měla charakter lesa, se tímto zásahem změnila v několik velkých pasek. Dvě nově příchozí rodiny domorodců, které se na ostrov dočasně přistěhovaly, založily milíře a začaly vyrábět dřevěné uhlí. Velké kmeny hintsy byly použity na výrobu kánoí. V důsledku těchto změn studované aye-aye téměř přestaly využívat část ostrova, námi označovanou jako „Les“.

Nezaznamenali jsme žádný lov některého z lemurů ani jakéhokoliv jiného živočicha na ostrově s výjimkou bodlínů. Ze začátku našeho pobytu jsme nacházeli nastražené pasti na bodlínů a potkali jsme lovce bodlínů, kteří na ostrov přicházeli v noci přes kanál z pevniny. Tato činnost však, patrně z důvodu naší přítomnosti, až na výjimky ustala.

Rodina správce ostrova chovala domácí zvířata. Na ostrově se pásly tři kusy hovězího dobytka, tura domácího, zebu (*Bos primigenius* f. *taurus*), dále chovali hejno kachen domácích (*Anas platyrhynchos* f. *domestica*), kachen pižmových (*Cairina moschata* f. *domestica*) a kura domácího (*Gallus gallus* f. *domestica*). Z divoce žijících zvířat chovali několik ochočených majn obecných (*Acridotheres tristis*). Nezaznamenali jsme žádný pokus o chov některého z místních druhů lemurů.

2.2 Populace aye-aye

Populace aye-aye na studované lokalitě se v době našeho příjezdu skládala ze čtyř zvířat. Z nich byla jedna samice Lucy a tři samci - dospělý samec Koulič, mladý dospělý samec Goméz a subadultní samec Rarach, který byl v začátcích pozorování odstavován jeho matkou Lucy. Věk Raracha jsme odhadli na základě probíhajícího odstavování na 1,5 až 2 roky. Kdo byl otcem Raracha nevíme, stejně jako neznáme příbuzenský vztah Goméze ke Kouličovi a Lucy, ale je možné, že je také jejich potomkem. Nejsou bohužel žádné údaje o introdukci studovaných aye-aye na tento ostrov a na informace od majitelů pozemku se nelze spolehnout.

Aye-aye na ostrově jsou zvyklé na přítomnost domorodců i příležitostných turistů, kteří je jezdí pozorovat. Habituace jednotlivých zvířat na naši přítomnost proto nebyla příliš složitá, a trvala přibližně jeden až dva týdny.

2.2.1 Identifikace a specifické znaky jedinců

Zvířata nebyla v průběhu naší studie odchytávána ani nijak značkována. Identifikace jedinců probíhala pouze na základě specifických přirozených znaků a jejich jednotlivé dohledávání vycházelo ze znalosti obsazení hnízd a individuálních preferencí ve využívání území. V nalezení aye-aye nám také velmi pomáhaly jejich veliké oči s výrazným tapetum lucidum, které silně odráželo i poměrně slabý zdroj světla.

Koulič: nejdůležitějšími znaky jsou světlé depigmentované skvrny na vnitřních okrajích ušních boltců a lysé, světlé depigmentované testes a světlý penis, ocas je bohatě osrstěn, jeho vřeteno není vidět, osrstění těla rovnoměrné, na dorzální straně krku a zádech dlouhá srst s bílými konci pesíků, kvalita srsti dobrá, pomalejší lokomocí s absencí delších skoků budí dojem staršího zvířete.



Obr. 2.5 Samec Koulič.

Goméz: nejdůležitějším znakem jsou černě osrstěné testes, ocas bohatě osrstěn, jeho vřeteno není vidět, osrstění těla rovnoměrné, bílé zakončených pesíků málo, nejtmavěji zbarvené zvíře, kvalita srsti výborná, v lokomoci velmi aktivní.



Obr. 2.6 Samec Goméz.

Rarach: nejdůležitější znak jsou málo vyvinuté osrstěné testes a penis, vřetenno ocasu velmi zřetelné, ocas štíhlý, málo a krátce ostrstěný, světlá obličejová kresba, světlá srst na břicho, přecházející na dorzální stranu krku, kde jí v ose páteře rozděljuje zřetelný tmavý pruh, kvalita srsti dobrá, v lokomoci velmi aktivní zvíře.



Obr. 2.7 Samec Rarach.

Lucy: nejdůležitější znak jsou dva struky v tříselní krajině a vulva, v ostrstění ocasu prosvítá jeho vřeten, osrstění těla nerovnoměrné, přítomny nevýrazné lysiny, kvalita srsti se v průběhu pobytu na ostrově výrazně zlepšila, pomalejší lokomocí s absencí delších skoků budí dojem staršího zvířete.



Obr. 2.8 Samice Lucy.

Počet aye-aye v průběhu našeho výzkumu na ostrově vzrostl na celkem sedm zvířat. Samici Lucy se narodilo mládě, samec pojmenovaný Billy. Přibližně jeden měsíc jsme nebyli schopni Lucy nalézt, ta se poté objevila 15.9.2003 s mládětem v hnízdě v těsném sousedství s naší chatou a usedlostí domorodců. Pozorování zvířat jsme od tohoto dne až do konce pobytu na lokalitě zaměřili zejména na Lucy s Billym.

Další dvě aye-aye byly na ostrov introdukovány majiteli ostrova. 1.8.2003 byla vypuštěna mladá samice, pojmenovaná Darja. Byla odchycena předchozí den v 11:30 domorodcem v hnízdě na kokosové palmě poblíž vesnice Seranambe (14 km jihovýchodně od ostrova Aye-aye). Po zjištění hmotnosti (2,3 kg) byla samice vypuštěna na nejbližší kokosovou palmu, kde strávila zbytek dne. Sledována byla celou první noc na ostrově, před úsvitem jsme ji ale ztratili a do konce pobytu na ostrově se nám ji nepodařilo znovu nalézt.

Druhá aye-aye vysazená na ostrov byl starší dospělý samec pojmenovaný Fester. Byl dovezen na ostrov 24.9.2003 a místo jeho odchyty byla opět lokalita Seranambe. Jedinec byl zvážen (3,2 kg) a následně vypuštěn na stejnou kokosovou palmu jako samice Darja. Následující 4 noci přebýval na sousední kokosové palmě. Z důvodu soustředění pozornosti na Lucy s mládětem bylo následující pozorování Festera pouze anekdotické povahy.

2.3 Technické vybavení pro pozorování

Pro pozorování zvířat jsme používali bílé svítící diodové svítilny „čelovky“ Streamlight® se sedmi diodami v kombinaci s výkonnou příruční lampou pro upřesňování detailů, na níž byl použit červený filtr. Příruční lampa měla dosvit 1,6 km. Rušivost světla s různými druhy barevných filtrů jsme otestovali na nočních poloopicích kombách ušatých (*Galago senegalensis*) a kombách Garnettových (*Otolemur garnetti*) v ZOO Plzeň, a nakonec vybrali takové červené filtry, které zvířata ruší nejméně. Aye-aye byla v průběhu pozorování filmována digitální videokamerou SONY DCR-TRV230E za využití infračerveného snímání obrazu. Tato technologie v kombinaci se silným červeným světlem umožnila pořídit velmi ostré a detailní záběry. Aye-aye byly fotografovány digitálním fotoaparátem Nikon za použití vestavěného blesku, který zvířata jen minimálně rušil.

Pro pozorování detailů jsme používali dva dalekohledy „triedry“ s parametry 8 x 30 a 21 x 40.7.

Čas jednotlivých pozorování byl měřen digitálními hodinkami zobrazujícími sekundy. Pro orientaci na lokalitě, zejména v prvních týdnech pobytu, jsme používali turistickou buzolu.

2.4 Metodika sběru dat

Terénní studie probíhala od dubna do října 2003. Dva pozorovatelé habituovali čtyři jedince aye-aye na celonoční sledování. Proces habituace proběhl velmi rychle vzhledem k předchozí zkušenosti všech zvířat s přítomností lidí, včetně turistů. Sběr dat bylo možno začít již první den a během přibližně dvou týdnů se míra reakce zvířat na pozorovatele ustálila na velmi nízké hladině. Zvířata v některých případech před pozorovatelem ustupovala nebo vokalizovala (frkání), vliv pozorovatele na chování čtyř habituovaných aye-aye jsme však subjektivně hodnotili jako velmi nízký.

Rozvržení pozorování jednotlivých zvířat pro oba pozorovatele bylo určeno každý den před začátkem pozorování. Pro danou noc měl každý z pozorovatelů určené jedno konkrétní zvíře. Znalost obsazení jednotlivých hnízd zvířaty umožnila kontakt s předem určeným jedincem, na něhož pozorovatel u hnízda čekal. Pokud nebylo známo, kde která zvířata spí, byla jeho poloha odhadnuta na základě předchozí zkušenosti. Pozorovatel v takovém případě čekal u nejfrekventovanějších hnízd. Tím, že hnízda v okolí chaty byla nahloučena na relativně malém území, mohl jeden pozorovatel kontrolovat několik hnízd najednou. Pokud však z daného hnízda vylezlo jiné zvíře, pozorovatel již zůstal s ním a původně určeného

jedince dále nedohledával. Způsob dohledávání zvířat mohl do dat vnést zkreslení, neboť jednotlivé aye-aye byly pravděpodobně častěji nalezeny (a s jejich pozorováním bylo započato) pokud přespávaly v nejvíce frekventovaných hnízdech. V diskusi výsledků byl na toto možné zkreslení brán zřetel.

Pozorovatelé k hnízdu přicházeli před setměním, v 17:30 až 17:40. Jeden z pozorovatelů sledoval svého jedince pokud možno až do okamžiku, kdy zalezl zpět do hnízda. Pozorování končilo min 15 min po poslední známce aktivity aye-aye uvnitř hnízda, což mohlo být samotné zalezení, vyhlédnutí z hnízda nebo šramot uvnitř hnízda. Druhý pozorovatel sledoval své zvíře po většinu noci od jeho opuštění hnízda, ale kontakt se zvířetem končil o půlnoci. V průběhu kontaktu navíc zajišťoval fotodokumentaci a filmování. Pro oba pozorovatele platilo, že pokud byl kontakt se zvířetem v průběhu noci ukončen (např. když zvíře pozorovateli zmizelo), pozorovatel se snažil zvíře najít v jeho domovském území nebo ochozech. Pokud neuspěl, dohledával jiné zvíře, které pak sledoval co nejdéle. Pozorovatelé maximalizovali čas paralelního kontinuálního pozorování dvou zvířat.

V průběhu celého pozorování byl zaznamenáván pohyb zvířete po ostrově, a to u jednoho z pozorovatelů na úrovni jednotlivých sektorů, u druhého z pozorovatelů na základě individuálně rozlišených a zmapovaných stromů.

Záznam behaviorálních projevů aye-aye probíhal technikami Focal Animal Sampling, Instantaneous Scan Sampling a *Ad Libitum* Sampling [Altmann 1974]. Focal Animal záznam probíhal současně s Instantaneous Scan záznamem v tzv. fokálních periodách, které trvaly vždy 30 minut. Ty se střídaly podle předem určeného plánu s *Ad Libitum* periodami, které trvaly 30 minut nebo déle. Fokální periody obou pozorovatelů byly synchronizovány tak, aby začínaly ve stejný čas v celou hodinu (např. 18:00, 19:00, atd.) nebo půlhodinu (např. 17:30, 18:30, atd.). Na začátku každé fokální periody bylo zaznamenáno momentální počasí (stupeň zatažení oblohy, stupeň intenzity větru a intenzita deště, viz Etogram) a jeho případné změny v průběhu pozorování.

V průběhu záznamu Focal Animal Sampling se pozorovatel snažil udržet pozorovaného jedince ve svém zorném poli v dostatečném osvětlení a vedl co nejvíce kontinuální psaný záznam vybraných a předem definovaných projevů. Snahou bylo zachytit všechny proběhnuvší případy (v rámci zvolených projevů). Podmínky nočního pozorování zvířat v korunách stromů však naprostou přesnost znemožňovaly a určitý podíl projevů tak pozorovateli nutně unikl. Tuto chybu však subjektivně považujeme za velmi malou. Pokud se tím nezhoršila přesnost záznamu, i během fokálních period bylo možno zaznamenávat technikou *Ad Libitum* Sampling detailnější popis chování a jiné než vybrané projevy, podobně

jako u *Ad Libitum* period.. Přednost před standardním fokálním záznamem měl pouze *Ad Libitum* záznam sociálního chování, které pozorovatelé zaznamenávali co nejpodrobněji.

Souběžně s Focal Animal Sampling záznamem probíhal během fokálních period také Instantaneous Scan záznam chování téhož jedince. Každou celou minutu (počínaje minutou 1 a konče minutou 30) pozorovatel zaznamenal tzv. „minutkový“ či „momentkový“ snímek probíhajícího chování. Záznam byl opět založen na předem vybraných a definovaných kategoriích chování. Zaznamenávané aktivity nebyly vždy exkluzivní, v některých snímcích bylo zaznamenáno více paralelních aktivit. Bylo-li zvíře či chování špatně viditelné, do záznamu se označovalo písmenem x.. Kromě záznamu chování pozorovatel během „minutkového“ snímku zapisoval ještě také vyžívání substrátu (jeho typ, výška, průměr a sklon) a polohu těla nebo typ lokomoce.

Záznam *Ad Libitum* probíhal v době mezi jednotlivými fokálními periodami a pokud to neohrožovalo přesnost záznamu, tak i v průběhu fokálního záznamu. Záznam byl poměrně nenáročný a *Ad Libitum* periody sloužily především k obnovení pozorovatelovy koncentrace před započítím následující fokální periody. *Ad Libitum* záznam byl rovněž založen na seznamu předem zvolených a definovaných položek chování, nicméně jeho podstatnou součástí byl i detailní popis pozorovaných projevů a popis nově pozorovaných prvků chování. Cílem bylo zaznamenat co nejvíce, nikoli však nutně všechny případy vybraných projevů. Pozorovatel proto nemusel zvíře neustále udržovat ve svém zorném poli. Předmětem *Ad Libitum* záznamu byly tyto behaviorální projevy: sociální interakce, potravní chování, herní chování, pachové značení a vokalizace. Pro některé dny bylo možné předem stanovit prioritní témata pozorování, které budou mít přednost před ostatními nebo jiným záznamem, pokud nebude pozorovatel schopen je stihnout zaznamenat. Při pachovém chování bylo schématicky nákresem zaznamenáváno místo značení, konkrétní strom v daném sektoru a zaznamenána délka pachové značky. U vokalizace byl kladen zvláštní důraz na vokalizaci typu volání (viz kapitola 3.6.3 Vokalizace). Záznam sociálních interakcí měl opět přednost před všemi ostatními projevy.

Způsoby záznamu jednotlivých behaviorálních projevů aye-aye jsou uvedeny také v kapitole 2.6 Etogram u jednotlivých položek v podobě kódu na konci popisu (AD = *Ad Libitum* Sampling, FAS = Focal Animal Sampling a IS = Instantaneous Scan Sampling).

Noční trasa pozorovaného zvířete byla zpětně následující den zkontrolována a odhadnuta její délka. Zvláštní důraz byl kladen na místa pachových značek, na místa, kde probíhalo potravní chování (které zanechávalo výrazné stopy) a na podrobnosti, které byly během nočního sledování aye-aye nepostihnutelné.

Videozáznam, pořízený během kontaktu se zvířetem, byl zpětně přepsán v kontextu výše zmíněných metod, tj. metodou minutových snímků doplněných podrobným *Ad Libitum* záznamem. Doba strávená pořizováním videozáznamu tudíž není vypuštěna ze záznamu pozorovaného chování.

Tato diplomová práce pracuje s daty z 1021 hodin pozorování, z nichž je 378 hodin fokálních period čtyř habituovaných jedinců aye-aye (Goméz, Koulič, Rarach a Lucy).

2.5 Statistická analýza dat

Analýza všech dat proběhla v programu JUMP, verze 3.2.2., s výjimkou Pearsonova exaktního testu, který byl počítán v programu SAS, verze 9.1. Kritická hodnota pravděpodobnosti byla zvolena 0,5.

V případě dat sbíraných technikou Instantaneous Scan Sampling jsme statistické testy neprováděli. Údaje sbírané během souvislého pozorování v intervalech pouhé 1 minuty jsou sekvenčně silně závislé (jedna aktivita je často zaznamenávána opakovaně), což znamená narušení podmínek použití statistických testů. Data jsou tedy prezentována a srovnávána přímo v podobě procentuálního zastoupení jednotlivých aktivit v rámci celého souboru dat. Tyto hodnoty považujeme za dostatečně reprezentativní vzhledem k dostatečné době pozorování a počtu snímků (Goméz $n=1611$ snímků, Koulič $n=1422$ snímků, Rarach $n=1701$ snímků, Lucy $n=3283$ snímků).

2.6 Etogram

Etogram behaviorálních projevů obsahuje apriorně definované aktivity aye-aye, které sloužily jako základ systematického záznamu chování pro účely jeho kvantifikace. Představuje omezený výběr položek komplexního etogramu aye-aye, sestaveného v rámci seminární práce (Jůnek 2002). U značné části pozorovaných aktivit je však jejich současný popis teprve výsledkem samotného pozorování. Jako takový je tedy proto uveden v kapitole 3 Výsledky.

2.6.1 Základní aktivity

2.6.1.1 Komfortní chování

Zahrnuje popisy projevů, které se týkají péče o tělo ať už své nebo partnerovo, a obsahuje také aktivity protahování a broušení zubů [Winn 1994b, Ancrenaz *et al.* 1994].

Čištění: zvíře jakýmkoli způsobem čistí kteroukoli část vlastního těla; nejde však o pouhé krátké (1 - 3 s) izolované poškrábání, jehož cílem zjevně není odstraňování nečistot nebo pročešávání srsti [*self-grooming*, Winn 1994b, Ancrenaz *et al.* 1994]; AL, FAS, IS.

Poškrábání: krátké (1 - 3 s) izolované poškrábání prstem nebo prsty, jehož cílem zjevně není odstraňování nečistot nebo pročešávání srsti; AL, FAS, IS.

Čištění partnera: jedno zvíře jakýmkoli způsobem čistí kteroukoli část těla druhého zvířete [*allogrooming*, Winn 1994b]; AL, FAS, IS.

Vzájemné čištění: dvě zvířata si navzájem jakýmkoli způsobem čistí kteroukoli část těla [*mutual grooming*, Winn 1994b]; AL, FAS, IS.

2.6.1.2 Potravní chování a explorace

Zahrnuje projevy související s vyhledáváním potravy a zkoumáním možných potravních zdrojů.

Vyhledávání potravy: zvíře aktivně vyhledává potravu, pomalu se pohybuje po substrátu, charakteristickou součástí hledání potravy je poťukávání třetím prstem na předměty či substrát (větve, kmeny), čenichání k objektům a hlodání zvolených objektů [*forage*, Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994, *searching for food*, Winn 1994b, *food-searching behaviour*, Carroll & Haring 1994]; AL.

2.6.1.3 Přesun

Zahrnuje aktivity spojené s přesunem v rámci domovského okrsku zvířete.

Přesun: zvíře se jakýmkoli způsobem nepřetržitě pohybuje z jednoho místa na druhé, nezahrnuje změny pozic těla [*travel*, Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994, *travelling*, Ancrenaz *et al.* 1994]; AL, FAS.

2.6.1.4 Sociální chování

Zahrnuje aktivity související se sociálními interakcemi jedinců.

Příchod: jakákoliv zaměřená lokomoce směrem k jinému zvířeti až do blízkosti; AL, FAS, IS.

Odhánění: jedno zvíře honí druhé ve zřejmém agonistickém kontextu [*chasing*, Sterling & Richard 1995, *chase*, Rendall 1993]; AL, FAS, IS.

Vytěsnění: zvíře jakýmkoli způsobem (hrozba, kontaktní agrese nebo pouze zaměřený příchod) cíleně odežene druhého jedince od zdroje, kterým může být místo, stín, potrava nebo sociální partner. Poté zůstane na místě a využívá daný zdroj (tj. neodnáší potravu nebo mládě, o které v interakci šlo) [*displacement*, Sterling & Richard 1995]; AL, FAS, IS.

Kontakt: dvě nebo více zvířat se dotýkají kteroukoli částí, nejde o agonistický, sexuální, usmiřovací či upokojující projev, sociální čištění srsti, tulení či držení mláděte; AL, FAS, IS.

Blížkost: dvě nebo více zvířat ve vzdálenosti na pohodlné dosažení rukou (tj. nemusí při dosahování k druhému zvířeti vychylovat trup), je to vzdálenost přibližně 30 cm; AL, FAS, IS.

Prekopulační aktivita: samec přichází k samici (partnerovi) zezadu, snaží se samici obejmout, jednou přední končetinou ji chytá za hřbet a tlačí ji k sobě; zadníma nohama se chytá jejích kotníků [Winn 1994a]; AL, FAS, IS.

2.6.1.5 Mateřské chování

Zahrnuje aktivity týkající se vzájemných interakcí matky a mláděte.

Nošení mláděte: matka nosí mládě v tlamě, tělo mláděte drží v zubech [Carroll & Haring 1994, Winn 1994b, Feistner & Ashbourne 1994]; AL, FAS.

2.6.1.6 Hra

Jedná se o aktivity související s herními projevy více zvířat nebo jednotlivce.

Hravá honička: jedno zvíře hravě honí druhé [*chasing*, Feistner & Ashbourne 1994, Andriamasimanana 1994]; AL, FAS, IS.

Hravé zápasení v závěsu: zvířata spolu zápasí předními končetinami, v závěsu za zadní končetiny na větvi hlavou dolů [Andriamasimanana 1994]; AL, FAS, IS.

Hravé šermování končetinami: dvě zvířata proti sobě nebo jedno proti druhému hravě chňape předními končetinami, nejde o agonistický projev; AL, FAS, IS.

Hravé kousání: jedno zvíře hravě a jemně kouše druhé, není to agonistický projev [Winn 1994b]; AL, FAS, IS.

Výzva ke hře: jedno zvíře se snaží jakýmkoli způsobem (např. skákáním po zemi, kolem partnera a na partnera) přimět ke hře jiné zvíře, které si nehraje nebo hraje samo či s někým jiným [Winn, 1994b]; AL, FAS, IS.

2.6.1.7 Vokalizace

Frkání: rychlá série 2 krátkých podobných zvuků, druhý zvuk v širším rozpětí frekvence (do vyšších frekvencí), hlučnější (čímž připomíná lidské škytání) [*sneeze*, Stanger & Macedonia 1994, Sterling & Richard 1995]; AL.

Volání: nejvariabilnější vokalizace, variabilita je plynulá, vydáváno hlasitě, tiše i téměř neslyšně [*iip*, Stanger & Macedonia 1994, *eeek*, *aak*, Sterling & Richard 1995]; AL.

Výkřik: vysoký, dobře slyšitelný, výrazně tonální zvuk, bohatý na harmonické tóny [*scream*, Stanger & Macedonia 1994, *creee*, Ancrenaz *et al.* 1994]; AL.

Funění: slyšitelné vyfrknutí nosem [*snort*, Stanger & Macedonia 1994, Sterling & Richard 1995]; AL.

Skřípání: zvuk podobný cvrkání navijáku u rybářského prutu [*whirring*, Sterling & Richard 1995]; AL.

2.6.1.8 Vyměšování a pachové značení

Vyměšování: zvíře zaujímá stereotypní nehybnou pozici s pánví přikrčenou k substrátu a ocasem více či méně vztyčeným; AL.

Pachové značení (roztírání moči): zvíře močí na větev či kmen, přičemž se pohybuje v typické pozici s pánví sniženou, glans penisu (nikoliv řiť) se často dotýká substrátu, ocas je více či méně strnule vztyčený a přední část těla je vztyčena také; AL.

2.6.1.9 Inaktivita a odpočinek

Odpočívání: zvíře přerušuje lokomoci, nepohybuje se, odpočívá [*rest*, Ancrenaz *et al.* 1994]; IS.

2.6.1.10 Pozornost

Rozhlížení: zvíře se rozhlíží po okolí (otáčí hlavou), ale nefixuje pohled na žádný konkrétní objekt nebo směr; IS.

Sledování: zvíře po delší dobu (5 a více sekund) fixuje svůj pohled na určitý objekt (např. na jiné zvíře) nebo směr; IS.

Věření: zvíře viditelně větrí nosem do určitých směrů, hlava je zdvižena a mohou být patrné pohyby nosu; IS.

2.6.2 Polohy pozičního chování

Bipedie: zvíře jde po zadních končetinách nebo stojí na zadních končetinách bez opory [*bipedal stand*, Curtis 1992]; AL, FAS, IS.

Bipední stoj s oporou: zvíře stojí na zadních končetinách, předními se přitom opírá o předmět, substrát nebo partnera; AL, FAS, IS.

Chůze: zvíře se pohybuje po substrátu kvadrupední chůzí nebo během [*quadrupedal walking*, Curtis 1992, Ancrenaz *et al.* 1994, Curtis & Feistner 1994, *quadrupedal*, Winn 1994b]; IS. *Pozn. Pomalejší chůzi a rychlejší běh jsme nebyli s to spolehlivě rozlišovat.*

Ležení: zvíře leží na substrátu, váha těla spočívá na trupu [*lie*, Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994]; IS.

Lokomoce v závěsu: zvíře se pohybuje zavěšeno na substrátu za končetiny; IS.

Změna polohy: zvíře mění jednu stacionární polohu za jinou; IS.

Přelézání: zvíře přelézá z větve na větev tak, že zaujímá zřetelně náročnou polohu a alespoň jednou končetinou se drží jedné větve, zatímco jinou končetinou (nebo končetinami) se zachycuje větve druhé [*bridging*, Curtis 1992, *bridge*, Curtis & Feistner 1994, *cross a bridge formed by the leaves*, Andriamasimanana 1994, Ancrenaz *et al.* 1994]; IS. *Pozn. Kategorie je do jisté míry sběrná, protože aye-aye využívaly několika motoricky poměrně odlišných stereotypních způsobů přelézání, stejně tak jako některé méně standardní způsoby.*

Sezení: zvíře zaujímá sedící polohu, substrátu se dotýká zadní částí těla [*sit*, Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994]; IS.

Skákání: zvíře se pohybuje skokem z větve na větev [*leaping* Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994, Feistner & Ashbourne 1994, Ancrenaz *et al.* 1994, *jumping*, Winn 1994b, *jump along*, Andriamasimanana 1994]; AD, FAS, IS.

Slézání: zvíře slézá dolů po vertikálním nebo šikmém substrátu hlavou nebo ocasem napřed [*descend head-first* Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994, *head-first descent*, Feistner & Ashbourne 1994, *climbe down the trunks head first*, Ancrenaz *et al.* 1994, *descend tail-first* Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994, *climbe down the trunks tail first*, Ancrenaz *et al.* 1994]; IS.

Stání: zvíře stojí na substrátu na třech nebo čtyřech končetinách [*quadrupedal stand*, *tripedal stand*, Curtis 1992, *quadrupedal*, Curtis & Feistner 1994]; IS.

Šplhání: zvíře šplhá hlavou vzhůru po vertikálním nebo šikmém substrátu. Přední končetiny zvedají (spíše než nesou) váhu těla [*climb*, Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994, *climbing branches*, Feistner & Ashbourne 1994, *climbing*, Ancrenaz *et al.* 1994]; IS.

Vertikální závěs: vertikální nebo přibližně vertikální stacionární závěs na substrátu [*cling*, Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994]; IS.

Závěs: zvíře je zavěšeno na substrátu za jednu nebo čtyři končetiny a nepohybuje se [*suspension*, Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994, Winn 1994b]; IS.

2.6.3 Kategorie substrátu

Kmen: kmen stromu před prvním větvením nebo kmen palmy nebo ravenaly pod nejspodnějšími listy; FAS, IS.

Komplikovaný: komplikovaný substrát nezařaditelný mezi ostatní kategorie; FAS, IS.

Květenství banánovníku: květenství banánovníku (*Musa* sp.); FAS, IS. *Pozn. Nejčastěji jeho terminální část s nejmladšími, samčími květy.*

Kokosový ořech: plod kokosovníku (*Cocos nucifera*); FAS, IS.

Liána: popínavá rostlina, může jí být dřevina i bylina; FAS, IS.

List: bazální část řapíku, řapík a čepel listu palmy, banánovníku (*Musa* sp.) nebo ravenaly (*Ravenala madagascariensis*); FAS, IS.

Jiná plodenství: plodenství palmy *Raphia farinifera* a stromu *Artocarpus heterophyllus*; FAS, IS.

Platforma: plochý horizontální substrát, např. pařez; FAS, IS.

Plodenství kokosovníku: plodenství kokosovníku, stonek s vyvíjejícími se ořechy v různých stádiích; FAS, IS.

Přechodný: zvíře v daném okamžiku spočívá na více než jednom z ostatních typů substrátu; FAS, IS.

Stéblo bambusu: stéblo bambusu; FAS, IS.

Stvol: stvol banánovníku a *Typhonodorum* sp; FAS, IS.

Toulec kokosovníku: listen poupěte, květenství nebo plodenství kokosovníku; FAS, IS.

Větev: větev stromu nebo keře od prvního větvení po průměr do 1 cm [*branch*, Curtis 1992]; FAS, IS.

Větvička: větev stromu nebo keře, která má průměr menší než 1 cm; FAS, IS.

Vzduch: zvíře je ve vzduchu; FAS, IS. *Pozn.: v průběhu skoku nebo pádu.*

Zem: substrátem je zem [*floor*, Curtis 1992]; FAS, IS.

Nerozlišené: pozorovatel nedokáže substrát rozlišit (za ztížených podmínek pozorování); FAS, IS.

2.6.4 Průměr substrátu

Silný: průměr substrátu větší či roven 15 cm [*large diameter*, Curtis 1992]; FAS, IS.

Střední: průměr substrátu je 8-15 cm [*medium diameter*, Curtis 1992]; FAS, IS.

Tenký: průměr substrátu menší či roven 8 cm [*small diameter*, Curtis 1992]; FAS, IS.

2.6.5 Kategorie počasí

2.6.5.1 Oblačnost

Jasno: obloha je zcela bez jakékoliv oblačnosti; AL, FAS.

Skoro jasno: na obloze jsou jednotlivá oblaka až do úrovně zakrytí 25 % oblohy; AL, FAS.

Polojasno: obloha je z více než 25 %, ale ne více než 75 % pokryta oblaky; AL, FAS.

Skoro zataženo: obloha je pokryta oblaky z více než 75 %, ale ne zcela; AL, FAS.

Zataženo: obloha je zcela pokryta oblaky; AL, FAS.

2.6.5.2 Vítr

Bezvětrí: nevane žádný vítr, listí stromů se nepohybuje; AL, FAS.

Vánek: občasné mírné závany větru, které rozhýbají listí stromů; AL, FAS.

Slabý vítr: stálý jemný vítr, listí stromů se pohybuje; AL, FAS.

Střední vítr: stálý vítr, který ohýbá slabé větve v korunách stromů; AL, FAS.

Silný vítr: stálý vítr, který ohýbá koruny stromů a dále může sílit; AL, FAS.

2.6.5.3 Déšť

Neprší: nepadá žádný déšť, může jemně mrholit (vznášejí se drobné kapky vody); AL, FAS.

Poprchává: občasné jemné déšť, vsakuje se do půdy; AL, FAS.

Slabý déšť: stálý déšť, voda se vsakuje do půdy, voda kape z korun stromů; AL, FAS.

Střední déšť: stálý déšť, voda se nevsakuje do půdy, ohýbá listí stromů; AL, FAS.

Silný déšť: stálý déšť, voda se nevsakuje do půdy, voda souvisle teče z korun stromů, působí hluk, ohýbá listy a větve stromů, může dále sílit; AL, FAS.

3 Výsledky

3.1 Využití času (*Time budget*)

Podíly jednotlivých aktivit sledovaných zvířat jsme zaznamenali pro každé zvíře zvlášť. Byly stanoveny na základě minutových snímků a pro každé zvíře je počet minutových snímků uveden v textu i v grafech (viz následující stránka Obr. 3.1).

3.2 Hnízdní aktivita

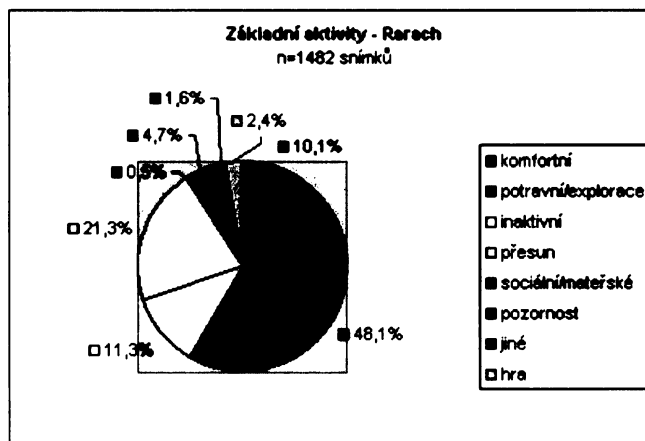
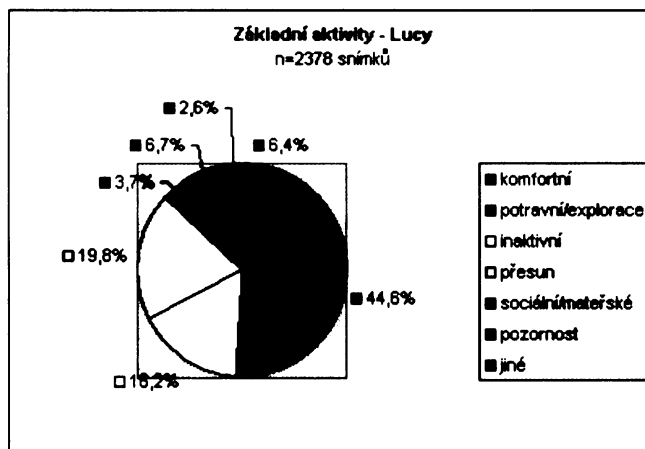
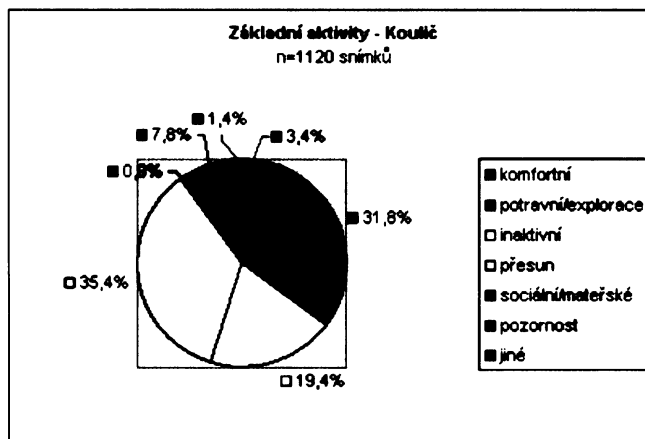
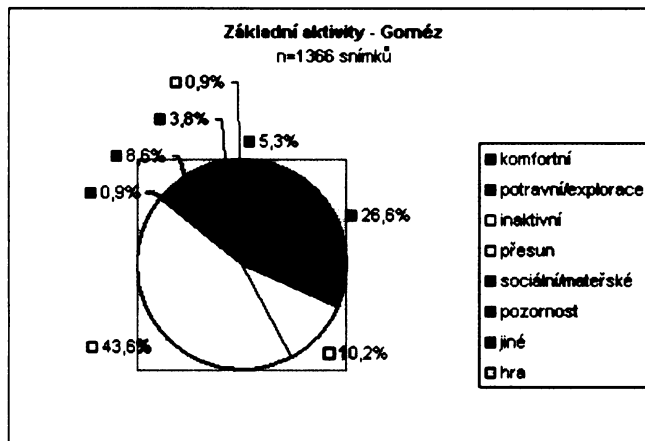
Sledované aye-aye trávily světelnou část dne spaním v hnízdech, která si budovaly téměř výhradně v korunách palm. V hnízdě spí dospělá či již odstavená zvířata jednotlivě (s výjimkou Raracha, který i po osamostatnění strávil minimálně jednu noc v hnízdě se svou matkou Lucy), opouštějí je s přicházejícím soumrakem a zpět do nich zalézají před rozedněním.

3.2.1 Umístění hnízd

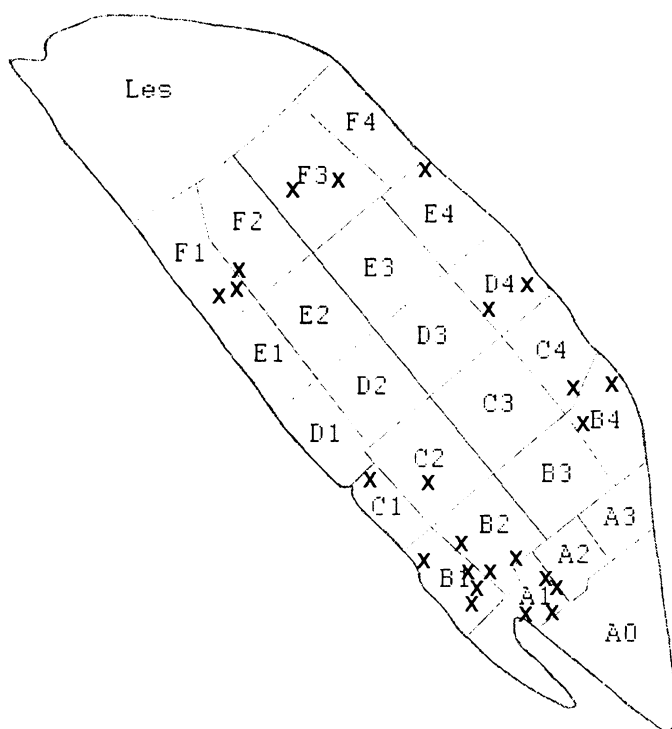
Aye-aye na studované lokalitě stavěly svá hnízda na kokosových palmách, kromě dvou výjimek. První výjimkou bylo hnízdo v koruně palmy olejné a druhým případem využití jiného druhu rostliny pro přespání byla situace, kdy samice Lucy s mládětem Billym strávila jeden den v mohutném trsu bambusu.

Kulovitá hnízda o průměru přibližně do jednoho metru byla v koruně palm umístěna v růžici listů a jejich přítomnost nebyla v některých případech pozorovatelná. Některá dobře skrytá hnízda jsme objevili teprve tehdy, když ho pozorované zvíře použilo. V jiných případech jsme našli hnízda zpravidla podle chuchvalců suchých listů jiných rostlin, např. bambusu nebo hintsy, které z koruny kokosové palmy čněly. Dobrým ukazatelem na přítomnost hnízda na palmě byly také ukousané terminální konce listů palmy (viz Obr. 3.4) nebo sousedních palm. Za dobu našeho pobytu jsme našli 26 hnízd na různých kokosových palmách, které byly využívány čtyřmi studovanými aye-aye. Z těchto hnízd bylo 13 hnízd v bezprostřední blízkosti (do 50 m) usedlosti správce ostrova, naší chaty a hlavní stezky vedoucí po ostrově (viz Obr. 3.2).

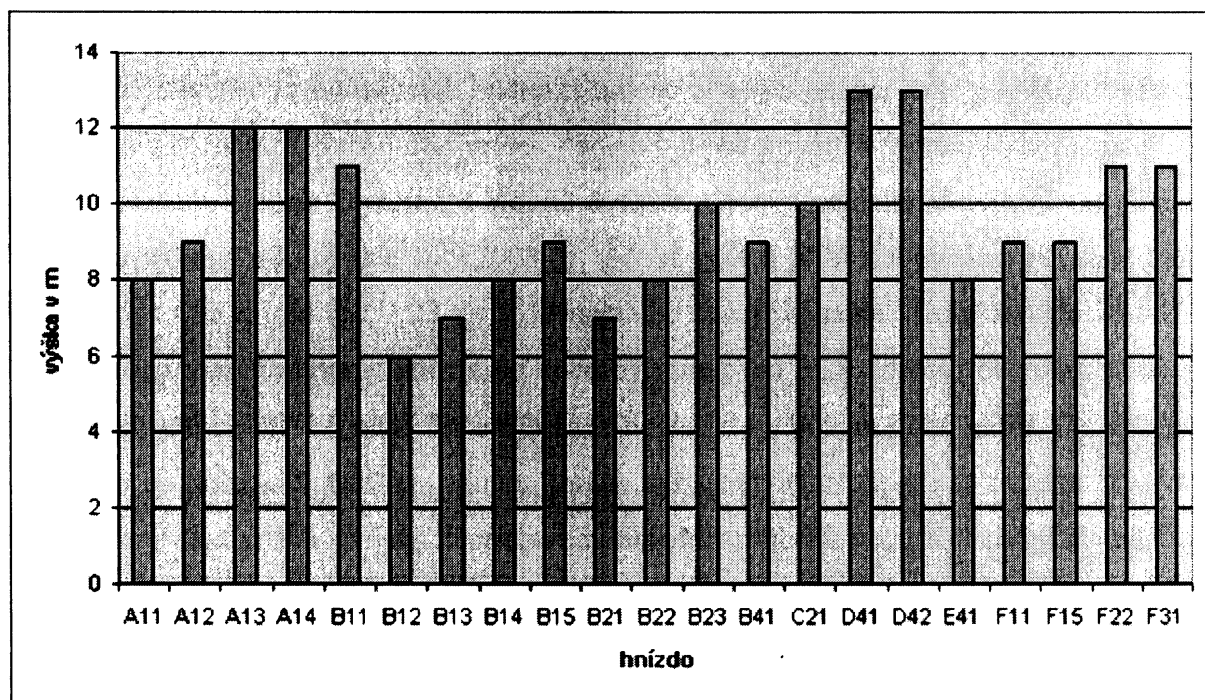
Nejmenší výška umístění hnízd v korunách palm byla pozorovateli odhadnuta na přibližně 5 m, nejvýše umístěné hnízdo bylo přibližně 13 m (viz Obr. 3.3).



Obr. 3.1 Podíly základních aktivit jednotlivých aye-aye.



Obr. 3.2 Nákres přibližného rozmístění hnízd v sektorech na studované lokalitě. Křížky označují hnízda



Obr. 3.3 Histogram výšek jednotlivých hnízd. Kód hnízd představuje označení sektoru (písmeno a první číslice) a pořadí zbudování či nalezení hnízda (druhá číslice).



Obr. 3.4 Ukousané terminální konce listů kokosové palmy jsou jedním z ukazatelů na přítomnost hnízda aye-aye v koruně palmy. Hnízdo samotné v případě této palmy nebylo ze země vidět.

3.2.2 Stavba hnízda a jeho konstrukce

Při činnostech souvisejících se stavbou nebo úpravou hnízda jsme pozorovali všechna čtyři studovaná zvířata. Subadultní samec Rarach byl pozorován v 9 případech, Samice Lucy v 6-ti případech, Goméz čtyřikrát a Koulič dvakrát. Časově nejdelší aktivita úpravy hnízda byla zaznamenána u Lucy dne 16.9.2003 (tj. v době péče o přibližně měsíc a půl staré mládě Billyho), a to 96 minut (od 2:23 do 3:59 místního času). U samce Kouliče byla 11.8.2003 zaznamenána aktivita úpravy hnízda po dobu 67 minut (od 3:29 do 4:36 místního času). Ve většině případů ke stavbě nebo úpravě hnízda docházelo v pozdní době noční aktivity, před ulehnutím do hnízda. Subadultní samec Rarach byl ve čtyřech případech z celkových devíti pozorován při aktivitách spojených se stavbou hnízda v průběhu noci. Konkrétně se jednalo o časy 1:36, 23:02, 1:26 a 23:42. Jednalo se spíše o hravé chování než o seriózní úpravu hnízd (viz kapitola Herní projevy).

Při stavbě hnízda aye-aye ukusovaly terminální část listu kokosové palmy nebo strhávaly z jedné strany čepele několik centimetrů až decimetrů dlouhou část s několika

lístky. Hnízdní materiál získávaly zpravidla ze stejné palmy, na níž se hnízdo nacházelo nebo na palmě bezprostředně sousedící. Poškozené listy palem byly jedním ze znaků přítomnosti hnízda. V tlamě pak aye-aye odnášela přibližně půl metru dlouhé části listu do koruny. Dalším materiálem ke stavbě hnízda byly větve dřevin, které rostly v blízkosti palmy, např. hintsi nebo liči. Aye-aye ukusovala až téměř 60 cm dlouhé větve s listy a v tlamě je nosila do hnízda, kde je dále upravovala. Méně častým stavebním materiálem byly čepele listů banánovníků a větvičky bambusu.

Aye-aye obvykle nepřenášely hnízdní materiál na dlouhé vzdálenosti. S přenášením měla zvířata často zřetelné potíže a v řadě případů při přenášení docházelo k upuštění materiálu (n=9 případů). Detailní manipulace s hnízdním materiálem v koruně nebylo možné pozorovat.

Díky postupnému opadu listů kokosových palem se hnízda aye-aye po čase uvolní a spadnou na zem. Za dobu našeho pobytu jsme našli 2 spadlá hnízda a provedli jsme jejich inspekci. Hnízdo ze sektoru F1, jehož rozbor je uveden v Tab. 3.1, mělo konstrukci z větví liči, z nichž 6 bylo jednou překousnutých. Délka jednotlivých větví se pohybovala od 5 do 58 cm, průměrná délka větve činila 31,5 cm. Stěny konstrukce byly doplněny terminálními a i dále po středním vřetenu listu ukousnutými částmi listu kokosové palmy. Výstelka hnízda byla vytvořena z listů liči a z kousků pletiv lístků kokosové palmy. Průměr „misky“, na níž aye-aye ležela činil 28 cm.

Při inspekci hnízda samice Lucy ze sektoru E4 byly nalezeny dvě hnízdní výstelky, z nichž jedna, starší, byla postupně přidáváním nového materiálu při opravách hnízda začleněna do konstrukce stěny.

Tab. 3.1 Složení spadlého hnízda aye-aye.

Část hnízda	Dílů	Prům. délka (cm)	Rozpětí délek (cm)	
Konstrukce hnízda:				
Kokosové listy:	Špičky	13	41,5	13-65
	Střední části	12	24,8	15-49
Větve liči:	celé	40	31,5	5-58
	1x překousnuté	6	26,5	18-35
Výstelka hnízda:				
Miska z listů liči	1	28,0		
Kokosová vlákna	11	19,5		2-37
CELKEM DÍLŮ	82			



Obr. 3.5 Spadlé hnízdo aye-aye nalezené pod kokosovou palmou.



Obr. 3.6 Hnízdní výstelka s „miskou“ (označena šipkou).

3.2.3 Obývání hnízd

Aye-aye přespávají den v různých hnízdech, a to jak v hnízdech, která si postavil jedinec sám, tak v hnízdech, jež byla postavena jiným zvířetem. Hnízdo si aye-aye nebuduje pro každý spánek nové, ale dlouhodobě využívají již postavená hnízda (viz Obr. 3.7).

Jedno hnízdo bylo nejdéle souvisle obýváno po dobu 7 dnů, z čehož první 2 dny zde spal Goméz, poté 2 dny subadult Rarach a pak znovu 3 dny Goméz. Koulič, Rarach a Goméz také obývali po dobu 6 dnů jedno hnízdo, s tím, že čtvrtý den bylo prázdné (viz Obr. 3.7).

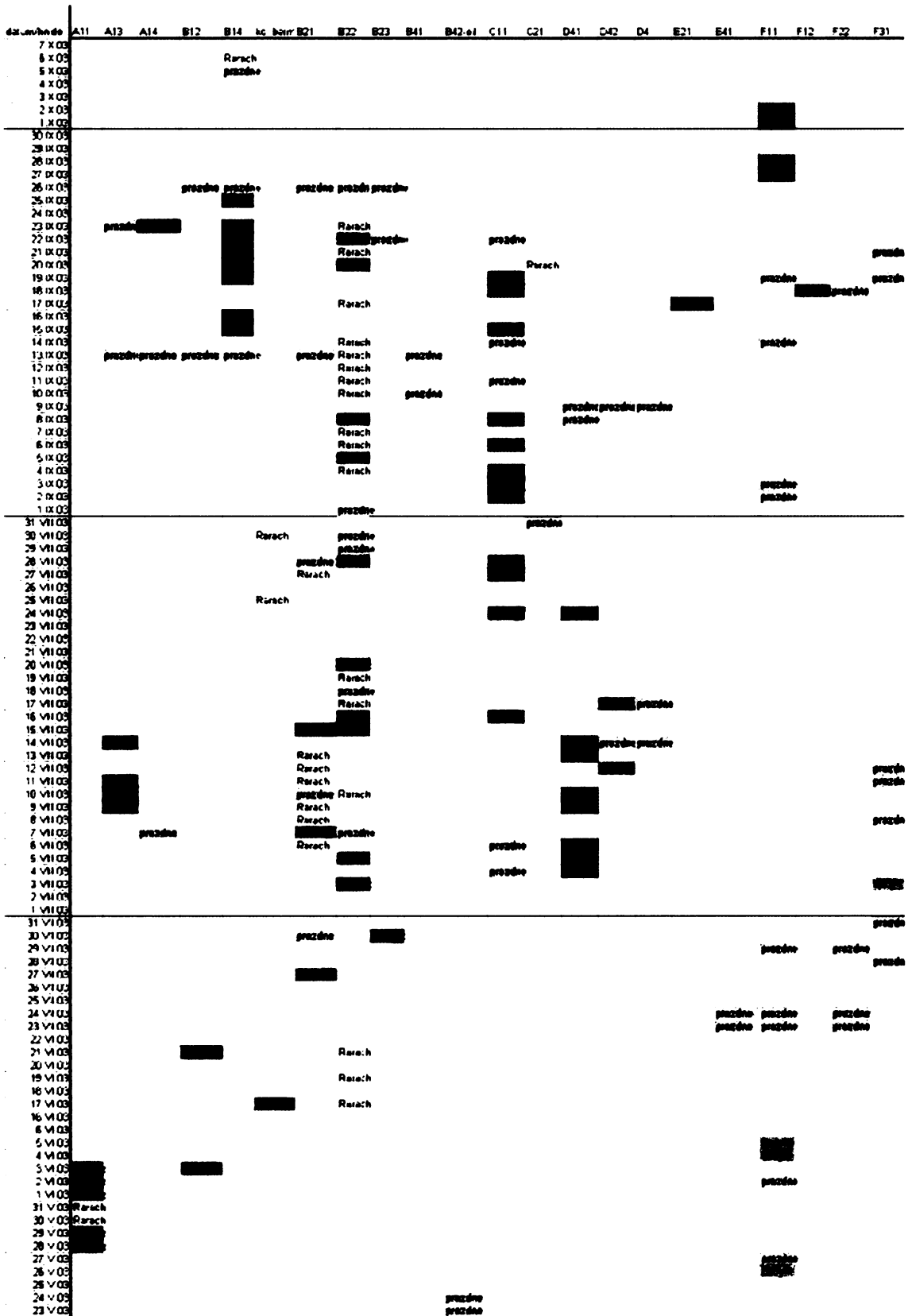
Nejdéle s přestávkami obývané hnízdo bylo od prvního záznamu dne 26.5.2003 do 3.10.2003 kdy se uvolnilo a spadlo vlivem osekání spodních listů domorodci.

Nejfrekventovanější hnízdo bylo na kokosové palmě vzdálené jen přibližně 20 m od příbytku domorodců, na němž se za 51 dnů (od 3.8.2003 do 23.9.2003) vystřídali samci Koulič, Goméz i Rarach. Hnízdo bylo za tuto dobu obýváno minimálně po 24 dnů.

Nejdelší sekvence po sobě následujících obývaní hnízda jedním zvířetem bylo zaznamenáno u subadulta Raracha, a to po dobu pěti dnů. Goméz strávil v jednom hnízdě nejdéle tři dny, Koulič dva dny. Samice Lucy s mládětem Billym obývala jedno hnízdo souvisle 5 dnů, poté jej změnila nejspíše z důvodů rušení pozorovateli a/nebo samci Gomezem a Rarachem. Těsně po porodu však jiné vzdálené hnízdo v méně navštěvované části ostrova obývala s mládětem po dobu možná až jednoho měsíce, kdy jsme jí dlouho nemohli dohledat. Po nalezení v tomto hnízdě strávila ještě 9 dní.



Obr. 3.7 Hnízdo postavené Gomézem na kokosové palmě (v kruhu). Hnízdo je zbudováno ledabyle na rozdíl od hnízda samice Lucy, které je kulovitěho tvaru s propletenou konstrukcí.



Obr. 3.8 Obývání hnízd jedinci aye-aye. Goméz-zelená barva, Koulič-modrá barva, Rarach-žlutá barva, Lucy-růžová barva, Lucy s mládětem-červená barva, prázdné hnízdo-šedá barva.

3.2.4 Opouštění a návrat do hnízda

Aye-aye opouštějí svá hnízda při soumraku. Dříve než jedinec hnízdo opustil, byl zpravidla nejdříve slyšet pohyb v hnízdě, někdy zvíře z hnízda vyhlédlo a rozhlíželo se. Tato skrytá aktivita v hnízdě mohla trvat i několik minut.

Subadultní samec Rarach opouštěl své hnízdo v průměrném čase 17:57 (SE=2 min, n=17 případů), Goméz vylézal z hnízda průměrně v 17:55 (SE=2 min, n=12 případů) a Koulič v 17:55 (SE=3 min, n=10 případů). Samice Lucy opouštěla své hnízdo jinak v době před porodem a po porodu. Data pro období před narozením mláděte prozatím nejsou zpracována, následující údaje se proto vztahují k době po předpokládaném porodu, tj. po 4.8.2003. Průměrný čas opouštění hnízda byl 18:44 (SE=11 min, n=14 případů).

Pro účel testování hypotéz o vlivu počasí a svitu měsíce jsme z analýzy vypustili samici Lucy, jejíž čas opuštění hnízda se progresivně měnil s tím, jak se narodilo a postupně vyvíjelo její mládě Billy. Mezi samci Rarachem, Gomézem a Kouličem nebyly nalezeny statisticky prokazatelné rozdíly ($F_{(2,36)}=0,82$, ns), proto jsme data pro všechny samce pro účel následujících analýz sloučili. Čas po západu slunce byl vhodnějším prediktorem vylézání z hnízda než místní čas, neboť vykazoval velmi nízkou variabilitu i střední chybu odhadu průměru (SE). Proto jsme dále pracovali s ním. Samci opouštěli svá hnízda průměrně 18 min po západu slunce (SE=0,9, n=32 případů). Třífaktorová analýza variance neprokázala vliv oblačnosti (jasno-polojasno/skoro zataženo-zataženo), intenzity větru (bezvětrí/vánek/slabý-střední vítr) a svitu měsíce (měsíc svítí/měsíc nesvítí) na čas vylézání z hnízda ($F_{(3,49)}=1,29$, ns). Vliv intenzity dešťových srážek nebylo možné z důvodu nedostatku dat otestovat. Z výsledků tedy vyplývá, že zkoumaní samci aye-aye dodržují pravidelný, pro všechny podobný čas opuštění svých hnízd bez ohledu na počasí.

Návrat aye-aye do hnízd, na rozdíl od vylézání, probíhal v daleko větším časovém rozpětí. Bylo zaznamenáno (n=15 případů), že aye-aye z hnízda ještě znovu vylezla na sousedící řapík listu, než v něm již zůstala.

Subadultní samec Rarach zalézal do hnízda v průměrném čase 4:13 (SE=9 min, n=11 případů), Goméz zalézal průměrně v 4:13 (SE=14 min, n=13 případů) a Koulič v 3:03 (SE=28 min, n=7 případů). Časy zalézání samice Lucy jsou stanoveny pro období, kdy pečovala o narozené mládě Billyho, s nímž hnízdo obývala. Průměrný čas zalézání Lucy byl 3:10 (SE=14 min, n=10 případů). Jednou byl zaznamenán případ, kdy samice s mládětem zalezla do bambusové houštiny již ve 23:22, a zůstala zde až do následující noci.

3.3 Pohyb po domovském okrsku

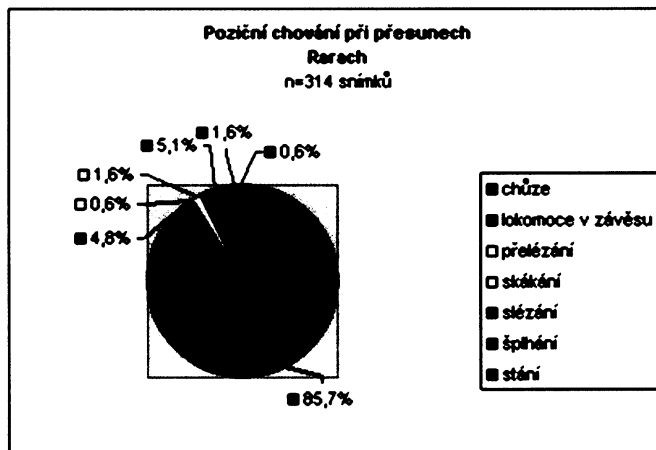
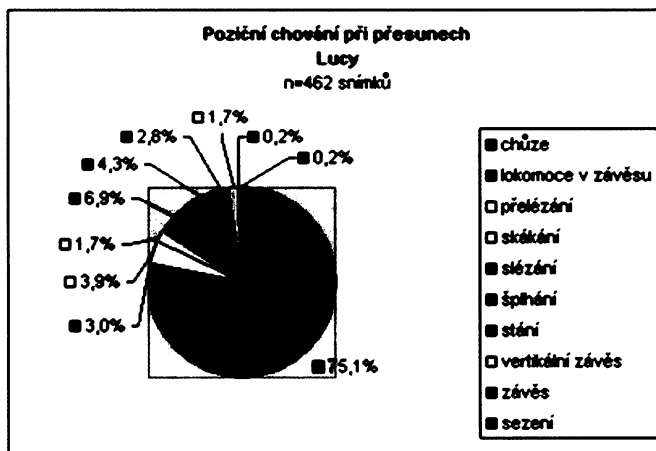
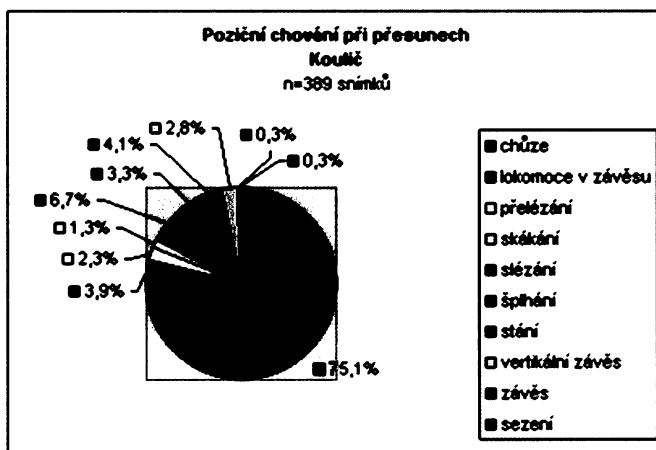
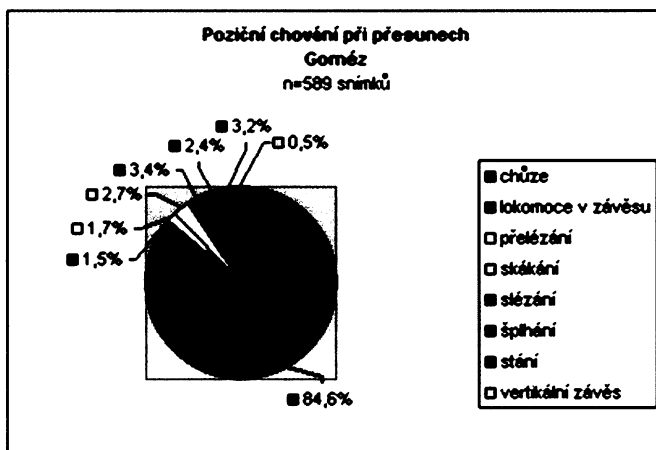
Detailní analýza pohybu po domovském okrsku a využití území je součástí doktorské disertace Stanislava Lhoty a v této diplomové práci mu proto není věnováno mnoho prostoru.

Aye-aye se pohybovaly zejména v korunách stromů, palem nebo vzrostlých bylin (98,5% snímků veškerých přesunů), na zem slézala nejčastěji samice Lucy (n=80 pozorování), která na zemi vyměšovala a také žrala spadlé kokosové ořechy. Lokomoční aktivita zvířat během přesunů v rámci domovského okrsku (n=1777 snímků) byla reprezentována zejména kvadrupední chůzí, šplháním a slézáním a lokomocí v závěsu.

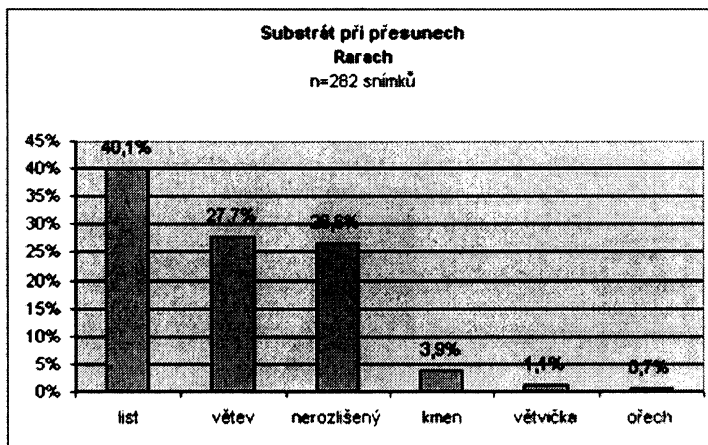
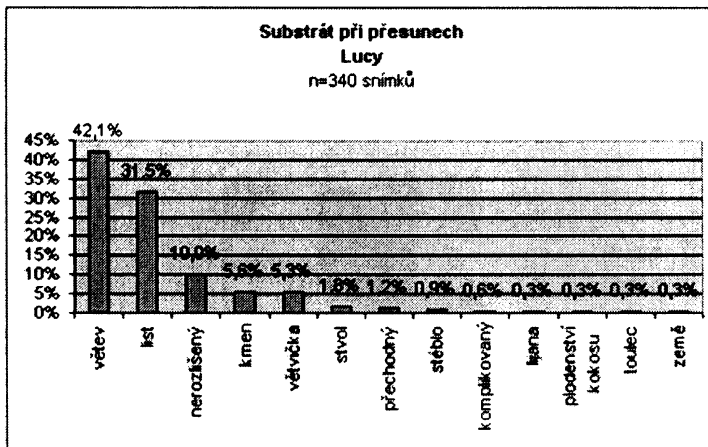
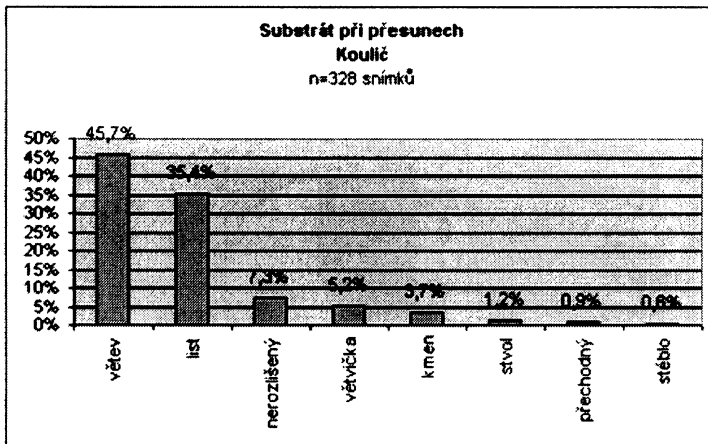
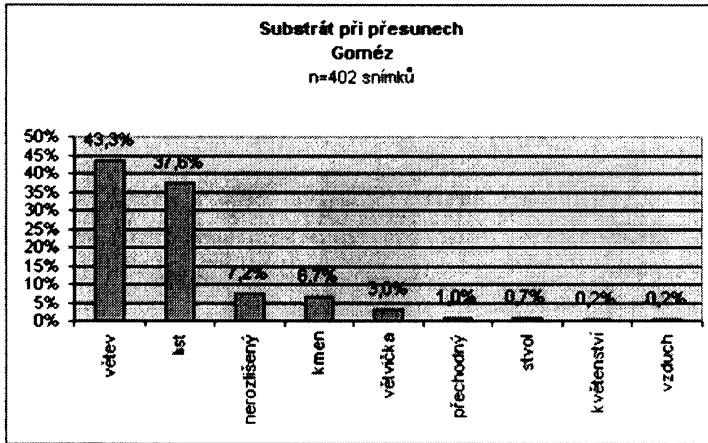
Lokomoční projevy, popisované v této kapitole, se týkají pouze přesunů zvířete z jednoho místa na druhé (ekvivalent anglickému „travel“), nikoli například lokomoce během potravního nebo sociálního chování. Do kategorie lokomočních projevů v průběhu přesunů jsou naopak zahrnuty i stacionární pozice (vertikální závěs, závěs, sezení a stání), pakliže se jednalo o součásti celkového projevu přesunu. Tyto stacionární polohy představují minoritní podíl (0,6% snímků všech přesunů u Raracha, 3,7% u Goméze, 4,9% u Lucy a 7,5% u Kouliče) a hrály svou roli v okamžiku, např. když jedinec volil další trasu nebo váhal před skokem.

U všech pozorovaných jedinců převládala při přesunech kvadrupední chůze, kdy všechna dospělá zvířata byla po většinu zaznamenaného času stráveného přesuny pozorována na substrátu větev. Pouze subadult Rarach častěji užíval pro přesuny substrát listy palem. Mladý samec Goméz byl z pozorovaných zvířat jednoznačně nejaktivnějším zvířetem. Za jednu noc byl schopen až třikrát obejít, zpravidla po běžně užívaných ochozech, celý ostrov. Naproti tomu subadultní Rarach se dokázal pohybovat za celou noc pouze na několika málo kokosových palmách a stromech v okruhu desítek metrů od palmy, na níž měl hnízdo. Při přemísťování se z jednoho stromu nebo palmy na druhou aye-aye volily přelézání (0,6% až 3,9% snímků všech přesunů) nebo skok (1,3% až 2,7% snímků všech přesunů).

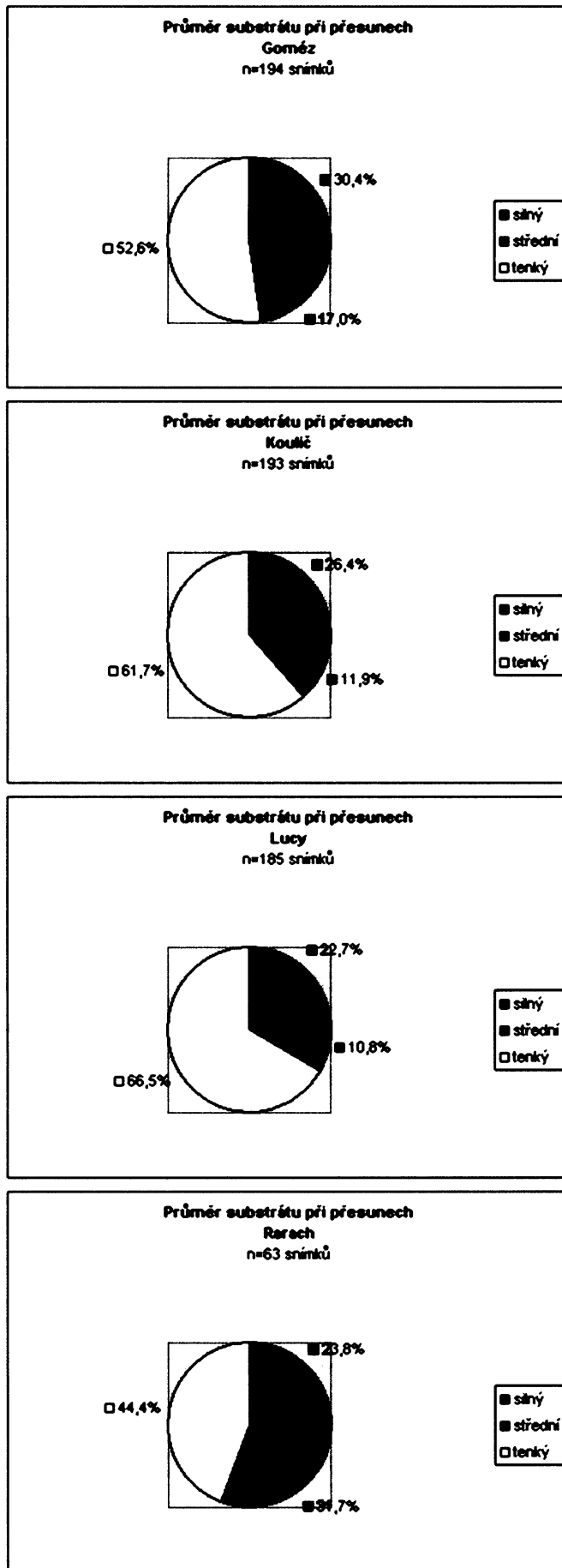
Podíl jednotlivých způsobů lokomoce při přesunech zvířat v rámci domovského okrsku byl stanoven pro každé zvíře zvlášť na základě minutových snímků.



Obr. 3.9 Poziční chování jednotlivých aye-aye během přesunů.



Obr. 3.10 Využití substrátu jednotlivými aye-aye během přesunů.



Obr. 3.11 Průměr substrátu využitého jednotlivými aye-aye během přesunů.

Goméz

Lokomoční aktivity mladého samce Goméze probíhaly v průměrné výšce 6,40 m (SE=0,18, n=501 snímků). Substrát měl průměrný sklon 29,4° (SE=1,60, n=305 snímků).

Koulič

Lokomoce Kouliče probíhala v průměrné výšce 6,47 m (SE=0,23, n=382 snímků) o průměrném sklonu substrátu 34,2° (SE=1,62, n=284 snímků).

Lucy

Lokomoce samice Lucy probíhala v průměrné výšce 6,29 m (SE=0,21, n=396 snímků) o průměrném sklonu substrátu 35,3° (SE=1,82, n=261 snímků).

Rarach

Lokomoce subadulta Raracha probíhala v průměrné výšce 8,07 m (SE=0,20, n=290 snímků) o průměrném sklonu substrátu 33,6° (SE=2,52, n=120 snímků).

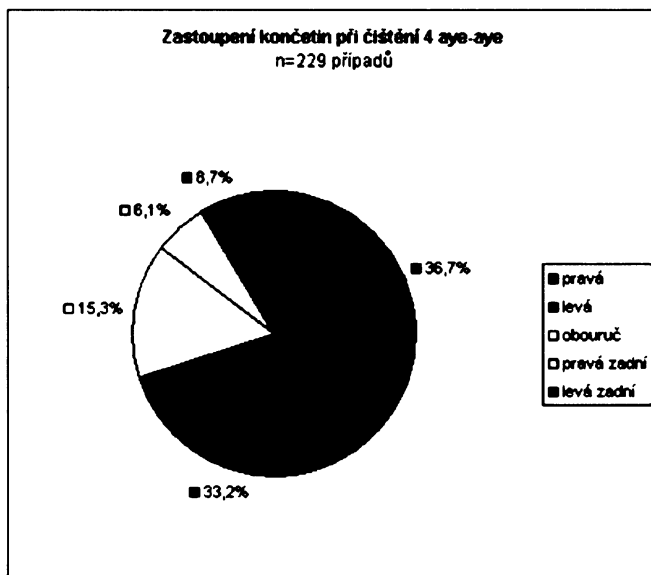
3.4 Komfortní chování

Kategorie komfortního chování zahrnovala projevy aye-aye týkající se péče o srst a vlastní tělo. Zařadili jsme sem čištění srsti, broušení zubů a protahování, a to s vědomím, že jde do jisté míry o „umělou“ sběrnou kategorii. Během čištění těla zvířete jsme rozlišovali dva projevy, a to samotné čištění a škrábání se. Na rozdíl např. od opic (Lhota, osobní sdělení) byly motorické projevy v obou případech velmi podobné a rozlišení spočívalo hlavně v rozdílu v délce projevu (krátké škrábání versus dlouhé, soustředěné čištění). Při čištění aye-aye přerušovaly jinou činnost a po různě dlouhou, níže přesně specifikovanou dobu čistily určitou část těla. Komfortní projevy chování aye-aye zahrnující čištění srsti i škrábání se (n=412 minutových snímků, 753 případů) následovaly obvykle krátce po opuštění hnízda jedincem. Další případy pak byly zaznamenány během celého průběhu noční aktivity.

Čištění probíhalo všemi končetinami, při kterém se uplatňovaly dlouhé prsty opatřené drápy. Detailní rozbor užití končetin při čištění srsti je uveden v grafu na Obr. 3.12.

Obličej, zuby, nos a uši si aye-aye čistily nejčastěji tenkým třetím prstem, který ale používaly také k čištění srsti na krku, na hlavě, na rukou a jiných částech těla (n=24 případů použití 3. prstu). Velká péče byla také věnována ocasu (n=43 pozorování), který aye-aye pročešávaly oběma předními končetinami v poloze zavěšeny hlavou dolů za končetiny zadní (n=22 pozorování). Pro čištění srsti využívaly také své řezáky, kdy srst jimi pročešávaly a jemně kousaly (n=17 případů). Po potravním chování si zvířata čistila nejvíce tu přední končetinu, kterou se krmila, a také celé tělo, zvláště v kontextu požívání mravenců v korunách kokosových palm.

Docházelo také k čištění jiného zvířete (n=45 případů). Z toho nejčastěji šlo o situace, kdy samice Lucy čistila mládě Billyho (n=33 případů), dále Goméz čistil Raracha (n=5 případů), Rarach čistil Goméze (n=2 případy), Rarach čistil Kouliče (n=2 případy), Lucy čistila Raracha (n=1 případ), Billy čistil Lucy (n=1 případ) a Koulič čistil Raracha (n=1 případ). Vzájemné čištění, kdy samice Lucy čistila Billyho a sama jím byla čištěna, bylo zaznamenáno v jednom případě.



Obr. 3.12 Podíly užívání končetin při čištění 4 jedinců aye-aye.

Mimo samotného čištění se aye-aye škrábaly na nejrůznějších částech těla, kdy se jednalo o krátké poškrábání, které neznamenalo přerušení probíhající aktivity (n=159 případů). Při škrábání se aye-aye užívaly přední (n=20 případů) i zadní končetiny (n=55 případů).

Aye-aye brousili zuby, konkrétně horní a dolní řezáky tím způsobem, že do diastemy mezi řezáky a moláry uchopily větev o průměru přibližně 2 cm a svíráním čelistí obušovaly vnitřní plochy řezáků (n=130 případů, Goméz 48, Koulič 17, Lucy 42 a Rarach 23). Větev si přidržovaly oběma předními končetinami. Nejčastěji probíhalo broušení zubů na stromech rodu *Artocarpus* (n=95 případů, 73% všech případů), *Intsia bijuga* (13 případů, 10% všech případů) a na nerozlišeném druhu bambusu (8 případů, 6% všech případů).

Při protahování se aye-aye zavěšovaly za zadní končetiny, visely hlavou dolů, přední končetiny měly napnuté směrem dolů a mírně od sebe a tělo bylo zřetelně propnuté (n=86 případů). Během protahování přivíraly oči. Protahování jsme pravidelně pozorovali krátce poté, co aye-aye opustily hnízdo. Docházelo ke němu však kdykoliv i v průběhu noční aktivity.

3.4.1 Individuální rozdíly při komfortním chování a poziční projevy

Goméz

U mladého samce Goméze jsme pozorovali čištění v 129 případech, přičemž délka jednotlivých čištění se pohybovala v rozmezí méně než jedna minuta do 8 minut (n=20 případů, jejichž délka byla změřena). Škrábání jsme u Goméze pozorovali v 44 případech, broušení zubů v 48 případech a protahování v 14 případech. Mladý samec Goméz při komfortním chování využíval průměrnou výšku substrátu 8,66 m (SE=0,55, n=67 snímků) o průměrném sklonu 19,5° (SE=2,67, n=41 snímků).

Koulič

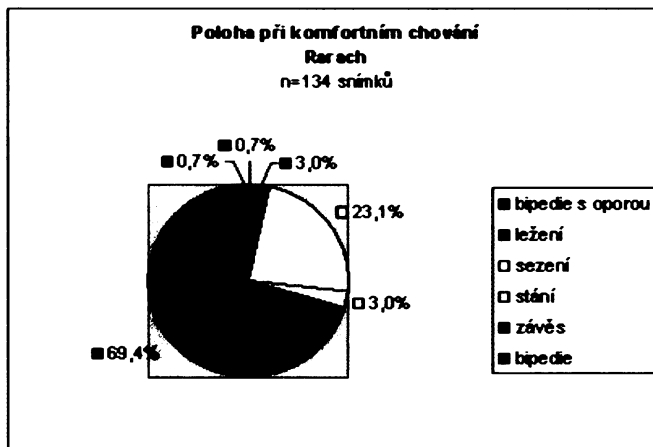
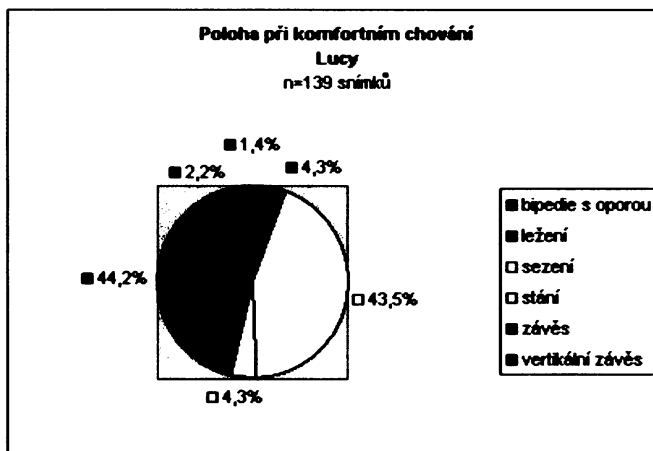
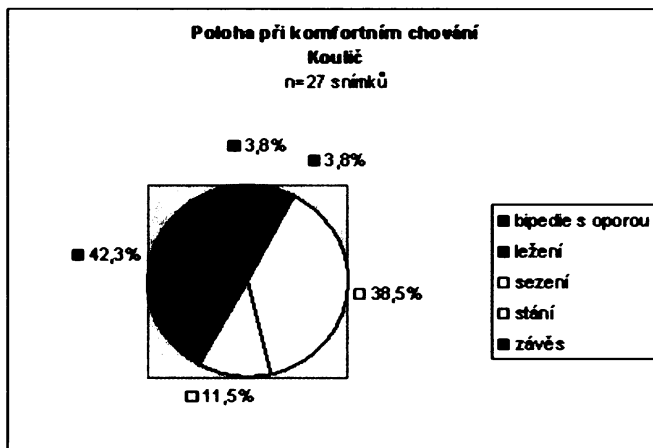
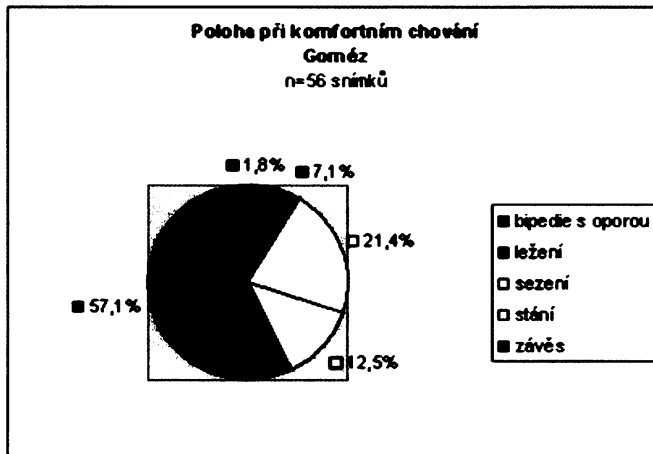
Dospělý samec Koulič byl pozorován při čištění v 57 případech. Délka čištění se pohybovala v rozmezí méně než jedna minuta až po 2 minuty (n=8 případů, jejichž délka byla změřena). Škrábání bylo pozorováno u Kouliče v 41 případech, broušení zubů v 17 případech a protahování v 3 případech. Samec Koulič využíval při komfortním chování průměrnou výšku substrátu 10,64 m (SE=1,02, n= 28 snímků), který měl průměrný sklon 12,8° (SE=3,18, n=29 snímků).

Lucy

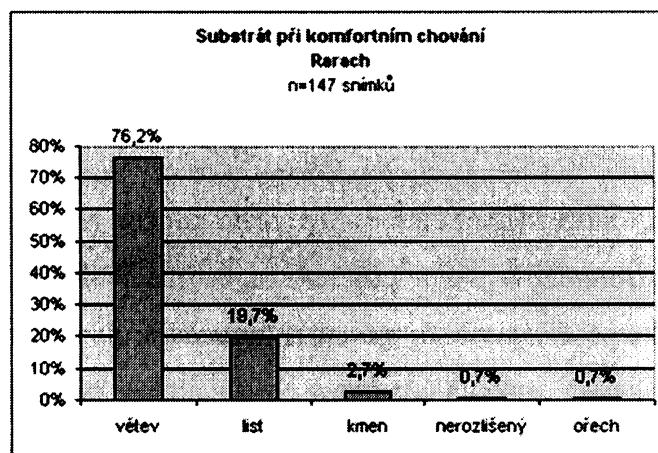
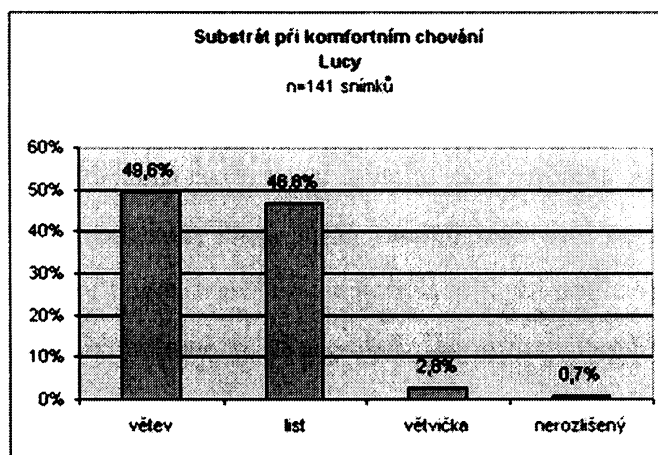
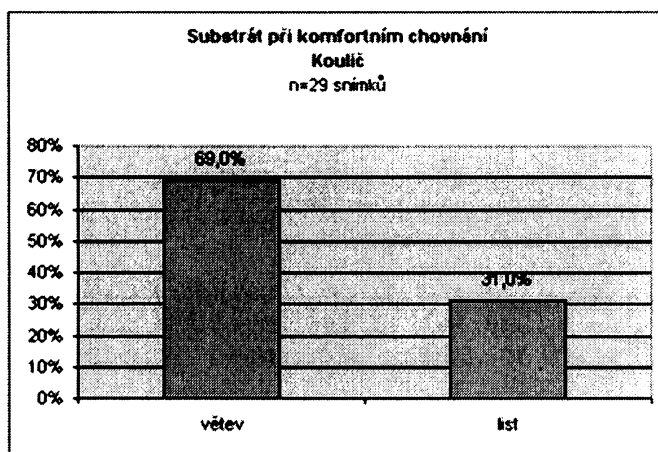
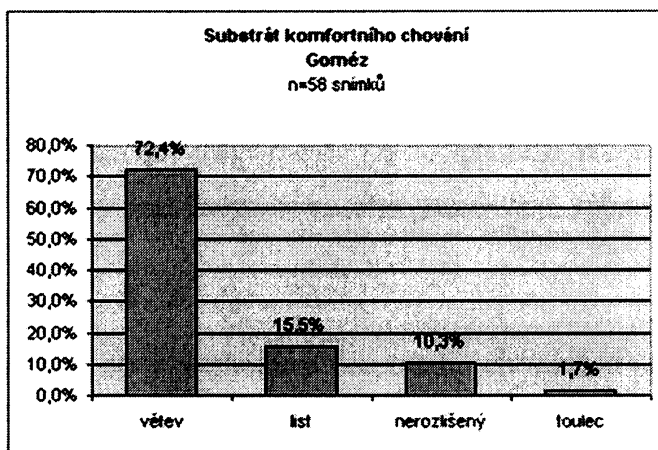
Samice Lucy byla pozorována při projevech čištění ve 228 případech. Délka jednotlivých čištění se pohybovala v rozmezí méně než jedné minuty až po 9 minut (n=38 případů, jejichž délka byla změřena). Škrábání bylo u Lucy pozorováno v 54 případech, broušení zubů v 41 případech a protahování v 36 případech. Samice Lucy využívala během komfortního chování průměrnou výšku substrátu 11,62 m (SE=0,66, n=118 snímků) o průměrném sklonu 15,1° (SE=1,50, n= 134 snímků).

Rarach

Subadultní samec Rarach byl pozorován při projevech čištění v 185 případech. Délka jednotlivých čištění se pohybovala v rozmezí méně než jedné minuty až po 12 minut (n=14 případů, jejichž délka byla změřena). Škrábání bylo u Raracha pozorováno ve 20 případech, broušení zubů v 23 případech a protahování v 33 případech. Subadultní samec Rarach využíval při komfortním chování průměrnou výšku 13,86 m (SE=0,44, n=146 snímků) o průměrném sklonu 17,6° (SE=1,70, n=129 snímků).



Obr 3.13 Poziční projevy jednotlivých aye-aye během komfortního chování.



Obr. 3.14 Využití substrátu jednotlivými aye-aye během komfortního chování.

3.5 Potravní chování

Kategorie projevů potravního chování a explorační (n=2493 snímků) byly sloučeny dohromady z důvodu nejasného rozpoznání. Často plynule přecházela jedna kategorie v druhou a explorační projevy souvisely, dle našeho pozorování, zejména s potravní aktivitou.

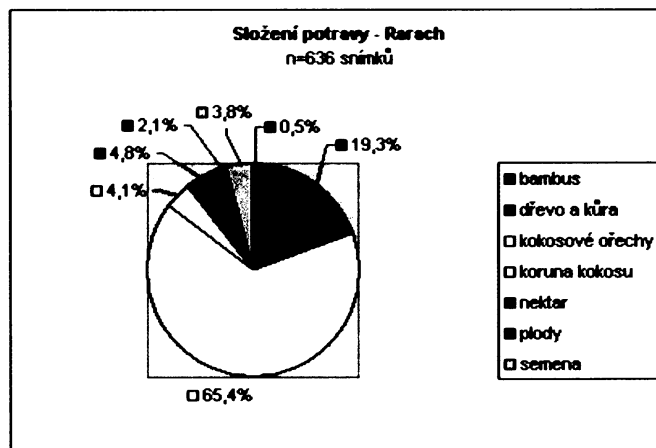
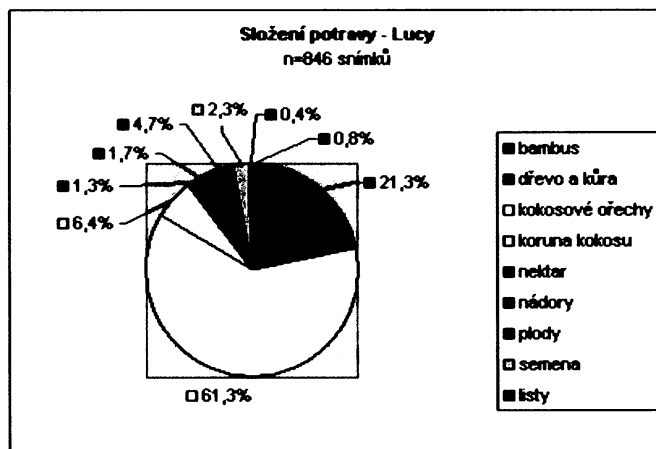
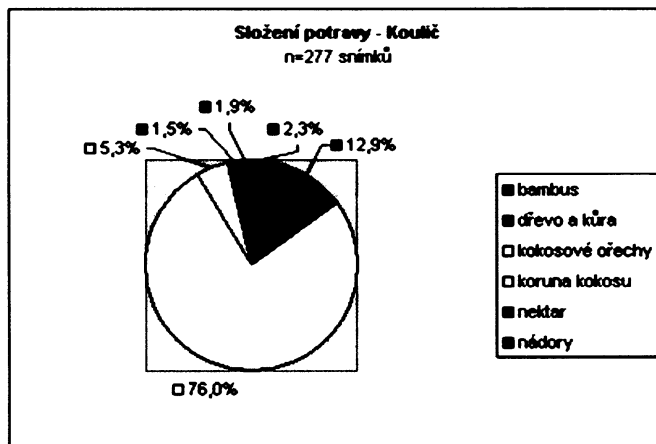
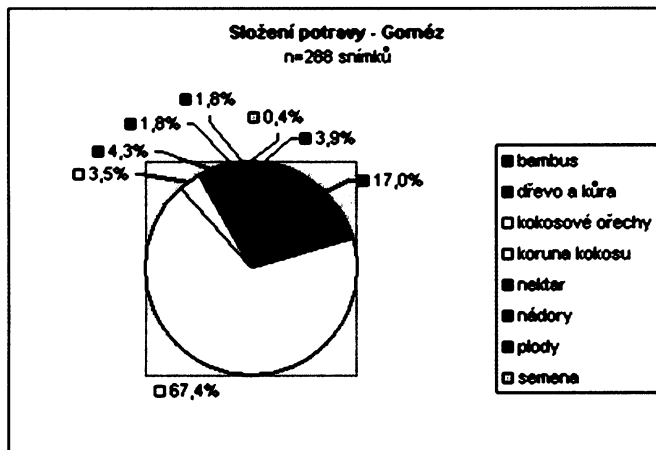
3.5.1 Potravní zdroje

Potravní zdroje jsou dány předmětem potravního chování, u něhož se zvíře nalézalo. Co bylo konkrétní konzumovanou potravou se zabývají následující kapitoly. Zde prezentované výsledky vyplývají z minutových snímků, udávají podíl času stráveného potravním chováním u toho kterého potravního zdroje a jsou uvedeny pro každé jednotlivé zvíře zvlášť (viz Obr. 3.15 na následující stránce).

3.5.1.1 Kokosové ořechy

Hlavní složku potravního spektra činily plody kokosových palm, kokosové ořechy (n=135 kokosových ořechů, 1282 minutových snímků, 56,9% – 72,2% času stráveného potravním chováním jednotlivých zvířat). Tyto plody (modifikované peckovice) vejčitého tvaru jsou opatřeny mezokarpem z tuhých vláken v němž je samotný kokosový ořech umístěn, a to v přibližně dvou třetinách oplodí vzdálenějších od stopky. Obsah pecky je vodnatý, zásobní pletivo semene (kokos) se začíná vytvářet na vnitřní straně endokarpu (skořápky) až během zrání plodu. V závislosti na zralosti ořechu pak měnilo zásobní pletivo (kokos) charakter od rosolovité konzistence, která se dá snadno seškrábat ze skořápky, až po tvrdou vrstvu kokosu. Z naší pozice pozorovatelů jsme nebyli schopni podle vnějšího vzhledu ořechu poznat stupeň jeho zralosti (nicméně se zkušeností, jakou mají například místní domorodci, stupeň zralosti poznat lze).

Aye-aye se prohlodávaly do ořechů na laterální straně oplodí, kde byla vrstva vláken i skořápka nejtenčí (Obr. 3.16). Aye-aye na povrch ořechu pořukávaly třetím prstem s nosem těsně u ořechu a pak se na vybraném místě do ořechu zakously. Horní řezáky byly zapřeny o povrch ořechu a spodními prokously povrch plodu. Vlákna trhnutím odstraňovaly až se prohlodaly na skořápku. Pro pozorovatele bylo snadné rozlišit zvuk hlodání vláken od zvuku hlodání skořápky. Při prohlodávání se do skořápky aye-aye odlamovaly její kousky a pokud jim překážely, tak odkusovaly také sterilní stopky plodenství kolem ořechů. Pořukávání na povrch ořechu nebo skořápky pokračovalo i v průběhu hlodání. Tekoucí šťávu ořechu aye-aye pily nebo ji nechávaly vytéci ven, poté kruhovitý otvor zvětšovaly na průměr přibližně 4 cm. Třetím nebo delším a silnějším čtvrtým prstem vyškrabovaly dužinu ořechu. Tu potom třetím



Obr. 3.15 Složení potravy jednotlivých aye-aye.

prstem napichovaly a podávaly do tlamy. Hypotézu, že aye-aye při zpracování kokosových ořechů používají oba třetí a čtvrtý prst k různým činnostem, jednoznačně potvrdil teprve videozáznam pořízený Nicolasem Gabrielem endoskopickou kamerou v ZOO v Jersey (subadultní samec Misaotra). Nicméně terénní pozorování a videozáznamy z Mananary silně svědčí pro existenci stejného chování i zde. Pozorovali jsme také situaci (n=9 pozorování), kdy aye-aye v přední končetině držela kus kokosové dužiny a zuby ji přímo ukusovala.

Jak bylo popsáno výše na základě videozáznamu ze ZOO Jersey, silnější a delší čtvrtý prst seškraboval z vnitřku skořápky dužinu, kterou si poté aye-aye do úst dopravovaly tenkým třetím prstem.

Nemáme k dispozici kvantitativní data, na základě kterých lze zjistit, zda aye-aye jsou schopny rozeznat stupeň zralosti kokosových ořechů. Nicméně se z našeho pozorování zdá, že dávají přednost ořechům mladším, které mají dužinu snadněji seškrabovatelnou ze skořápky. Usuzujeme tak, pomineme-li přímé pozorování kousků dužiny vyjmutých z ořechu, na základě zvuků vyškrabování dutiny ořechu prstem, kdy bylo pro aye-aye snazší získat měkkou dužinu, která se lépe vyškrabovala. Dále pak na základě úlomků skořápky a kousků oplodí, které při dobývání se do ořechu padaly na zem. Mladší ořechy mají skořápku světlejší a tenčí a pletivo semene (kokos) je více dužnaté než u zralých ořechů.

Zvířata se vracela k již prohlodaným ořechům vícekrát (n=42 případů žraní již otevřeného ořechu), několik dnů po sobě (n=3 dny). Využívaly také ořechů, které prohlodalo jiné zvíře před nimi (Koulič žral ořech otevřený noc předem Lucy). Samice Lucy žrala ořechy spadlé na zem (n=6 ořechů), z nichž již 5 bylo dříve otevřených. Z celkového počtu 69 ořechů konzumovaných Lucy, tvoří ořechy spadlé a konzumované na zemi podíl 8,7%. Prohlodaný ořech na palmě začíná podléhat rozkladu, zejména jeho dužina, a z palmě padá dolů. Tlející vnitřek prohlodaného ořechu, obsahující někdy také různá vývojová stadia dvoukřídlého hmyzu (Diptera), posléze fermentuje. Pozorovali jsme jeden případ, kdy Goméz pokračoval ve žraní ořechu na zemi, který před ním žrala Lucy. Rarach byl u ořechu jednou na zemi pozorován, nebylo však zřejmé, zda se jednalo o solitérní lokomoční hru nebo hlodal nebo žral spadlý ořech. Koulič na zemi nikdy u ořechu pozorován nebyl.

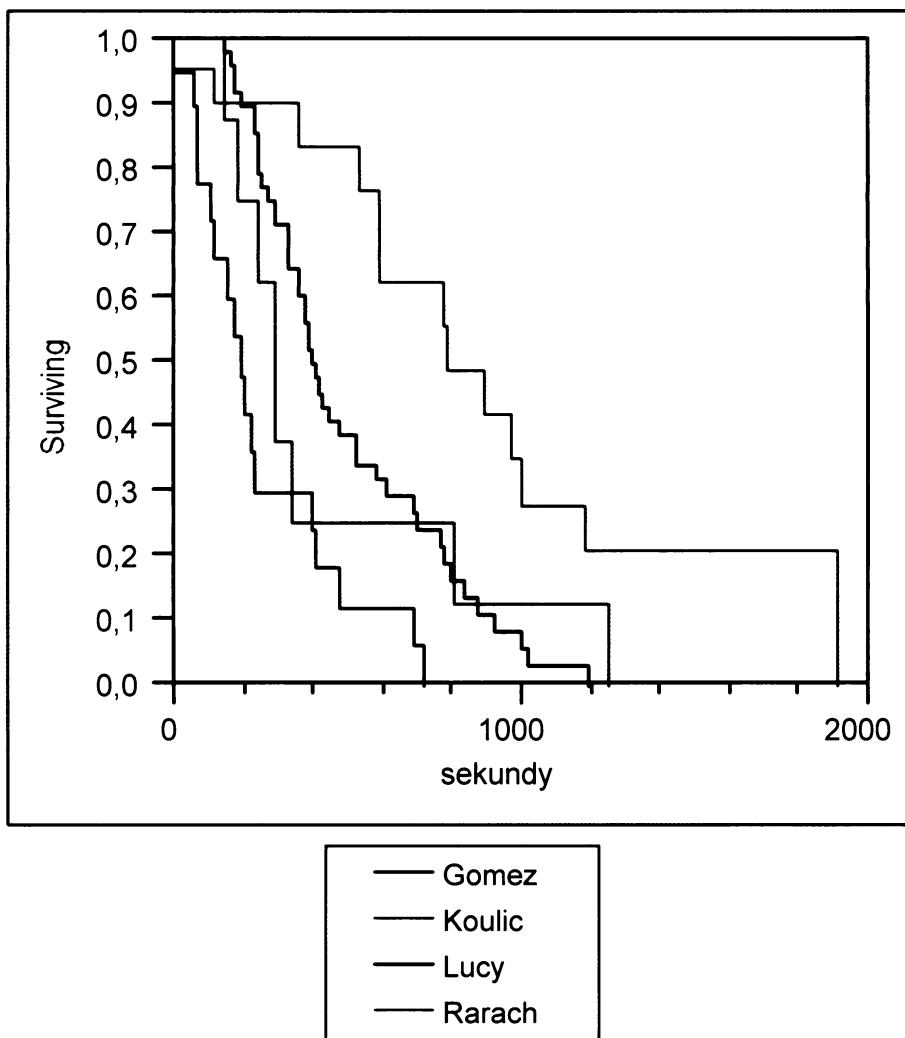


Obr. 3.16 Kokosový ořech s otvorem vyhlodaným aye-aye. Ořech byl nalezen na zemi a zbytky dužiny podléhají rozkladu.

Studovaným zvířatům trvalo prohlodání se dovnitř ořechu různě dlouho a s ohledem na náročnost této činnosti jsme otestovali naši hypotézu, že nejmladšímu zvířeti, subadultnímu samci Rarachovi, bude trvat nejdéle dobu se do ořechu prohlodat. Testovaná data se týkala situací, kdy jsme byli schopni zaznamenat začátek a konec hlodání ořechu (n=105 ořechů), tj. do okamžiku, kdy se zvíře prohlodalo skrz skořápku ořechu nebo situace, kdy zvíře od ořechu odešlo, aniž by se prohlodalo dovnitř.

Průměrný čas úspěšného prohlodání se do ořechu činil u subadulta Raracha 751 s (SE=131,0, n=13 ořechů), u Goméze 256 s (SE=50,5, n=17 ořechů), u Kouliče 450 s (SE=127,2, n=8 ořechů) a u samice Lucy 477 s (SE=39,4, n=44 ořechů).

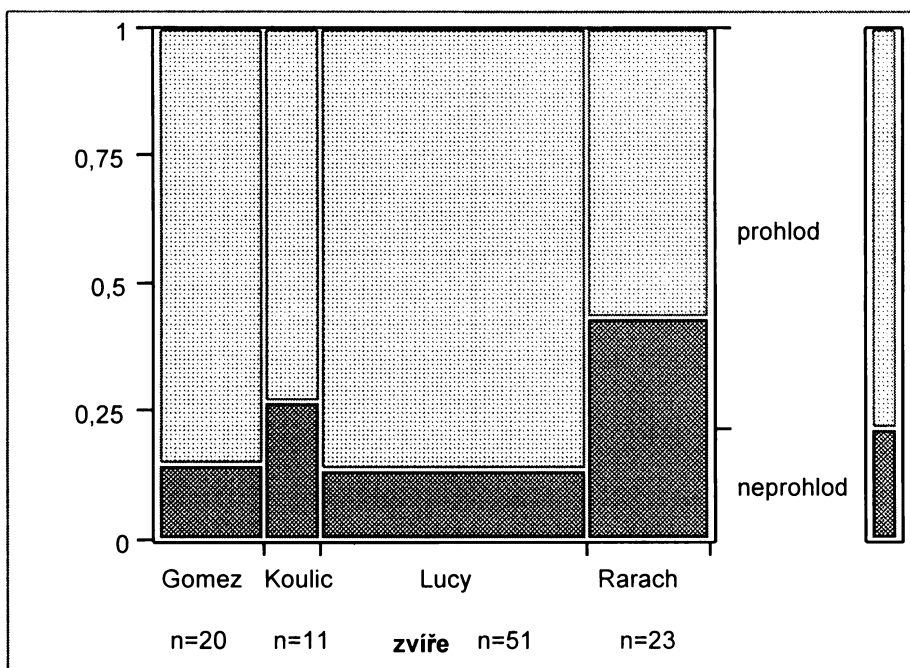
Vzhledem k vysokému podílu případů nedokončeného hlodání ořechů jsme pro analýzu doby hlodání použili Survival Analysis, která zohledňuje také délku trvání neukončených případů. Model dokládá signifikantní rozdíly mezi jednotlivci ($\chi^2=27,6663$, df=3, $p<0,0001$). Jak znázorňuje graf na Obr. 3.17, nejdéle trvá prohlodání ořechu Rarachovi.



Obr. 3.17 Graf zobrazuje rozdíly v délce doby hlodání kokosových ořechů jednotlivými zvířaty.

Poměrně velký podíl ořechů zůstal neotevřený a i v tom jsme zaznamenali individuální rozdíly. Subadultní Rarach byl u ořechů pozorován ve 23 případech (13 ořechů prohlodal, 10 ořechů neprohlodal), Goméze jsme pozorovali u 20 ořechů (17 ořechů prohlodal, 3 neprohlodal), Koulič byl pozorován u 11 ořechů (8 ořechů prohlodal, 3 neprohlodal) a samice Lucy byla pozorována u 51 ořechů (44 ořechů prohlodala, 7 neprohlodala).

Pro zjištění vlivu identity zvířete na to, zda je ořech úspěšně prohlodaný nebo nikoliv jsme použili kontingenční tabulku (Pearsonův exaktní test, PROC FREQ, SAS). Analýza ukázala signifikantní efekt identity jedince ($\chi^2=8,995$, $df=3$, $p=0,0294$). Jak je patrné z grafu (Obr. 3.18), nejvýraznější podíl neprohlodaných ořechů má subadult Rarach.



Obr. 3.18 Graf ukazuje podíly prohlovaných a neprohlovaných ořechů u jednotlivých zvířat. Na ose x (zvíře) je patrný poměr počtu zaznamenaných pozorování jednotlivců.

Pro detailní porovnání dvojic zvířat jsme použili Pearsonův exaktní test (PROC FREQ, SAS). Signifikantně rozdílná vyšla pouze jedna dvojice zvířat, a to subadult Rarach a samice Lucy ($\chi^2=7,9298$, $df=1$, $p=0,0076$). Průkaznosti se blíží dvojice Rarach a Goméz ($\chi^2=4,1133$, $df=1$, $p=0,0536$).

3.5.1.2 Semena *Terminalia catappa*

Semena získávala aye-aye kromě kokosových ořechů také z plodů druhu stromu *Terminalia catappa* ($n=28$ pozorování). Plody jsou peckovice eliptického tvaru, 3 až 4 cm dlouhé, ze stran zploštělé a obsahují po jednom úzkém, podlouhlém semeni. Oplodí je podobné oplodí vlašského ořechu, pecka uvnitř je silně sklerotizována (viz Obr. 3.19). Jak uvádí Tab. 3.2, na zemi námi sbírané plody mohou namísto semen obsahovat také larvy neurčeného druhu hmyzu. Tělo larvy obvykle vyplňuje celý obsah pecky. Zárodek je u řady plodů odumřelý a pecka je prázdná.

Pro orientaci jsme provedli několik namátkových sběrů a rozborů plodů spadných pod plodícími stromy. Tabulka udává podíly semen nebo larev v závislosti na stupni zralosti plodu. Je nutné zdůraznit, že jde o spadlé plody, které nemusí reprezentovat situaci na stromech (plody s odumřelým nebo mrtvým zárodkem mohou padat dříve než zdravé plody). Rozbor však silně naznačuje, že plody se semenem jsou čtenější než plody s larvou v pecce.

Tab. 3.2 Rozbor spadných plodů nalezených pod stromy *Terminalia catappa* (n=78).

Charakteristika plodu	Kategorie zralosti (ks)			%
	1	2	3	
plod se semenem	17	23	10	64,1
plod bez semene nebo s odumírajícím zárodkem	10	13	3	33,3
plod s larvou	1	1	0	2,6

Kategorie zralosti:

- 1 - zelené plody s nepříliš sklerotizovanou peckou a bez skvrn na povrchu plodu,
- 2 - zralé plody zelené až hnědé barvy s měkkým oplodím a skvrnami na povrchu plodu,
- 3 - nahnilé plody hnědé barvy nebo jen samotné pecky s tvrdou, sklerotizovanou peckou, semeno většinou shnilé.

V jednom případě mimořádně dlouhé sekvence požívání plodů (n=37 plodů, délka sekvence=63 minut) se nám podařilo nasbírat větší množství plodů, které nechala padnout na zem samice Lucy. Ze zbytků obsahu na stěnách pecky je zřejmé, že Lucy požírala jak semena, tak i larvy. Výsledky tohoto rozboru naznačují, nevychází však signifikantně, že v rámci nezralých plodů (viz Tab. 3.2 kategorie zralosti 1) Lucy rozlišovala a dávala přednost těm, které obsahovaly semeno nebo larvu (15 plodů) spíše než plodům s prázdnou peckou (jednostranný Fisherův test, $p=0,1192$). Ovšem plody s prázdnou peckou byly rovněž otevírané (n=8 případů).



Obr. 3.19 Požerek aye-aye na plodu stromu *Terminalia catappa*, který byl nalezen na zemi pod stromem.

3.5.1.3 Dužnaté plody

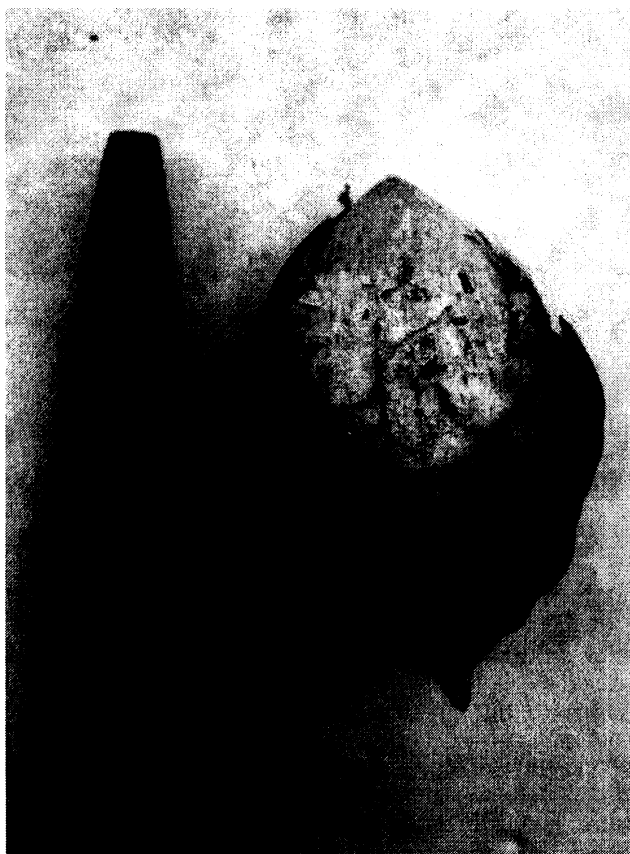
Co se týče dužnatých plodů, aye-aye využívaly zejména jackfruit, plody introdukovaného kultivovaného stromu *Artocarpus heterophyllus* (n=22 pozorování). Několik kilogramů těžká a desítky centimetrů dlouhá plodenství žluté barvy (viz Obr. 3.20) obsahují pod kožovitým obalem, v pletivech bohatých na latex, žlutě nebo bíle zbarvenou dužinu (přeměněné květní obaly), která v podobě kapsulí obepíná eliptická semena. Dužina je sladká a aromaticky voní. Aye-aye se dostávaly do zralých plodenství pomocí řezáků, kdy odtrhávaly obal, a poté opakovaným zasouváním čtvrtého prstu do vzniklé dutiny požíraly dužinu. Nezaznamenali jsme žádný případ použití tenkého třetího prstu při požívání dužiny. Nezaznamenali jsme také, že by aye-aye požíraly tento plod na zemi, kam po uzrání padá, a kde sice podléhá rychlému rozkladu, ale také obsahuje velké množství nejrůznějších druhů hmyzu.



Obr. 3.20 Plodenství stromu *Artocarpus heterophyllus*.

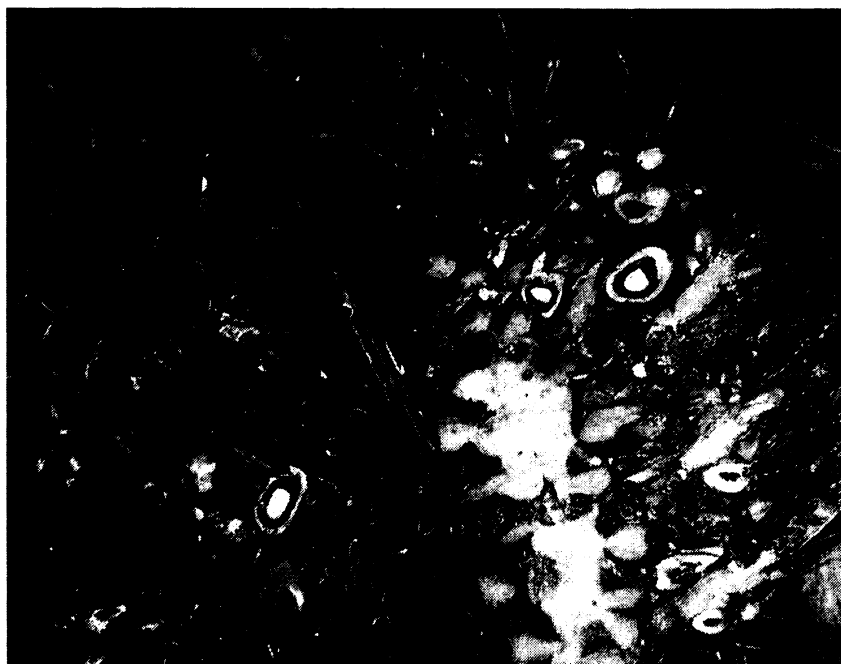
Kromě plodů stromu *Artocarpus heterophyllus* aye-aye, konkrétně samice Lucy požírala také o plody původní palmy *Raphia farinifera*, která na studované lokalitě rostla jen jedna. Plody jsou peckovice eliptického tvaru, přibližně 6 cm dlouhé, pokryté medově

zbarvenými čtyřbokými šupinami. Pod nimi se skrývá oplodí lýkovité konzistence s příchutí pryskyřice, které aye-aye řezáky, po oloupání plodu, požírala (n=1 pozorování). Plody při ohlodávání držela v předních končetinách. Veliká tvrdá pecka nebyla otevřena, ačkoli na peckách, které zvířata pustila na zen jsme našli stopy povrchových vhlodů, které však peckou nepronikly (viz Obr. 3.21). Plody rostou ve velikých plodenstvích, které visí z koruny dolů a aye-aye je odtrhávala pomocí předních končetin a řezáků.



Obr. 3.21 Požerek aye-aye na plodu palmy *Raphia farinifera*.

V plodenstvích introdukované kultivované palmy *Elaeis guineensis* (viz Obr. 3.22) aye-aye ohlodávaly na olej bohaté oplodí podlouhlých, temně červeně zbarvených plodů (peckovic), a to jeho apikální část, přičemž pecka zůstala vždy netknuta, stejně tak i většina oplodí kromě apikální části (n=2 pozorování). Zdá se, že v podstatě neodlišitelné požerky na plodech zanechávaly také krysy. Plody aye-aye trhaly řezáky z plodenství a při ohlodávání je držely v předních končetinách. Na studované lokalitě byly pouze tři plodící palmy olejně, z nichž pouze dvě měly charakter stromů, třetí z nich byla pouze přízemní s plodenstvími téměř u země. Nelze proto posoudit, zda je malý počet pozorovaných případů důsledkem nedostupnosti tohoto potravního zdroje nebo selektivity aye-aye.



Obr. 3.22 Průřez plodenstvím a jednotlivými plody palmy *Elaeis guineensis*.

Na ostrově bylo sezónně k dispozici velké množství jiných plodů, kterých si aye-aye nevěšimaly. Konkrétně se jednalo o plody stromů *Artocarpus comunnis*, *Mangifera indica*, *Litchi chinensis*, *Nephelium lappaceum*, *Carica papaya*, *Persea* sp., *Citrus limonum*, *Citrus aurantium*, *Citrus reticulata*, *Citrus aurantifolia* a *Theobroma cacao*. Plody stromů *Mangifera indica*, *Litchi chinensis* a *Persea* sp. však v době našeho pobytu neplodily. Celoročně byly k dispozici banány. Ačkoli aye-aye často navštěvovaly jejich plodenství aby požíraly nektar z nejmladších květů na jeho konci, plodům nevěnovaly pozornost. Požírání dužiny plodů bylo zaznamenáno pouze v jediném případě, kdy samice Lucy velmi krátce vyškrabovala dužinu jednoho prasklého plodu. Podobně plody papáji byly celoročně k dispozici (a hojně navštěvované lemury hnědými bělohlavými), ale aye-aye jim nevěnovaly pozornost. Jeden případ požírání zralého (žlutého) plodu papáji byl zaznamenán fotografem před několika lety, pravděpodobně šlo o samce Kouliče (Obr. 4.1).

Posledním druhem plodu, ze kterého aye-aye získávaly potravu, byly fíky (neurčený druh epifytického fikovníku, *Ficus* sp.). Rozbor velkého počtu plodů spadlých na zem však doložil, že zvířata nepožírala dužinu ale parazitické larvy uvnitř plodu, pravděpodobně housenky motýlů (Lepidoptera). Zvíře fik utrhlo, stěnu plodenství prokouslo, larvu vytáhlo pomocí prstu a fik poté pustilo na zem. Šlo o sezónní potravní zdroj, zastoupený na ostrově pouze dvěma plodícími rostlinami, takže se na celkovém potravním spektru podílel jen velmi málo, přestože pozorované sekvence potravního chování na tomto zdroji mohly být velmi dlouhé.

3.5.1.4 Živočišná potrava získávaná ze dřeva

Druhý nejčastější potravní zdroj, který sledované aye-aye na studované lokalitě využívaly, bylo (po kokosových ořeších) dřevo (n=368 snímků, 11,6 – 19,7% času stráveného potravním chováním jednotlivých zvířat). Do kategorie, nazývané dřevo, spadala potrava, která byla získána zpod kůry, ze dřeva nebo z větviček a lián. Jednalo se o potravu živočišnou, přičemž z přímého pozorování a z rozboru stop po požívání potravy vyplývá, že z živého nebo méně ztrouchnivělého mrtvého dřeva získávaly aye-aye zejména larvy tesaříků (Cerambycidae) nebo termity, z větviček a lián hlavně mravence a ze starého ztrouchnivělého dřeva celou řadu různých bezobratlých živočichů. Seznam druhů rostlin, z nichž aye-aye získávaly potravu zahrnutou do kategorie dřevo, je uvedený v Tab. 3.3 na následující straně.

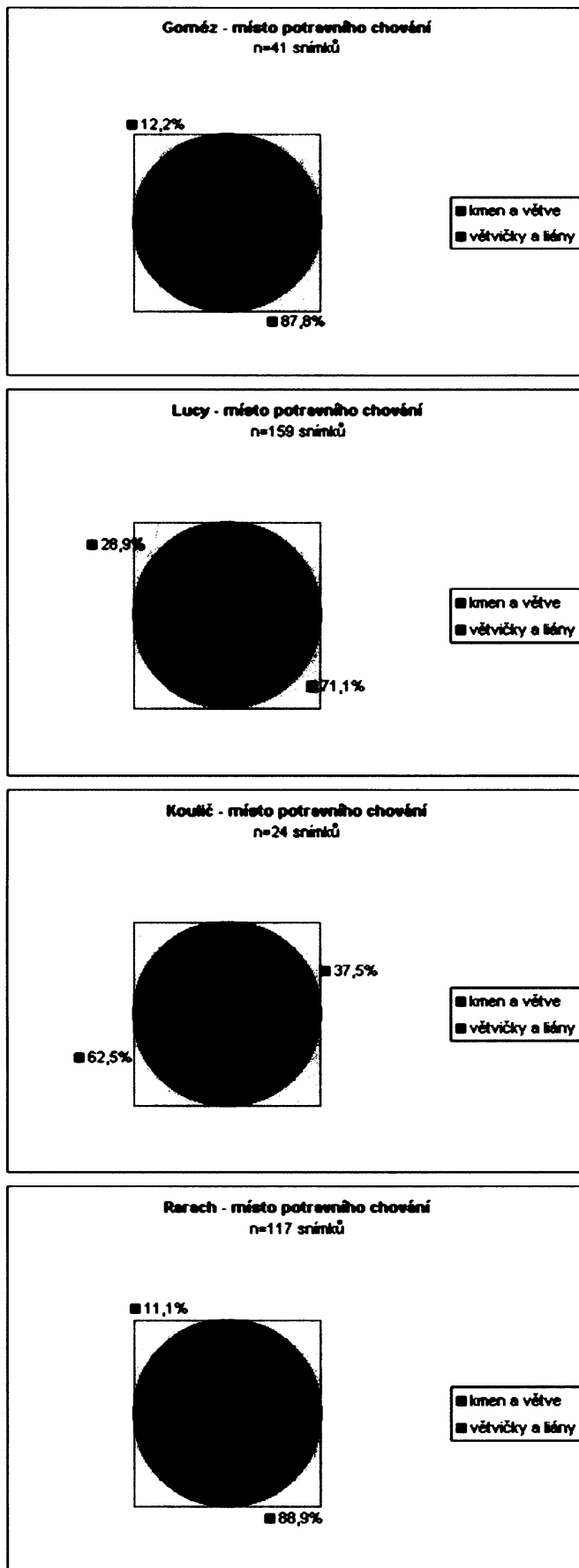
V rámci potravního zdroje pojmenovaného dřevo jsme zaznamenávali detaily, které se týkaly stavu dřeva, zda bylo odumřelé nebo živé. Nebylo možné vždy rozlišit stav dřeva, níže uvedené výsledky se proto týkají případů, kdy byl rozlišen. Dále také konkrétní místo - předmět potravního chování a explorační, kterými byla buď větvička a liána, nebo kmen a větev. V kategorii „liána“ jsou zahrnuty i popínavé rostliny s ne zcela zdřevnatělými stonky („vines“), vzhledem k tomu, že charakter stonku bylo při nočním pozorování odlišit. Ve většině případů potravního chování na „liánách“ šlo o popínavé byliny („vines“).

3.5.1.4.1 Larvy brouků

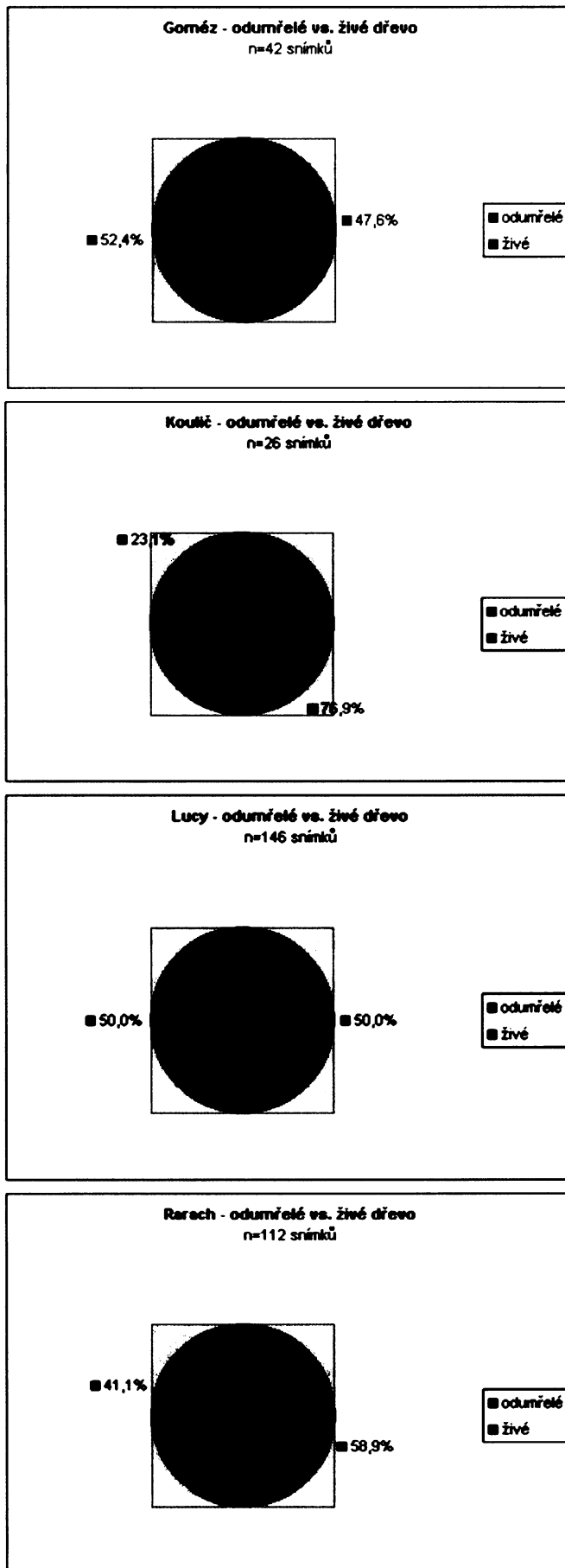
Ze živého nebo odumřelého dřeva a zpod kůry aye-aye získávaly dřevokazné larvy brouků z čeledi tesaříkovití, Cerambycidae (Obr. 3.25), a možná z dalších, námi neodlišených čeledí. Provedli jsme rozbor částí suchých větví a kmenů, a to buď těch, které na sobě nesly stopy po hlodání aye-aye a u kterých jsme aye-aye pozorovali, nebo náhodně vybraných. Ve střední části kmenů se nalézaly velké, až 3 cm široké oválné chodby zpravidla vyplněné drtí. Ve více ztrouchnivělém vzorku kmenu byly chodby bez drti (Obr. 3.26). Pod kůrou vedly menší, klikaté a zploštělé chodby o průměru do 1 cm vyplněné drtí a trusem. Při inspekci suché větve o průměru 4 cm jsme našli chodbu larvy z čeledi Cerambycidae i s 2 cm dlouhou larvou (Obr. 3.27). Chodba o průměru do 1 cm vyplněná drtí a trusem vedla podélně středem větve. Dřevo větve zatím nejevilo známky rozkladu. Aye-aye tenkým třetím prstem potukávaly na povrch kmenu nebo větve, nos měly při tom těsně u objektu, uši parabolicky namířeny na zkoumanou oblast. Poté řezáky začaly odstraňovat kůru a do odkrytých chodeb larev zasouvat tenký třetí prst (n=15 pozorování). Přední končetiny se vždy při potukávání a sondování střídaly, zkoumaná odkrytá místa zpravidla zvětšovaly či pokud v nich neobjevily

Tab. 3.3 Seznam druhů rostlin, ze kterých 4 studované aye-aye získávaly živočišnou potravu kategorie Dřevo. Procenta udávají podíl času potravního chování stráveného jedincem na konkrétním druhu rostliny.

Druh rostliny	Rarach	Koulič	Goméz	Lucy
<i>Syzigium</i> spp.	50,0%	37,5%	-	3,2%
<i>Intsia bijuga</i>	17,8%	3,1%	10,8%	37,6%
<i>Terminalia catappa</i>	16,9%	28,1%	37,8%	22,9%
<i>Delonix regia</i>	10,2%	31,3%	35,1%	24,8%
<i>Artocarpus heterophyllus</i>	4,2%	-	13,5%	3,2%
<i>Syzigium roseum</i>	-	-	2,7%	-
<i>Litchi chinensis</i>	0,8%	-	-	-
neurčený druh (kód ULM)	-	-	-	4,5%
<i>Coffea arabica</i>	-	-	-	1,3%
<i>Mangifera indica</i>	-	-	-	0,6%
<i>Manihot</i> sp.	-	-	-	0,6%
<i>Persea</i> sp.	-	-	-	0,6%
<i>Raphia farinifera</i>	-	-	-	0,6%
<i>Spathodea campanulata</i>	-	-	-	-
<i>Cananga odorata</i>	-	-	-	-
<i>Spondias</i> sp.	-	-	-	-
<i>Ravenala madagascariensis</i>	-	-	-	-
<i>Eugenia caryophyllus</i>	-	-	-	-
<i>Raphia farinifera</i>	-	-	-	-
<i>Dyopsis</i> sp.	-	-	-	-
<i>Cocos nucifera</i>	-	-	-	-
<i>Elaeis guineensis</i>	-	-	-	-
<i>Typhonodorum madagascariense</i>	-	-	-	-
<i>Artocarpus comunnis</i>	-	-	-	-
<i>Ficus</i> ssp.	-	-	-	-
<i>Dendrocalamus giganteus</i>	-	-	-	-
<i>Musa</i> sp.	-	-	-	-
<i>Nephelium lappaceum</i>	-	-	-	-
<i>Carica papaya</i>	-	-	-	-
<i>Citrus</i> spp.	-	-	-	-
<i>Pinus</i> sp.	-	-	-	-
<i>Theobroma cacao</i>	-	-	-	-
neurčený druh (kód PLS)	-	-	-	-
neurčený druh (kód MP)	-	-	-	-
neurčený druh (kód KK)	-	-	-	-
	100%	100%	100%	100%



Obr. 3.23 Podíly času potravního chování aye-aye na různém substrátu dřeva.



Obr. 3.24 Podíly času potravního chování aye-aye na odumřelém nebo živém dřevě.

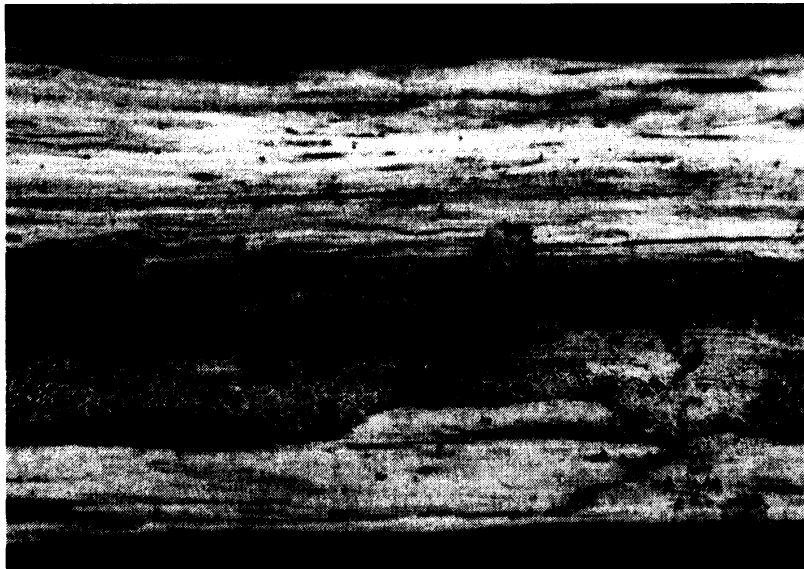
nic, přecházely na místa sousedící. Jakmile v chodbě objevily larvu, tenkým třetím prstem se ji snažily zachytit a poté ji opatrně z chodby vytáhly přímo do tlamy (n=3 pozorování). V závislosti na druhu, sklonu a průměru substrátu při pot'ukávání a sondování zaujímaly širokou škálu poloh, počínaje sezením, stáním, bipedním stáním s oporou alespoň jednou rukou, dále také vertikální závěs, závěs hlavou dolů za dvě až čtyři končetiny. Na silných kmenech, u nichž nebylo možné je uchopit a sevřít jednou končetinou, se aye-aye na nich přichytila pomocí dlouhých předních končetin a drápů a okolo míst hlodání se pak i zcela otočila z polohy vertikálního závěsu hlavou vzhůru do polohy o 180° opačné.



Obr. 3.25 Larvy z čeledi tesaříkovitých (Cerambycidae) z chodeb v odumřelém kmeni.



Obr. 3.26 Požerek aye-aye (šipka) na trouchnivějícím kmeni ústící do chodby dřevokazné larvy.

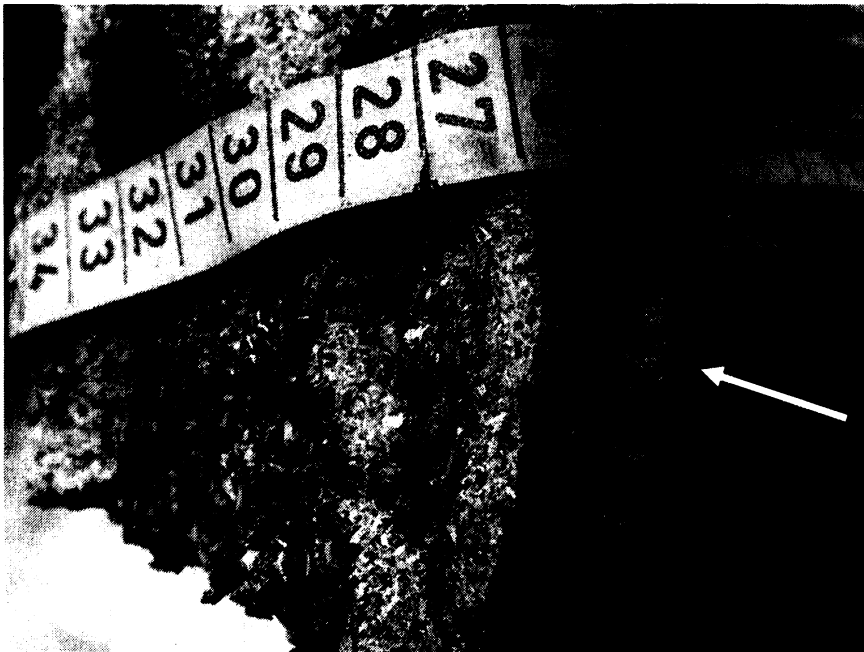


Obr. 3.27 Larva z čeledi tesaříkovitých (Cerambycidae) v chodbě vyplněné drtí v suché větvi.

3.5.1.4.2 *Termiti*

Termity aye-aye získávaly z chodbiček pod kůrou nebo ve dřevě. To, že se jedná o termity, jsme zjistili až následným rozbořem potravního zdroje. Rozbor však nebyl proveden pokaždé, kdy bylo potravní chování pozorováno. Chodbičky termitů jsme našli ve vzorku trouchnivějšího kmene o průměru 20 cm. Sít' přibližně 3 mm širokých chodbiček byla v povrchové vrstvě ve hloubce 1 až 3 cm (Obr. 3.28). Aye-aye se prohlodávaly do kmene a požíraly termity tak, že je opakovaným zasouváním do a z chodeb dopravovaly do tlamy.

Na několika stromech, včetně jednoho stromu na nejfrekventovanějším ochozu aye-aye, jsme našli velká termití hnízda (Obr. 3.29) a hliněné chodbičky (galerie) vedoucí po povrchu kmenů a větví. Hliněné stěny těchto chodbiček a hnízd jsou ve srovnání s dřevem poměrně křehké. Přesto jsme však ani v jednom případě nepozorovali aye-aye požírat termity z galerií nebo z hnízda. Termitišti na pravidelném ochozu zvířata nevěnovala jakoukoli pozornost, nepokoušeli jsme se však zjistit, zda je toto konkrétní hnízdo stále obsazené.



Obr. 3.28 Požerek aye-aye (šipka) na trouchnivějícím kmeni, který směřuje do drobných chodeb termitů těsně pod povrchem dřeva. Lze vidět, že se aye-aye nezaměřuje na chodbičky velkých larev tesaříků v centrální části kmene, které již zřejmě v tomto případě byly prázdné.



Obr. 3.29 Termití hnízdo na stromě rodu *Syzigium* umístěné na jednom z pravidelných ochozů aye-aye.

3.5.1.4.3 *Mravenci*

Mravence neurčeného druhu získávaly aye-aye z tenkých větviček o průměru přibližně do 1 cm nebo z lián (n=39 pozorování). Šlo o malé, neagresivní a nekousavé mravence. Větvičky aye-aye ulamovaly přední končetinou nebo řezáky ukusovaly od větve. Poťukávání a sondování uvnitř větviček pomocí prstu pak bylo doprovázeno držením větvičky v druhé přední končetině a aktivní manipulací s předmětem. V jednom případě jsme pozorovali subadultního samce *Raracha* požírajícího mravence pomocí třetího prstu levé ruky, který opakovaně zasouval do dutiny ve středu větvičky a z něho je olizoval. To, že se jedná o mravence, jsme zpravidla zjistili až následným rozbořením potravního zdroje. Rozbor však nebyl proveden pokaždé, kdy bylo potravní chování pozorováno.

Stejný druh mravenců se běžně pohyboval po povrchu větví a kmenů, často v dlouhých formacích. Přesto jsme však ani v jednom případě spolehlivě nezaznamenali požívání mravenců přímo z povrchu větví nebo kmenů. Stejně tak jsme ani nezaznamenali jediný případ pozření jakéhokoli jiného živočicha, volně se pohybujícího ve větvích nebo v listí.

3.5.1.4.4 *Škvoři na povrchu kůry Terminalia catappa*

Potravní chování na větvích a kmenech stromu *Terminalia catappa* (n=38 případů) mělo výrazně odlišný charakter oproti vyhledávání potravy na jiných stromech. Aye-aye méně často hlodaly a častěji vybíraly potravu ze štěrbin kůry (která je u tohoto stromu rozpraskalá i na menších větvičkách), a to velmi často z kůry živých větví. Prohlídka jednoho stromu *Terminalia catappa* prokázala bohatý výskyt škvorů (Dermoptera) ve štěrbinách kůry.

3.5.1.4.5 *Další drobní bezobratlí v pokročile zetlelém dřevě*

Ve třech případech aye-aye vyhledávaly potravu ve velmi starém trouchnivějícím dřevě. V takovém dřevě jsme již nenašli larvy tesaříků (Cerambycidae) ani termity (Isoptera). Mravenci byli přítomni, ale jen v malých počtech. Příležitostný rozbor ztrouchnivělého dřeva však prokázal přítomnost bohatého spektra drobných bezobratlých, jako jsou škvoři (Dermoptera), imaga různých brouků (Coleoptera), larvy kovaříků (Elateridae), mnohonožky (Millipeda) a žížaly.

3.5.1.5 **Živočišná potrava v bambusových stéblech**

Bambus byl zdrojem larev blíže neurčeného hmyzu (pravděpodobně řádu Coleoptera), které se vyvíjejí v živých stéblech (n=12 pozorování). Aye-aye získávaly larvy poťukáváním

na stébla bambusu po celé délce článku stébla, podobně jako při vyhledávání larev pod kůrou stromu. Zvuky poklepávání a následného hlodání byly obvykle dobře slyšitelné, ačkoli samotné chování bylo v husté koruně bambusu velmi často nepozorovatelné. Aye-aye začínaly obvykle hlodat poblíž nodu, tj. kolénka, kde se stýkaly dva segmenty stébla. Řezáky nahlodaly část stébla, kterou následně odtrhly v délce několika milimetrů až několika málo centimetrů. Tím vznikl otvor v pletivu a někdy i do dutiny stébla, do něhož potom zasouvaly prst a jím vytahovaly larvu. Ve třech případech jsme byli schopni rozlišit, že se jednalo vždy o používání tenkého třetího prstu. Z pozorování hlodání bambusových stébel subadultem Rarachem vyplývá, že mladé zvíře nahlodává stéblo velmi často v internodiu (viz Obr. 3.30), neboli mezi dvěma kolénky, v místě, kde se lze do stébla dostat nejkomplikovaněji. Ostatní dospělá zvířata hlodala bambus nejčastěji na kolénkách (viz. Obr. 3.31).



Obr. 3.30 Požerek subadultního samce Raracha na internodiu stébla bambusu.



Obr. 3.31 Požerek dospělé aye-aye na kolénku stébla bambusu.

3.5.1.6 Mravenci v korunách kokosovníků

Potravním zdrojem v koruně kokosu byly mravenci neurčeného druhu (n=64 pozorování). Aye-aye je vyhledávaly v toulcích květenství nebo plodenství (Obr. 3.32) a u bázi řapíků v místech, kde přisedají ke kmeni a kde mají okraje řapíků podobu suchých síťovitě propletených vláken. Zpočátku terénního pozorování se pozorovatelům jevilo toto chování jako součást požívání kokosových ořechů, ale nakonec se při detailním pohledu ukázalo, že aye-aye se zaměřovaly na mravence. Aktivně prolézaly koruny kokosových palm, řezáky trhaly vlákna pletiv řapíků a třetím prstem podobně jako u jiných potravních zdrojů potukávaly na zkoumaný předmět a očichávaly jej. Mravence lezoucí pod pletivy a na řapících prstem dopravovaly do tlamy.



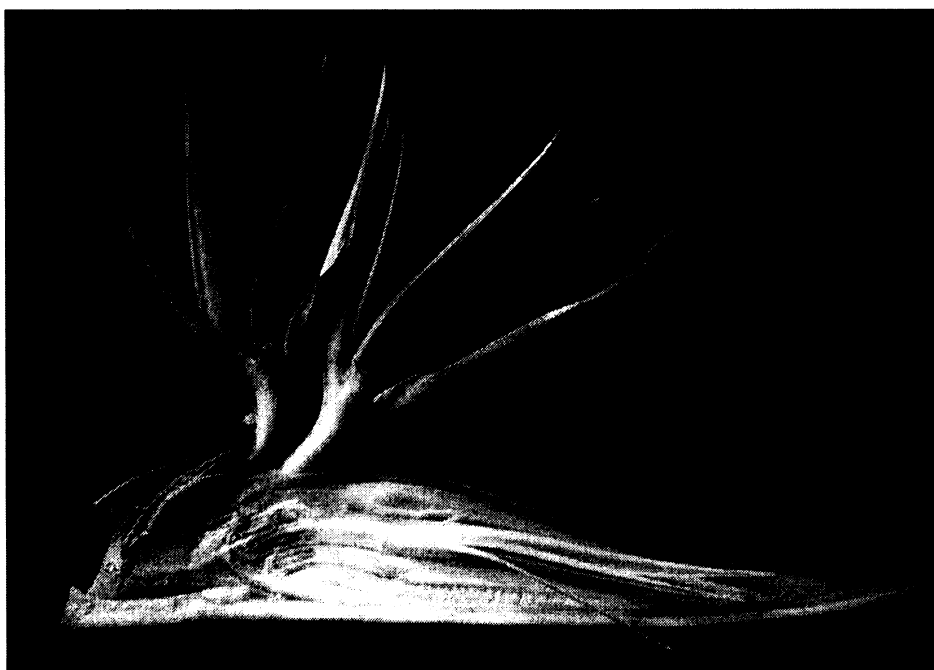
Obr. 3.32 Toulec s plodenstvím palmy kokosové (*Cocos nucifera*).

3.5.1.7 Nektar

Nektar aye-aye získávaly ze dvou zdrojů. Jednalo se o květy na Madagaskaru endemické palmě podobné rostliny *Ravenala madagascariensis* (n=27 pozorování) [Ancrenaz *et al.* 1994, Sterling 1993, Birkinshaw & Colquhoun 1998] a o květenství banánovníků *Musa*

sp. (n=11 pozorování). Krémově bílé květy ravenaly, vyrůstající v květenstvích v úžlabí řapíků v charakteristicky zploštělé růžici koruny, obsahují nektar uvnitř květu (Obr. 3.33). Aye-aye se dostávaly do ke květům za pomoci řezáků, přičemž květenství poškodily jen minimálně. Krmily se pomocí prstu, který namáčely v nektaru a pak olizovaly. Nebyli jsme s to spolehlivě rozlišovat, o který prst šlo. Květenství je částečně uzavřeno ve velkých člunkovitých listenech a prostor mezi jednotlivými květy je vyplněn rosolovitou hmotou podobnou vazelině, která obsahovala množství hmyzu. Je možné, že aye-aye požírají také tuto hmotu, při našem pozorování však nebylo možné rozeznat, zda k tomu skutečně docházelo. Skutečnost, že nikdy nenavštěvovaly květenství bez mladých neseschlých květů, však silně nasvědčuje tomu, že požíraly výhradně nektar. Rosolovitá hmota totiž vyplňovala květenství ještě několik týdnů po odkvětu, během zrání plodů, kdy je navíc komunita hmyzu uvnitř bohatší a larvy dvoukřídlého hmyzu několikanásobně větší, jak ukázal postupný rozbor květenství sbíraných na jedné rostlině v průběhu několika týdnů. Nepozorovali jsme také ani konzumaci přibližně 2 cm dlouhých, oválných semen, které kryje modrý arilus.

Ravenala madagascariensis kvetla nejvíce v madagaskarském podzimním období (na ostrově i na okolní pevnině) a všech 25 pozorování potravního chování u tohoto zdroje pochází z období od 23. května do 19. června 2003. V této době byla jediným zdrojem nektaru pro aye-aye, s výjimkou 4 pozorování aye-aye na banánovníkách. Je dobré poznamenat také to, že *Ravenala* na ostrově není příliš početnou rostlinou – roste zde pouhých 7 ravenal. Jde tedy o sezónně velmi preferovaný potravní zdroj.



Obr. 3.33 Průřez květenstvím *Ravenala madagascariensis*.

Musa sp. na rozdíl od předchozí rostliny kvetla v poměrně hojném počtu po celou dobu trvání výzkumu. Podíly kvetoucích banánovníků na celkovém množství na studované lokalitě udává Tab. 3.4. Květenství banánovníku obsahují nektar v podobě sladkých kapek, které jsou umístěny ve zlatavě zbarvených květech. Ty jsou umístěny v paždí temně rudého listenu. Aye-aye se zavěšovaly na květenství (Obr. 3.34), přičemž se držely za jeho nejmladší, terminální část nebo za jeho holou střední část, mezi nejmladšími květy a zrajícími plody. Tenkým třetím prstem pak rychlými pohyby dopravovaly nektar k tlamě a jazykem a/nebo koutkem tlamy jej olizovaly. Pohyb ruky byl velmi plynulý, nezastavovaný. Nezaznamenali jsme ani jeden případ použití čtvrtého prstu při požívání nektaru banánovníků.

Tab. 3.4 Počty všech banánovníků a kvetoucích banánovníků v jednotlivých sektorech. Banánovníky byly sčítány, pokud výška větvení nejspodnějších listů byla minimálně 185 cm. Počty banánovníků jsou stanoveny ke 4.10.2003.

sektor/zóna	0	1	2	3	4 niva	zóna celkem	
A	9	5	66	150		230	
A kvetoucí	3	0	7	23		33	
B		69	174	153	264	660	
B kvetoucí		9	3	4	31	47	
C		61	269	208	178	716	
C kvetoucí		8	31	12	30	81	
D		117	192	298	487	65	1159
D kvetoucí		18	22	21	48	11	120
E		137	447	486	327		1397
E kvetoucí		25	46	46	35		152
F		17	377	956			1350
F kvetoucí		3	71	90			164
G	78						78
G kvetoucí	5						5
Celkem	87	406	1525	2251	1256	65	5590
Celkem kvet.	8	63	180	196	144	11	602



Obr. 3.34 Samec Goméz na květenství banánovníku.

3.5.1.8 Nádory na kůře stromů

Potravní zdroj nádor reprezentují útvary na povrchu kmene či větví původního druhu stromu hintsi (*Intsia bijuga*) (n=15 pozorování) (viz Obr. 3.35). Patrně infekce houbovitého původu [Sterling 1993] zapříčiňuje vznik nárostů na povrchu kmene a silnějších větví. Nádorky mohou být vysoké i přes 10 cm a nebyly pozorovány na žádném jiném druhu stromu. Aye-aye je řezáky odstraňovaly a pod nimi zuby seškrabovaly vrstvu patrně infikovaného lýka a kambia. Na zem padající kousky kůry a nádorů obsahovaly také mravence, takže je možné, že předmětem tohoto potravního chování mohli být i oni, bohužel nádorky byly často příliš vysoko a detailní pozorování požíraných objektů nebylo často možné. Jednoznačně jsme pozorovali požíraní mravenců pouze z borky hintsi, a to pod velkými destičkovitými šupinami borky, které aye-aye odlupovaly a pod kterými byli mravenci často shromážděni. Z pozorovaných zvířat nebylo zaznamenáno potravní chování na nádorech hintsi u subadulta Raracha.



Obr. 3.35 Nádor na povrchu kmene stromu *Intsia bijuga*.

3.5.1.9 Jiné potravní zdroje

Zcela minoritní část potravy tvořily jiné potravní zdroje. V jednom případě jsme zaznamenali samici Lucy při okusování mladých lístků hintsi (*Intsia bijuga*). Na zemi nalezené požerky byly téměř nepoškozené čepele jednotlivých lístků (složeného lístku) s chybějícími řapíčky a bází čepele. Pokud šlo o konzumaci, jednalo se o naprosto malé množství. Ve dvou případech (Lucy a Koulič) jsme pozorovali požívání dužiny stonku zázvorovité byliny, zřejmě z rodu *Afromomum*. V obou případech šlo jen o izolovaná hlodání na jednom místě. V případě požerků Kouliče část dužiny stonku skutečně chyběla a zřejmě tedy šlo o konzumaci, ovšem jen velmi malého množství. V případě Lucy jsme inspekci požerku neprovedli.

Ačkoli jsme několikrát pozorovali aye-aye hlodat na kmenech a větvích, ze kterých vytékala pryskyřice nebo želatina, konzumaci jsme zaznamenali v jediném případě a to rovněž jen v minimálním množství. Šlo o výměšek z kmene *Terminalia catappa*.

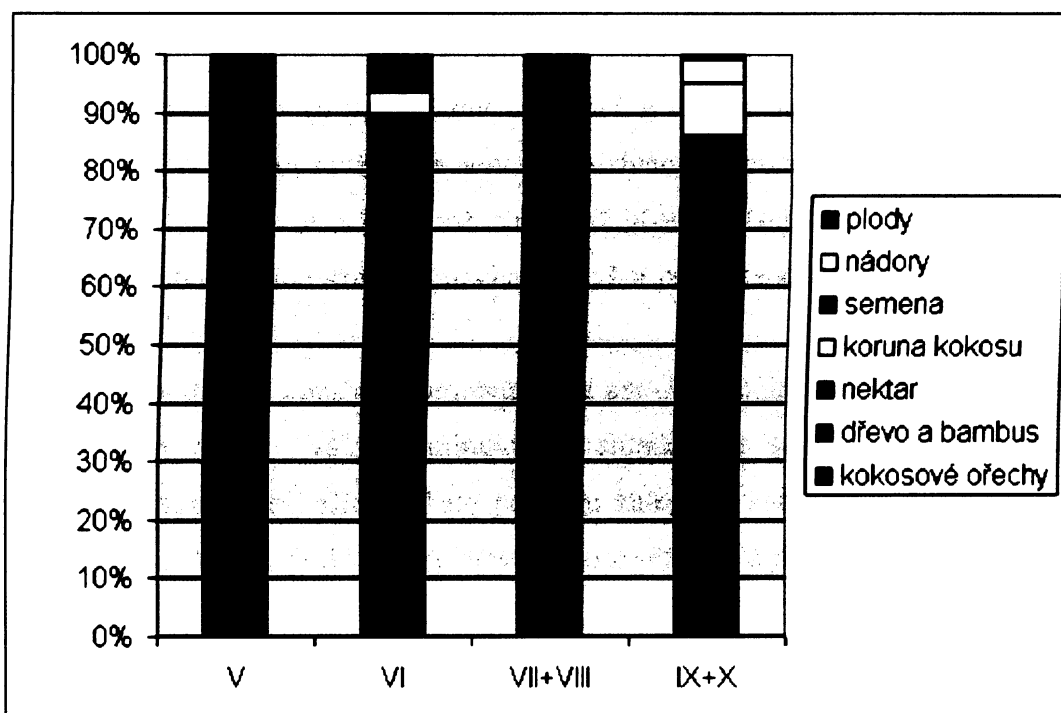
Během naší studie jsme nezaznamenali žádný náznak požívání zeminy, jílu či jiných minerálních látek, jak je to popsáno např. u lemurů kata (*Lemur catta*) nebo lemurů hnědých (*Eulemur fulvus*) [Ganzhorn, 1987].

3.5.2 Sezónní změny ve složení potravy

Výkyvy ve složení potravy čtyř aye-aye na studované lokalitě dokládá následující graf (Obr. 3.36). Výsledky jsou sestaveny z minutových snímků (n=913 snímků) pro daná období května až října 2003. Sloučení měsíců červenec a srpen a září a říjen bylo nutné z důvodu nedostatku dat k analýze.

Dvě nejdůležitější složky potravy ve studovaném období jsou kokosové ořechy a živočišná potrava získávaná ze zdroje dřevo a bambus a také koruna kokosu (mravenci). Kokosové ořechy v období července a srpna zaujímají až 78,9%. Živočišná složka potravy zaujímá po celou dobu pozorování podíl 19,5% v červenci a srpnu až po 36,6% v květnu.

Podstatnou složkou potravy v měsíci květnu byl nektar zejména z květů rostliny *Ravenala madagascariensis* a také banánovníků, a to 31,6%. Následný pokles podílu nektaru v potravě aye-aye bylo způsobeno tím, že ravenaly přestaly na studované lokalitě kvést (jde o sezónní cyklus charakteristický pro celou oblast). Další výskyt nektaru v potravě je tedy tvořen pouze květenstvími banánovníků.



Obr. 3.36 Sezónní změny v potravě čtyř studovaných aye-aye v průběhu měsíců květen až říjen 2003.

3.5.3 Poziční projevy při potravním chování

Poziční projevy obsahují jak stacionární pozice, tak pozice při nichž se zvířata pohybují. Jedná se zde o záznam pozičního chování nejen v průběhu konzumace nějakého potravního zdroje, ale také o proces jeho hledání.

Aye-aye u potravy převážně stály nebo seděly. Zejména při hlodání a konzumaci kokosových ořechů jsme zaznamenaly polohu bipedního stání s oporou jedné nebo obou předních končetin o kokosový ořech či okolní substrát jako jsou řapíky nebo kmen. Tuto pozici zaujímal ze všech zvířat nejméně pouze samec Koulič, u něhož zase na rozdíl od ostatních zaujímal větší podíl poloha ležení. Velké rozdíly v rámci jednotlivců jsou také u stacionární polohy vertikální závěs. Jedná se o přibližný nebo zcela vertikální závěs na svislém substrátu typu kmen stromu, který aye-aye umožňuje uvolnit jednu z předních končetin pro poťukávání nebo sondování ve zkoumaném objektu, např. chodby dřevokazného hmyzu nebo nádor na kůře. Tuto pozici užívali nejčastěji dospělí samci Koulič a Goméz. Samice Lucy ji používala pouze přibližně z poloviny času než samci a subadult Rarach ji téměř nevyužil.

Při získávání živočišné potravy ze dřeva byly mezi jednotlivci značné rozdíly. Zatímco Goméz a Lucy užívali nejvíce polohu závěs, Rarach a Koulič nejčastěji polohu stání. Výše zmiňovaná poloha vertikální závěs byla nejvíce využívána u samce Kouliche, Goméz a Lucy ji užívali shodně, avšak pouze v polovině času než Koulič. Nejméně byl vertikální závěs využíván opět u subadultního samce Raracha, i když u potravního zdroje dřevo zaujímal již 10% času.

Podíly jednotlivých pozičních projevů, které aye-aye zaujímal v průběhu vyhledávání potravy, byly stanoveny na základě minutových snímků. To samé platí také pro poziční chování na potravním zdroji Dřevo. Tato potravní kategorie zahrnovala živočišné potravní zdroje, které byly získány z pod kůry, ze dřeva nebo z větviček a lián.

Goméz

Mladý samec Goméz vyhledával potravu v průměrné výšce 8,60 m (SE=0,24, n=330 snímků) na substrátu o průměrném sklonu 34,2° (SE=2,07, n= 232 snímků). Potravní chování na zdroji Dřevo u Goméze probíhalo v průměrné výšce 5,87 m (SE=0,52, n=43 snímků) o průměrném sklonu substrátu 51,5° (SE=5,40, n=34 snímků).

Koulič

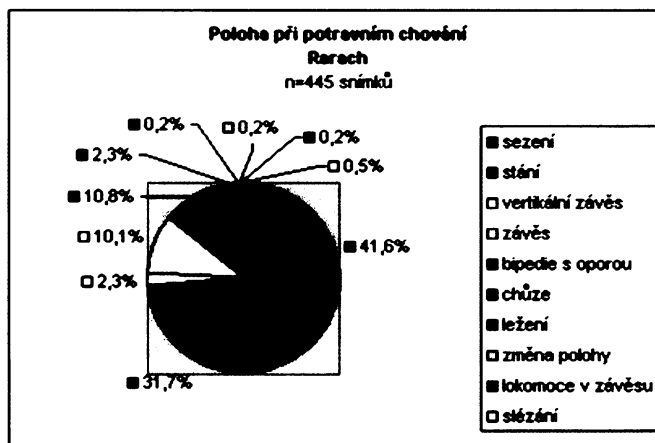
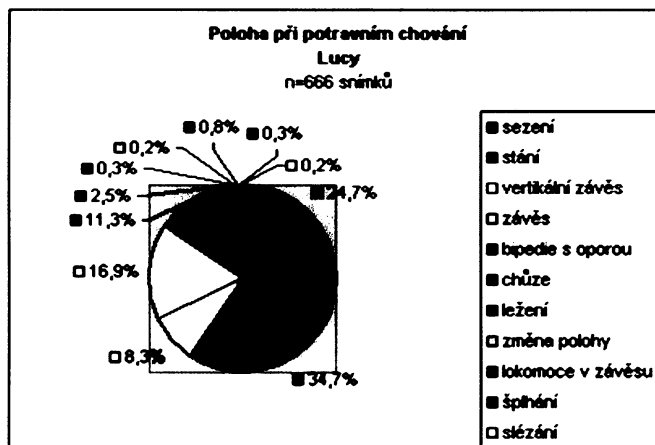
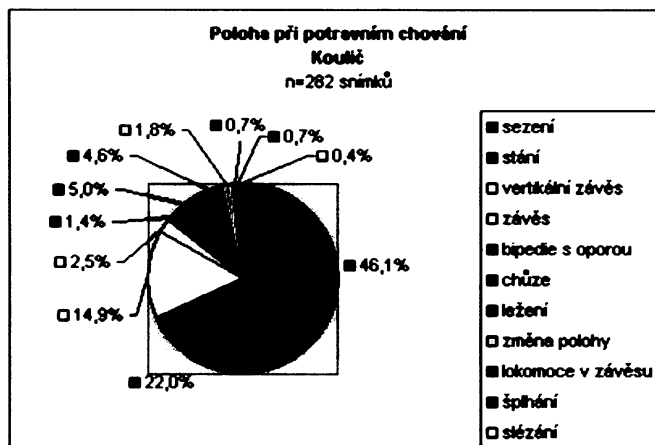
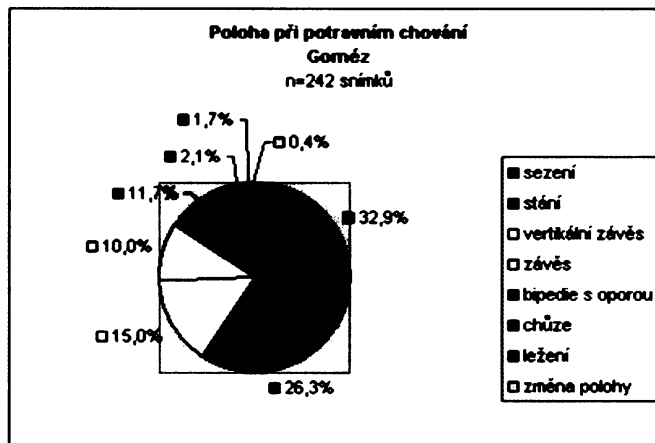
Samec Koulič vyhledával potravu v průměrné výšce 7,11 m (SE=0,22, n=313 snímků) o průměrném sklonu substrátu 35,2° (SE=1,90, n=267 snímků). Potravní chování na zdroji Dřevo probíhalo u Kouliče v průměrné výšce 8,90 m (SE=0,47, n=31 snímků) o průměrném sklonu 38,7° (SE=7,93, n=27 snímků).

Lucy

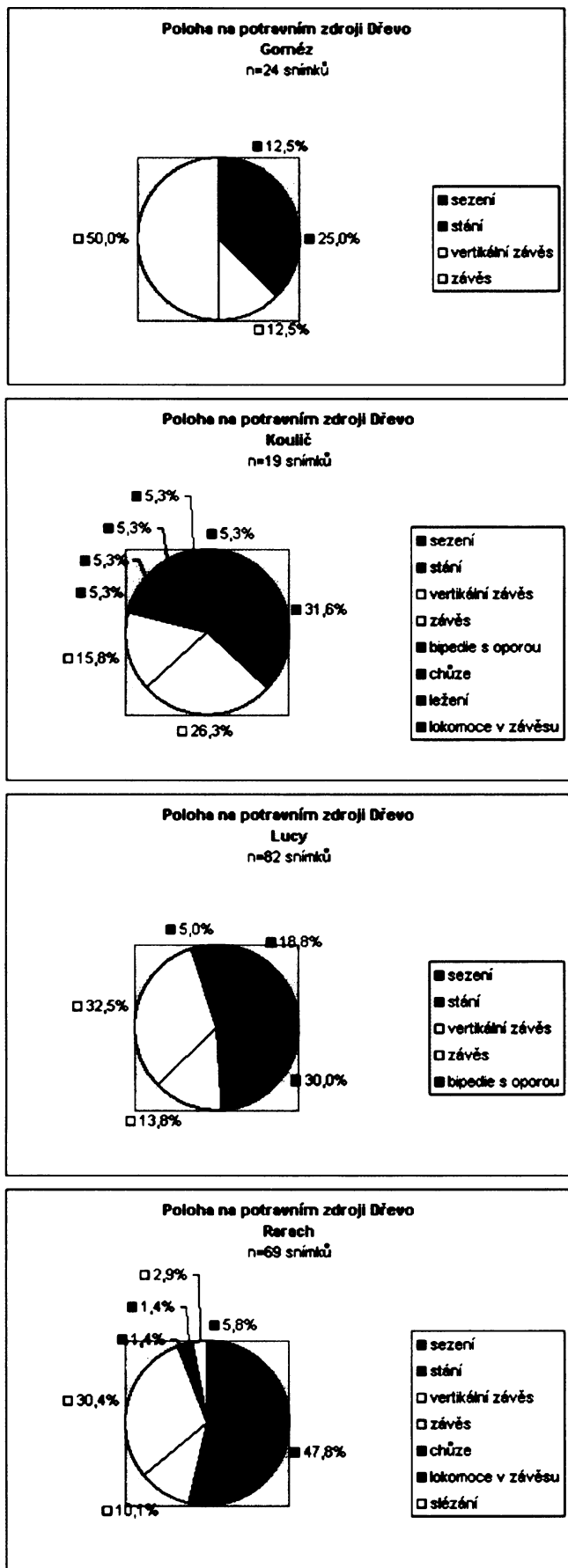
Samice Lucy vyhledávala potravu v průměrné výšce 8,05 m (SE=0,13, n=892 snímků) o průměrném sklonu 29,1° (SE=1,18, n=556 snímků). Potravní zdroj Dřevo Lucy využívala v průměrné výšce 6,96 m (SE=0,29, n=156 snímků) o průměrném sklonu 45,8° (SE=2,61, n=126 snímků).

Rarach

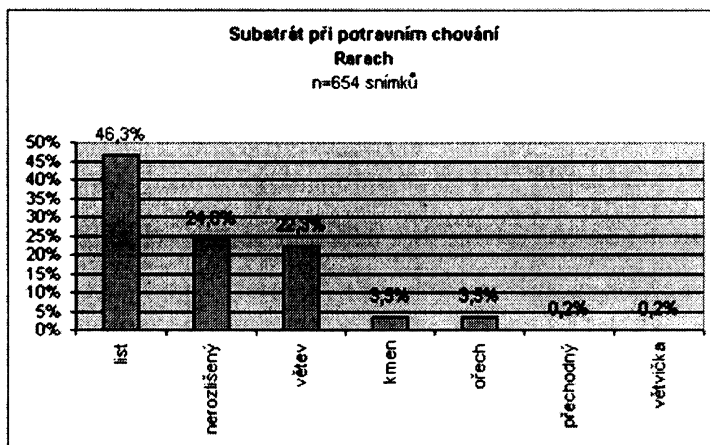
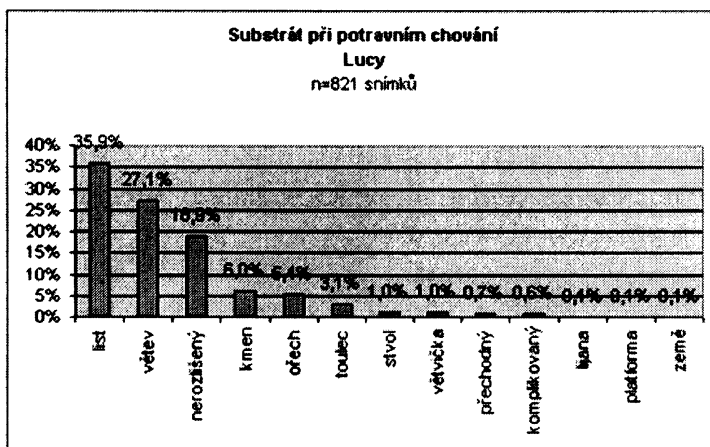
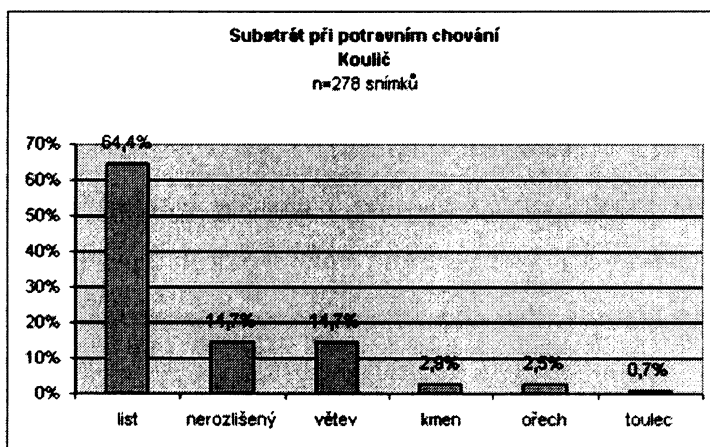
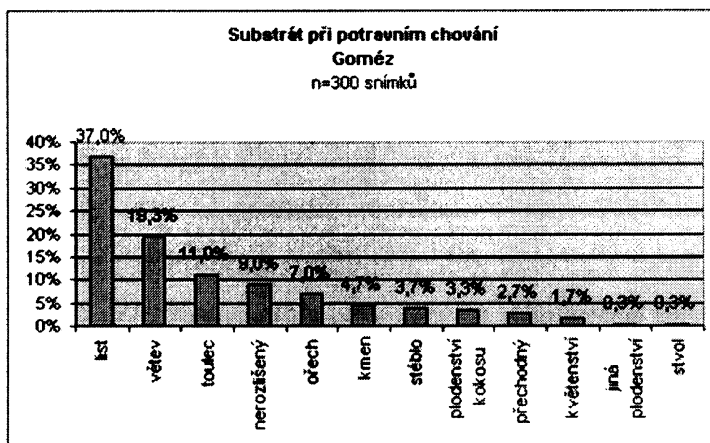
Subadultní samec Rarach vyhledával potravu v průměrné výšce 10,24 m (SE=0,14, n=676 snímků) o průměrném sklonu 23,6° (SE=1,29, n=385 snímků). Potravní zdroj Dřevo Rarach využíval v průměrné výšce 12,47 m (SE=0,52, n=118 snímků) o průměrném sklonu substrátu 35,4° (SE=2,50, n=98 snímků).



Obr. 3.37 Podíl poloh pozičního chování aye-aye zaujímané při potravním chování.



Obr. 3.38 Podíl poloh pozičního chování, které byly jednotlivými aye-aye zaujímány během potravního chování na zdroji Dřevo.



Obr. 3.39 Využití substrátů jednotlivými aye-aye při potravním chování.

3.6 Sociální a související projevy

3.6.1 Sociální a mateřské chování

Chování sociální a mateřské převládá u samice Lucy, které se v srpnu 2003 narodil samec pojmenovaný Billy (n=327 případů interakcí, n=117 snímků). Lucy mládě čistila svými řezáky nebo pomocí třetího prstu (n=30 případů), přenášela mládě z místa na místo ve své tlamě držíce jej za krk (n=17 případů) a odháněla od mláděte ostatní zvířata. Lucy se také dotýkala nosem nosu mláděte a zůstávala s ním tímto způsobem v kontaktu (n=13 případů).

Co se týče jiných aye-aye, pokud se přibližovaly do její blízkosti, Lucy je převážně agresivně odháněla (n=73 případů). Výjimkou byl subadult Rarach, u kterého ještě v době naší studie probíhala pokročilá fáze odstavu. Rarach se sice již v květnu 2003 po převážnou část času zdržoval mimo blízkost Lucy, v některých případech se k ní však připojil po dobu celé noci a v minimálně jednom případě i přespali ve společném hnízdě. Osamostatnění Raracha byl pomalý a nejasně definovatelný proces, který byl završen teprve po narození mladšího mláděte Billiho, následně na což Lucy přestala další kontakt s Rarachem vyhledávat i tolerovat.

Goméz byl neaktivnějším iniciátorem sociálních interakcí ze všech pozorovaných zvířat. Aktivně se k ostatním zvířatům přibližoval (n=134 případů, viz etogram Příchod). Ostatní zvířata se vůči němu chovala agonisticky (n=108 případů) a byl jimi i odháněn (n=37 případů). Afiliativních projevů vůči Gomézovi jsme zaznamenali 10, z toho jich bylo 9 od Raracha a jeden ze strany Lucy. Interakce s Rarachem byly také charakteru sociální hry nebo se snažil o jeho páření (viz kapitola Herní projevy).

Koulič byl dominantní vůči Gomézovi, kterého odháněl ze své blízkosti při jeho snaze o interakce (n=21 případů).

Detailní analýza sociálních vztahů mezi zvířaty je součástí doktorské disertace Stanislava Lhoty a zde jí proto není věnováno příliš prostoru.

3.6.2 Herní projevy

Herní projevy (n=48 minutových snímků, n=108 případů) byly nejčastější u dvou nejmladších zvířat, subadultního samce Raracha a mladého samce Goméze. U samce Kouliče byl zaznamenán jeden případ hry, kdy iniciátorem byl subadult Rarach. (pozn. *v případě herních projevů Lucy šlo vždy o hru iniciovanou Rarachem*)

Sociální hra u Raracha byla pozorována v 25 případech (44% snímků hry subadulta). U Goméze byla sociální hra pozorována v 29 případech (jednou byl Goméz pozorován při

lokomoční hře) a v minutových snímkách činila plných 100% herního chování. Goméz aktivně vyhledával Raracha a v korunách velkých stromů *Intsia bijuga* nebo *Delonix regia* probíhaly jejich hry (67% snímků herního chování Goméze). Ty spočívaly v hravém honění se navzájem, v hravém zápasení v závěsu za zadní končetiny, v šermování předními končetinami, v hravém kousání a v dorážení (viz etogram Výzva ke hře). Nejdelší zaznamenaná sociální hra Raracha s Gomézem trvala 42 min (průměrná doba=8,6 min, SE=2,56, n=21 případů) a podíl jejich her, které přesahovaly délku 15 min, činil 23%. Herní projevy také přecházely v jiné aktivity, jako jsou potravní chování, kdy jedno nebo obě zvířata hledala potravu na větvích nebo kmenech stromů, dále hravé potyčky přerůstaly v agresivní projevy ze strany Raracha (n=14 pozorování). Byly zaznamenány pokusy o páření Raracha Gomézem (n=9 pozorování v 5 nocích), kdy se jej Goméz snažil dostat do pářící polohy (viz etogram Prekopulační aktivita).

Soliterní hra u Raracha byla pozorována v 53 případech (tvořila 56% snímků hry subadulta). Jednalo zejména o hru lokomoční (n=47 případů), kdy zvíře pobíhalo a v různých polohách se pohybovalo v korunách stromů. Dále také hra s objektem nebo hravá explorace potravního zdroje nebo jiného objektu a hravá stavba hnízda (n=6 případů). Hra s objektem mívala charakter zápasení s kokosovým ořechem, kdy Rarach předními končetinami objímal ořech a cloumal s ním. Při hravé stavbě hnízda Rarach ukusoval terminální části listů kokosové palmy, chňapal po listech palmy a pouštěl je z předních končetin. Ukousnuté kusy listů nosil v tlamě za chůze či obíhání po listech. Ve dvou případech jsme lokalizovali růžici palmy, vůči které byly série hravých projevů stavby hnízda zaměřené. V jednom případě zde Rarach skutečně hnízdo postavil a nadále obýval. Ve druhém případě jsme však během denní inspekce v růžici stopy hnízda nenalezli a růžice nebyla obývána.

Ačkoli bylo zřejmé, že hra s objektem a herní projevy související se stavbou hnízda mají zcela odlišný charakter, odlišit oba typy hry od vážného chování (stavby hnízda, explorace či potravního chování) nebylo často pro pozorovatele možné.

3.6.3 Vokalizace

Aye-aye vokalizovaly několika způsoby. Spolehlivě jsme byli schopni rozpoznat nepříliš hlasitou, zato velmi častou a až několik minut trvající sekvenci zvuků, označených v etogramu jako frkání (n=705 případů). Aye-aye se takto ozývaly při vyrušení pozorovatelem, jiným zvířetem nebo i zdánlivě bez příčiny.

Výraznou vokalizací aye-aye bylo v etogramu popsání volání (n=916 případů, 457 případů Goméz, 26 případů Koulič, 80 případů Lucy, 40 případů Rarach a 313 případů

neurčený jedinec). Volání se neobsahovalo slyšitelné inflexe. Nejhlasitější volání bylo slyšitelné na vzdálenost desítek metrů. Předpokládáme, že tato vokalizace sloužila ke komunikaci mezi zvířaty, konkrétní význam však zatím neznáme.

Nejhlasitější vokalizace byl ostrý a krátký výkřik (n=8 případů), vydávaný v souvislosti se stresovou situací Goméz vydával tento zvuk v jednom případě, kdy byl odháněn Lucy a čtyřikrát ze strany Kouliče, který jej vytěsnil od kokosového ořechu. Rarach vydával tento výkřik ve třech případech, vždy v potyčce se samicí Lucy.

Silné vyfouknutí vzduchu nozdrami bylo označeno jako funění (n=239 případů). Ozývalo se v okamžicích rozladění, např. v okamžiku, kdy aye-aye byla nucena měnit trasu pohybu z důvodu vyrušení pozorovatelem.

V jednom případě jsme zaznamenali velmi tiché skřípání podobné zvuku navijáku, které vydávalo mládě Billy, což by mohlo být určitou utlumenou formou volání.

Kňučení bylo zaznamenáno celkem ve třech případech, jednou u mláděte Billyho a dvakrát u samce Goméze. Billy vydal zvuk, znějící jako „kňuk“, do série frkání samice Lucy v nejasném kontextu. Goméz se ozval tímto zvukem v okamžiku, kdy jej v přibližně 15m míjela samice Lucy. Druhé Gomézovo kňučení se ozvalo ve chvíli hravého zápasení s Rarachem.

3.6.4 Vyměšování a pachové značení

Vyměšování aye-aye zahrnuje močení a defekaci. Všichni tři samci a také krátce pozorovaná samice Darja močili zpravidla na stromech na silných větvích a kmenech tím způsobem, že se pánví přitiskli k podkladu a za pomalé chůze za sebou rozetřeli až 3m (SE=0,07, n=110 případů) dlouhou stopu moči (n=325 případů). Předpokládáme, že takovéto močení je pachovým značením. Místa potřená močí, ve většině případů zanechávaná na frekventovaných ochozech, byla v některých případech jinými zvířaty očichávána, častěji však byla přecházena bez povšimnutí (kvantifikace reakce na pachové stopy však byla bohužel obtížná). Mimořádně silný zájem obou dospělých samců však vyvolaly pachové stopy, které zanechala nová dospělá samice Darja v druhý den svého pobytu na ostrově.

Samice Lucy jako jediná slézala močit na zem, kde u paty stromu zaujala dřep a na místě se vymočila (n=32 případů) a často zároveň i defekovala. Roztírání moči po povrchu kmenů jsme u ní pozorovali pouze v 11 případech (22,5% veškerého vyměšování).

Defekace probíhala alespoň v některých případech i v průběhu lokomoce, ale její zaznamenání bylo vzhledem k malé velikosti trusu problematické (n=2 případy, na větví a na

stvolu banánovníku). V několika případech jsme pozorovali typickou vyměšovací pozici v koruně kokosové palmy, inspekce místa však nebyla možná.

Pouze v případě Lucy, která jako jediná pravidelně defekovala na zemi, jsme byli schopni opakovaně odebrat trus. Ten připomínal trus hlodavců a nebyli jsme schopni v něm určovat konkrétní zbytky potravy.

V jediném případě jsme pozorovali případ tření tlamy o větev, kdy subadultní samec Rarach ze strany na stranu otíral tlamu a při tom šel pomalu po větvi. Zda mělo toto chování kontext značení nelze na základě jednoho pozorování tvrdit.

3.7 Ostatní aktivity

3.7.1 Inaktivita a odpočinek

Po určitou část času stráveného mimo hnízdo byly sledované aye-aye inaktivní (n=910 snímků). Inaktivní byla nejvíce nejstarší zvířata, a to samice Lucy (n=385 snímků) a samec Koulič (n=217 snímků). Koulič také pozorovatelům, zpravidla za deště mizel např. v husté koruně stromu *Mangifera* sp., kde bez známek pohybu vydržel být až 70 minut.

3.7.2 Pozornost a sledování okolí

Projevy spjaté s pozorností zvířat a monitorováním okolí (n=434 snímků) provázelo soustředěné pozorování okolí (viz etogram Sledování a Rozhlížení), větření (viz etogram Větření) a naslouchání, kdy ušní boltce byly nasměrovány do míst, o které se jedinec zajímal. Pokud byla zvířata zaujata naší přítomností, pomáhalo nám v jejich nalezení výrazné *tapetum lucidum*, které výrazně odráželo světlo i slabého světelného zdroje. Podle Rolanda Hilgartnera (osobní pozorování na ostrově Aye-aye v Mananaře) však aye-aye pohlíží proti pozorovateli méně často než několik druhů nočních lemurů v Kirindy, západní Madagaskar, a odraz jejich očí je proto obtížnější zachytit.

3.7.3 Nejasné aktivity

Do této kategorie zahrnujeme projevy, které byly pozorovány pouze vzácně, ale zejména je není možné zařadit jinam. Jedná se o jeden případ tření tlamy o větev, kdy subadultní samec Rarach ze strany na stranu otíral tlamu a při tom šel pomalu po větvi. Zda mělo toto chování kontext značení nelze na základě jednoho pozorování tvrdit.

Zívání bylo pozorováno ve dvou případech u samce Kouliče. Zvíře bylo už v době zívání více než 4 hodiny aktivní.

4 Diskuse

4.1 Využití času (*Time budget*)

Lze očekávat, že podíly jednotlivých aktivit námi studovaných aye-aye se budou lišit od doposud zveřejněných studií jak z kulturní krajiny, tak z primárního lesa. V této kapitole se pokusíme porovnat naše výsledky s dostupnými studiemi a nabídneme možné vysvětlení vzniklých rozdílů. Dále nastíníme vysvětlení individuálních odlišností v rámci naší populace a zhodnotíme, které aktivity mohou jiné ovlivňovat či nikoliv.

Profil aktivit dvou samců a jedné samice aye-aye pořízený ve vnitrozemí národního parku Mananara-Nord [Ancrenaz *et al.* 1994] vykazuje vyšší podíl lokomoce (55,2%) a podstatně nižší podíl potravního chování (11,6%) než jaké jsme zaznamenali my. Studie Andriamasimanany [1994] na naší lokalitě udává také vyšší podíly lokomocí (vyšší opět u samce), podíly potravního chování však dosahují hodnot srovnatelných s našimi. Lze předpokládat, že prostředí zčásti kulturní krajiny a zčásti degradovaného sekundárního lesa u obce Antsirabe, kde probíhala první ze zmíněných studií, klade aye-aye vyšší nároky na dostupnost potravních zdrojů, které je třeba dlouze vyhledávat. Svojí roli hraje patrně i přirozený odstup aye-aye od aktivit domorodců v zemědělsky využívané krajině. Nezanedbatelný vliv na výsledky měla jistě i úroveň habituace zvířat na přítomnost pozorovatelů. V přírodě odchycená zvířata byla opatřena obojky s vysílačkou a pomocí signálu následně sledována. Z vlastních zkušeností s habituací aye-aye je zřejmé, že jedinci nenaviklí na pozorovatele se před ním snaží zmizet, a to i na úkor jiného chování, např. potravního.

Lokomoční aktivita převládající u dospělých samců by mohla podporovat představu o sociální struktuře aye-aye a o využívání domovských okrsků. Samci na základě pozorování z ostrova Nosy Mangabe mají několikanásobně větší domovské okrsky, které se mohou vzájemně překrývat a které zejména zahrnují několik domovských okrsků samic [Sterling 1993]. Samci tak mohou svým pohybem po vlastním území monitorovat reprodukční stav více samic. Odpovídá tomu chování mladého samce Goméze, který byl jednoznačně nejaktivnějším zvířetem co do přesunů v rámci lokality. Z výsledků vyplývá, že přesuny převažovaly na úkor potravních a exploračních aktivit i odpočinku. Vyšší podíl lokomoce naopak neovlivňoval komfortní chování. To může znamenat, že toto chování bude pro aye-aye důležité a musí zabírat určitou svou část v jejich denním programu. Častá lokomoce dokonce zvyšovala chování spjaté s pozorností zvířete, které při pohybu více sleduje a

monitoruje své okolí. Dále by s domněnkou o monitorování reprodukčního stavu samic mohla korespondovat skutečnost, že subadultní, pohlavně patrně nedospělý samec Rarach měl podíly aktivit podobné spíše samici než samcům. Bylo by proto zajímavé provést další studii na lokalitě s odstupem několika let, kdy subadult pohlavně dospěje a tyto výsledky porovnat. Problémem zůstává to, že studovaná lokalita má menší rozlohu než je samotná předpokládaná velikost přirozeného domovského okrsku aye-aye jako i samotné složení populace a příbuzenské vztahy v ní.

4.2 Hnízdní aktivita

V této kapitole se pokusíme vysvětlit důvod, proč si aye-aye na naší lokalitě staví svá hnízda na jiných druzích rostlin, než se obvykle uvádělo. Nabídneme vysvětlení nezvykle pravidelného opouštění hnízd kontrastující s nepravidelným zalézáním a nakonec zhodnotíme distribuci hnízd v prostoru naší lokality.

Aye-aye si na námi studované lokalitě budovala hnízda na kokosových palmách s jedinou výjimkou, kterou bylo hnízdo v koruně palmy olejné (*Elaeis guinensis*). Přestože na námi studované lokalitě rostlo množství velkých emergentních stromů hintsy (*Intsia bijuga*) nebo hájky stromů *Syzigium* spp. a *Cananga odorata*, nezaznamenali jsme jediný pokus o stavbu hnízda na nich. Důvod, proč aye-aye dávala přednost stavbě hnízd v korunách kokosových palm, při kterém využívala také materiál z okolních stromů, není zcela zřejmý. Mohlo by se jednat o snadné nalezení vhodného místa pro hnízdo v úžlabí řapíků listů a také o přehlednost okolí hnízda z koruny palmy, kdy ve výhledu nebrání žádné větve jako na stromech. Rarach a patrně i mladý samec Goméz jsou mláďata samice Lucy. Lze předpokládat, že by stavění hnízd na kokosových palmách v rámci příbuzensky provázané populace mohlo být předmětem kulturní tradice.

V oblasti národního parku Mananara-Nord byla většina nalezených hnízd aye-aye vybudována na košatých stromech s velikou korunou (*Mangifera* sp., *Intsia bijuga*, *Eugenia caryophyllus*). Větší množství hnízd bylo nalezeno v galeriových porostech na vysokých stromech, přičemž velké stromy mohou obsahovat až 6 hnízd [Ancrenaz *et al.* 1994]. V sekundárním litorálním lese poblíž vesnice Sahasoa byly hnízda nacházeny v nejvyšším korunovém patře nebo ve shlucích lián. V prostředí plantáží byly hnízda aye-aye umístěné v korunách kokosových palm a v korunách stromu *Eugenia caryophyllus*, v níž jedno hnízdo bylo pouhý 1m nad zemí ve vidlici větví. V primárním lese byla hnízda umístěna v nejvyšším patře zapojených korun stromů, v jednom případě v koruně kokosové palmy

[Andiamasimanana 1994]. Na Nosy Mangabe, kde se kokosové palmy nevyskytovaly, si aye-aye stavěla hnízda v korunách stromů [Sterling 1993].

Podobně jako v případě aye-aye na Nosy Mangabe jsme zaznamenali obývání hnízd různými jedinci a také to, že žádné dvě dospělé aye-aye neobývaly hnízdo současně. Publikovaná informace o obývání dvou samců jednoho hnízda tak dále zůstává unikátním pozorováním [Sterling 1993].

Lze očekávat, že čas opouštění hnízd může být ovlivněn podmínkami okolního prostředí. Samci aye-aye však na studované lokalitě opouštěli svá hnízda v překvapivě pravidelném a navzájem podobném čase, a to ve srovnání s doposud publikovanými údaji poměrně brzy. Nepodařil se nám prokázat vliv vnějších podmínek (konkrétně vliv oblačnosti, intenzity větru a svitu měsíce) na dobu opouštění hnízd. Pozdní čas opouštění hnízda samice Lucy byl s největší pravděpodobností zapříčiněn přítomností mláďete. Andriamasimanana [1994] udává čas opouštění hnízd na přibližně 18:40, Ancerenaz *et al.* [1994] v oblasti vnitrozemí národního parku Mananara-Nord uvádí většinu vylézání až po 18:00, u samice jedno opuštění hnízda dokonce až po 23:00. Předpokládáme však, že hlavním důvodem uvedených rozdílů bude nedostatečná habituace zvířat na přítomnost pozorovatele v uvedených studiích. Zvířata mohou jednoduše čekat na to, až lidé od stromu s hnízdem odejdou nebo opuštění hnízda podstatně zpozdí.

Zalézání aye-aye zpět do hnízd na naší lokalitě probíhalo v porovnání s aye-aye sledovanými Ancrenazem *et al.* [1994] (jejichž pozorovaná zvířata se vracela do hnízd těsně před úsvitem nebo dokonce poté co vyšlo slunce) velmi brzy. Může to znamenat, že aye-aye na naší lokalitě jsou méně potravně limitována. Stihnou se nasytit dříve než aye-aye v jiném prostředí. Kombinace pravidelného velmi časného probouzení a velmi časného návratu do hnízda dává vznik naší domněnce, že aye-aye jsou adaptovány („nastaveny“) na situace, kdy je dostupnost potravních zdrojů limitující. Vylézají z hnízd (bez ohledu na počasí) hned se soumrakem tak, aby měla maximum potenciálního času na vyhledávání potravy a ostatní aktivity, a pokud veškeré potřeby uspokojí za kratší dobu, vrací se do hnízda dříve.

Dalším možným faktorem ovlivňujícím čas zalézání do hnízd mohou být sociální potřeby. Mladý samec Goméz, coby nejaktivnější iniciátor sociálních interakcí, zalézal do hnízd jako poslední ze všech sledovaných jedinců. Jeho průměrný čas zalézání do hnízda je jen krátce opožděn oproti průměrnému času zalézání jeho nejvyhledávanějšího sociálního partnera, subadulta Raracha. Je tedy možné, že se Goméz do hnízda vracel teprve v době, kdy už neměl k dispozici žádného sociálního partnera.

Pozoruhodné se jeví nahloučení hnízd na dvě poměrně malá území, navíc ještě v blízkosti stálého obydlí domorodců, tedy v místech, kde by zvířata měla být rušena nejvíce (viz Obr. 3.2). Tato místa se vyznačují velkým počtem kokosových palm i jiných potravních zdrojů, např. květy ravenal. Pravidelné ochozy vedoucí přes sousedící koruny palm, které byly využívány i skupinami lemurů hnědých (*Eulemur fulvus albifrons*), umožňují aye-aye ideální pohyb po tomto území. Jedná se tedy patrně o dostupnost potravních zdrojů a vhodných míst k hnízdění. Nalezení více hnízd aye-aye na malém území je z literatury známé [Ancrenaz *et al.* 1994, Andriamasimanana 1994].

Je možné, že distribuce hnízd odráží také charakter sociálních vztahů mezi zvířaty. Pro samce (hlavně pro Goméze a Raracha), kteří nejčastěji přespávali v oblasti největší koncentrace hnízd poblíž lidských příbytků, blízkost ostatních hnízd umožňovala častější sociální kontakty. Samice Lucy naproti tomu více obývala hnízda ve vzdálenějších sektorech. O to více se jeví podivné, že přibližně po měsíci a půl od narození mláděte Billyho, jej matka ze vzdálenější části ostrova přinesla přímo do centra nejfrekventovanějších sektorů a na palmě, přes niž vedl hlavní ochoz aye-aye i lemurů, pro něj vybudovala hnízdo. V tomto hnízdě pak zůstali déle než týden a za tuto dobu mládě, když byla samice pryč, ostatní samci navštívili. Přizpůsobení se přítomnosti lidí je zde evidentní, ale důvod, proč samice mládě vystavila několikedennímu kontaktu s ostatními zvířaty, nikoliv. Opět by se mohlo jednat o saturování sociálních potřeb aye-aye v rámci příbuzensky strukturované populace. Nicméně prostším důvodem by pro samici v náročném období laktace mohla být snazší dostupnost potravních zdrojů v nejvíce využívané části ostrova.

4.3 Poziční chování

Poziční chování aye-aye při různých aktivitách je velmi málo známý aspekt etologie těchto primátů. V naší studii jsme se jej proto pokusili zaznamenávat a popisovat v kontextu nejrůznějších chování a ujišťovat rozdíly mezi sledovanými jedinci. Naše pojetí pozičního chování v sobě zahrnuje jak polohové projevy, tak způsoby lokomoce [Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994, Krakauer *et al.* 2002]. V následující kapitole na tyto rozdíly v pozičních projevech během přesunů po domovském okrsku, při komfortním chování a při vyhledávání potravy upozorníme a pokusíme se je vysvětlit.

Výsledky naší terénní studie potvrzují náš předpoklad i pozorování, že s přibývajícím věkem jedince aye-aye, v rámci našeho omezeně velkého vzorku, při přesunech klesá podíl chůze a naopak velmi nápadně vzrůstá podíl stacionárních poloh. Starší zvířata tak během přesunů po domovských okrscích pečlivěji volí trasu pohybu a pohybují se po svých ochozech

efektivněji než zvířata mladší. U Goméze i subadulta Raracha bylo také zjištěno, že častěji přecházejí z jednoho stromu (palmy) na jiný pomocí skoku než přelézáním. U Lucy a Kouliče je tomu naopak. Může to opět souviset s věkem a fyzickým stavem jedinců.

Komfortní chování je projevem, pro jehož uspokojení je třeba, aby aye-aye využila poměrně širokou škálu stacionárních poloh. Co se těchto poloh týče, projevuje se zde věk jedinců na poměru polohy závěs vůči ostatním polohám. Polohy závěs s přibývajícím věkem aye-aye znatelně ubývá. Tento fakt by mohl vypovídat o fyzické náročnosti závěsu, a také o tom, že starší a zkušenější zvířata efektivněji využívají méně náročné polohy k dostatečné saturaci komfortních potřeb. Komfortní chování subadulta Raracha navíc mohlo, pro pozorovatele nerozeznatelně, alternovat s lokomoční hrou, což by vysvětlovalo jak častější používání závěsů, tak i nejvyšší průměrnou výšku a nejčastější využívání větví stromů při komfortních projevech.

Schopnost zaujímat na substrátu nejrůznější, z našeho pohledu obtížné polohy umožňuje aye-aye využívat ty potravní zdroje, které jsou jiným zvířatům nedostupné. Jejich motorická i kognitivní náročnost se bude dle našeho očekávání projevovat v rámci naší věkově strukturované populace. Rozdíly v pozičních projevech během potravního chování ukazují výrazně nižší podíl vertikálního závěsu u subadultního Raracha oproti dospělým zvířatům. Podobně jako v případě jiných projevů se zde domníváme, že největší roli hraje to, že subadult je nejméně zkušeným jedincem, kterému tato náročná poloha činí potíže. Dokládají to také výsledky pozičního chování jednotlivců na potravním zdroji Dřevo. Opět subadult polohu vertikální závěs využívá nejméně, přičemž poloha stání u něj při této aktivitě zcela jasně dominuje jak ve srovnání s ostatními jím zaujímanými polohami, tak ve srovnání s ostatními dospělými jedinci. Očekáváme zvyšování podílu užívání této polohy s přibývajícím věkem Raracha při potravním chování obecně, nicméně však narážíme na nedostatek srovnání s jinými studiemi.

4.4 Využití substrátu

Nabídka substrátů, které mohou zvířata při svých aktivitách využít, je do značné míry dána jejich životním prostředím. Aye-aye na Madagaskaru v dnešní době žijí jak v prostředí primárních lesů, tak v prostředí lidmi obhospodařovaném. Zajímalo nás, které substráty budou aye-aye využívat během kterých aktivit a bude-li jejich užívání lišit v naší populaci čtyř zvířat na studované lokalitě. Tato kapitola pojednává o využívání substrátů při přesunech po domovských okrscích, při komfortním a potravním chování a individuálních rozdílech. Pokusíme se také vysvětlit rozdíly ve využití substrátů aye-aye chovaných v zajetí a na naší

lokalitě. Budeme diskutovat hypotézu o údajné terestrialitě těchto lemurů a nakonec se zmíníme se o morfologických adaptacích aye-aye, které jim využívání substrátu umožňují.

Během přesunů po domovských okrscích aye-aye využívaly celé spektrum dostupných substrátů, které vegetace a prostředí studované lokality nabízely. V užívání substrátů během přesunů se znatelně liší dospělá zvířata od subadultního Raracha. Zatímco dospělé aye-aye se při přesunech pohybovaly z téměř poloviny času na větvích a substrát listy kokosových palm byly využívány v přibližně jedné třetině času, u subadulta je tomu naopak. Vysvětlení může spočívat ve vysokém podílu nerozlišeného substrátu u Raracha, kde mohou být skutečné podíly těchto substrátů ukryty, neboť v rámci koruny kokosové palmy je snazší substrát rozlišit. Spíše však jde o důsledek vyššího podílu využívání kokosových palm při přesunech, protože Rarach obýval území, kde byla hustota kokosových palm vysoká a jejich koruny zapojené. Dále Rarach podstatně méně využíval substrát větvíčka, jež byl u dospělých využíván až šestkrát více. Lze uvažovat o vlivu věku na lokomoční schopnosti subadulta, kterému pohyb po tenkém ohýbajícím se substrátu mohl činit potíže. Tuto domněnku podporují také výsledky užívání substrátu o určitém průměru jednotlivci během přesunů, kde nejmladší zvířata trávila na nejtencím substrátu neméně času. Opět však může jít o prostý důsledek odlišného složení vegetace v části ostrova přednostně využívané Rarachem (větší hustoty vysokých stromů a palm s poměrně dobře zapojenými korunami).

Využívání substrátu aye-aye v zajetí (2 samci v zoo Jersey) během přesunů po ubikaci (travel) vykazovalo vysoké podíly větví středního průměru (8-15 cm), konkrétně 60% resp. 86,5%. Silné větve (15 cm a více) byly samci využívány z 22,2% resp. 13,5% a větve o průměru slabém (méně než 8 cm) využíval pouze jeden samec, a to ze 4,4%. Z ostatních substrátů bylo při chůzi využito pouze jedním samcem ještě provazu (4,4%) a země (8,8%) [Curtis 1992]. Při srovnávání využívání substrátů aye-aye v zajetí a na naší lokalitě, je zde zřejmý rozdíl v častějším pohybu po tenkém substrátu, který byl v zajetí využíván minimálně. Podobně jako u rozdílů v pozičním chování lze vysvětlení hledat v prostorově omezeném prostředí ubikace. Tenký substrát volně žijící aye-aye užívají např. při přelézání ze stromu na strom, nevyhnutelně tedy během přesunů po domovském okrsku, k nimž v zajetí nemají příležitost.

Pro komfortní chování bylo využíváno takového substrátu, který aye-aye umožnil čištění v obvykle typických polohách. Využívání substrátu při komfortním chování námi studované populace je u samců velmi podobné. U všech převažuje větev nad listem palmy. Samice Lucy však užívá obou substrátů pro své čištění téměř shodně s mírnou převahou větví. Zda-li se na používání substrátu list palmy projevuje vliv jejího nejvyššího podílu sezení

(který je vysoký také u Kouliče, u něhož je taktéž vyšší podíl sezení) a méně závěsu než mají mladší samci, je zatím nezodpovězenou otázkou. Srovnáme-li substráty užívané při čištění dvěma samci v zajetí s našimi zvířaty zjistíme, že dokonce až ze 63% je pro čištění užíváno platformem (0,1 m² až 1,3 m²), zatímco větví o průměru 8-15 cm bylo užíváno v 37 resp. 38% [Curtis 1992]. Jeden samec také z 24% užíval provazu. Platformy v prostředí naší lokality, kterými by mohly být pařezy nebo vodorovně uřezané kmeny či větve, byly přirozeně vzácné a během našeho pozorování jsme nepozorovali aye-aye slézat na pařezy. Nepředpokládáme však, že by aye-aye, s ohledem na jejich anatomii, využívaly těchto platform v přirozeném prostředí v podobné míře jako v zajetí. Takto časté užívání platform v zajetí si vysvětlujeme habituací jedinců na podmínky ubikací a omezeností výběru substrátu v nich.

Potravní chování zpravidla probíhalo na substrátech umožňujících nejsnazší dostupnost potravních zdrojů. Zkušenost zvířat ve volbě substrátu bude také při této aktivitě, dle našeho očekávání, hrát svou roli. Ve využití substrátu při potravním chování je nápadný rozdíl mezi výškou a sklonem substrátu užívaných dospělými zvířaty a subadultem. Rarach byl pozorován výše než ostatní jedinci a na substrátu o menším sklonu. Velmi markantní je rozdíl u potravního chování na zdroji dřevo, kdy se Rarach pohyboval průměrně až o 3,5 m výše než Koulič a dokonce o 6,5 m výše než Goméz. Sklon byl taktéž menší. Předpokládáme, že subadultnímu jedinci činilo potíže se udržet a zaujímat polohy potřebné k úspěšnému vyhledávání potravy na vertikálních substrátech v menších výškách na kmenech či větvích. Lze očekávat, že s přibývajícím zkušenostmi si aye-aye bude troufat na složitější polohy a motoricky náročnější substráty. U mláděte aye-aye chovaného v zajetí vzrostla frekvence užívání větví od 10. týdne věku do 20. týdne přibližně 2,6krát a ve stejném období užívání provazu přibližně dvakrát [Feistner & Ashbourne 1994]. I přes neexistující srovnávací studii o pozicích během potravního chování si dovoluujeme tvrdit, že podobný vývoj pozičního chování mladé aye-aye je obecným znakem jejich dlouhého dospívání.

Dlouhé končetiny a vysoký intermembranální index (IMI, délka přední končetiny/délka zadní končetiny x 100) jsou vysvětlovány jako adaptace pro pohyb po zemi s omezenou rolí skákání během lokomoce [Glander 1994, Sterling 1993]. Na základě našich výsledků i výsledků využívání substrátu v zajetí [Curtis 1992] však nepředpokládáme výrazné sklony aye-aye k terestrialitě. Během přesunů až na výjimky pozorované aye-aye téměř neslézaly a jejich pohyb po zemi působil spíše neobratným dojmem. Pouze samice Lucy byla na zemi pozorována relativně pravidelně, což souviselo s její oblibou v konzumaci spadlých kokosových ořechů a s jejím vyměšováním na zemi. Také ve studii Sterling [1993], která adaptaci aye-aye k terestrialitě postulovala, slézaly aye-aye na zem především za účelem

požírání spadlých plodů *Canarium* sp., které představují zásadní podíl jejich potravního spektra na ostrově Nosy Mangabe. Je důležité podotknout, že míra IMI coby ukazatele adaptace pro terestrialitu je v případě aye-aye závadějící. Podstatnou část délky končetin tvoří ruka a dlouhé prsty. Aye-aye však na rozdíl od řady semiterestrických primátů není (polo)prstochodec a dlouhé prsty při pohybu na zemi spíše překáží, takže je aye-aye charakteristicky „skládá“ a došlapuje na plošky dlaní.

Postkranální morfologické adaptace aye-aye umožňují zaujímat zmiňované pozice a předurčují využívání substrátu. Velmi dlouhé přední končetiny jsou v poměru k trupu nejdelší v rámci řádu Primates. Obzvláště prodlouženou částí je ruka a prsty opatřeny drápy. Robustní ramenní pletenec, silný humerus, robustní stavba zadních končetin a podobnosti znaků na kotnicích a ventrální muskulatuře s příslušníky čeledi Lorisidae dovolují aye-aye slézat hlavou dolů po vertikálních kmenech a větvích [Curtis 1992, Curtis & Feistner 1994]. Aye-aye se svými 2,6 kg je nejtěžším primátem, který hlavou dolů slézá [Curtis & Feistner 1994, Glander 1994, Feistner & Sterling 1995, Krakauer *et al.* 2002]. Morfologické adaptace umožňují aye-aye potravní chování na silných kmenech, které aye-aye objímají dlouhými rukama a zachycují se na nich drápy, nikoliv úchopem. Jedna z předních končetin při potravním chování pracuje, což jen umocňuje potřebu dlouhé přední končetiny a silné kostry končetin zadních. Morfologické adaptace tedy patrně souvisí s potravním chováním aye-aye na silných kmenech.

4.5 Komfortní chování

V následující kapitole budeme diskutovat používání tenkého třetího a čtvrtého prstu coby nástrojů pro čištění, pokusíme se objasnit význam broušení zubů v kontextu možného pachového značení a navrhneme vysvětlení malého podílu sociálního čištění, které kontrastuje s poměrně častými sociálními interakcemi studované populace aye-aye.

Podobně jako v doposud publikovaných materiálech [Ancrenaz *et al.* 1994, Andriamasimanana 1994, Feistner & Ashbourne 1994, Iwano 1991, Winn 1994a, 1994b] jsme zaznamenali využívání tenkého třetího prstu při komfortním chování. Jemnost tohoto nástroje, využívaná hlavně při exploračním a potravním chování, umožňuje čištění citlivých míst těla, jako jsou oči, uši, tlama nebo pohlavní orgány. Detailní využívání prstů při čištění zvířat však nebylo možné v našich podmínkách vždy spolehlivě detekovat. Předpokládáme, že počet případů využívání třetího prstu bude podstatně vyšší, než jak vyplývá z našich výsledků i přes to, že aye-aye užívá při čištění také delšího a silnějšího čtvrtého prstu, jehož význam při komfortním chování je dosud opomíjen a patrně značně nedoceněn. Obecně lze tvrdit, že třetí

a čtvrtý prst (a prsty vůbec) jsou používanějšími a patrně i důležitějšími nástroji aye-aye pro čištění než jsou zuby, které čištění pomocí prstů doplňují.

Efektivní manipulace s dlouhými končetinami a prsty aye-aye vyžaduje určitý ontogenetický vývoj jedince nejen pro potravní chování, ale také pro komfortní. U aye-aye narozené v zajetí je popsán postupně se zvyšující četnosti čištění sama sebe, kdy od 9. týdne do 17. týdne stáří mláděte vzrostl podíl času stráveného vlastním čištěním pětkrát [Feistner & Ashbourne 1994]. Andriamasimanana [1994] popisuje situaci, kdy mládě imitovalo čištění samice. Zaznamenali jsme čištění u mláděte Billyho, nicméně na základě našich dat nelze sledovat výraznější změnu v čase.

Broušení neustále dorůstajících řezáků, při němž jsou na použitém předmětu (větev apod.) zanechávány sliny jedince, by mohlo mít kontext pachového značení slinami a olfaktorické komunikace aye-aye. Tento způsob značení je popsán ze studie v Zoo Vincennes v Paříži [Winn 1994a]. Z našeho pozorování ale vyplývá, že aye-aye brousily zuby na místech, kudy neprocházely pravidelné ochozy zvířat. Nikdy jsme nezaznamenali specifický zájem jiných zvířat o místo, kde jsme v předchozích dnech zaznamenali zanechání broušení zubů. Aye-aye tedy šlo spíše o nalezení větvičky o vhodném průměru, o níž by řezáky mohly brousit než o zanechání „vzkazu“ jinému jedinci na frekventovaném místě. Lze se domnívat, že aye-aye rozpoznají individuální pach slin (dle našich pozorování samci specificky reagovali pach vhlodů do dřeva nebo ořechu zanechány samicemi Lucy a Darjou), nicméně nepovažujeme broušení zubů ani zanechávání slin na předmětech za předávání informace pomocí pachu.

Minoritní podíl sociálního čištění aye-aye, kontrastující s poměrně častými interakcemi a v literatuře vzácně popisovaný [Winn 1994b], vysvětlujeme tím, že aye-aye si na rozdíl od jiných poloopic (lemur kata, lemur vari) snáze dosáhnou na obtížně dostupné části těla. Dlouhé končetiny a prsty a zaujímání nejrůznějších akrobatických poloh to aye-aye umožňují. Pravděpodobně nejde o důsledek „soliterní“ povahy aye-aye, neboť jiné sociální interakce jsou alespoň mezi některými zvířaty časté, a to v naší i v ostatních studiích. Časté sociální interakce na omezené ploše ostrova však mohou být do jisté míry dány nedostatkem prostoru a lze očekávat, že v jiných podmínkách volné přírody nebo kulturní krajiny se zvířata stýkají daleko vzácněji.

4.6 Potravní chování

Potravní chování a složení potravy v prostředí agroekosystému východního Madagaskaru bylo jedním z hlavních cílů naší studie. Tato kapitola pojednává o změnách

v potravním složení v průběhu půlročního pozorování. Diskutujeme a hodnotíme zde nejdůležitější potravní složky a výsledky srovnáme s výzkumem v primárním lese na Nosy Mangabe. Pokusíme se zodpovědět otázku, proč aye-aye nevyužívají více snadno dostupné potraviny. Upozorníme na nové poznatky potravní ekologie, které naše studie aye-aye přinesla. Pozastavíme se nad tím, kterou niku aye-aye na Madagaskaru vyplňuje, upozorníme na morfologické adaptace aye-aye a jejich vývoj a nakonec budeme diskutovat ontogenezi kognitivních schopností aye-aye.

Změny ve složení potravy studovaných aye-aye v průběhu roku vypovídají o relativně konstantním podílu živočišných složek (živočišná potrava získávaná ze dřeva a v korunách kokosových palm). Může jít o důsledek celoroční dostupnosti tohoto typu potravy, nicméně odpovídající data chybí a skutečně k fluktuacím docházet mohlo. Alternativní vysvětlení může spočívat v nutriční hodnotě živočišné potravy, která nemůže být nahrazena ničím jiným. V celkovém potravním spektru tak představuje celoročně konstantní podíl.

Nutriční hodnota sušiny velkých larev při výzkumu na Nosy Mangabe činila 5,1 kcal/g [Sterling *et al.* 1994]. Malé larvy a semena stromu *Canarium* sp. pak shodně 5,0 kcal/g sušiny. Pro srovnání nutriční hodnota nádorů na stromech *Intsia bijuga* byla zjištěna pouhých 0,7 kcal/g. Dá se tedy říci, že co do nutriční hodnoty jsou larvy i semena srovnatelná. Malé larvy, respektive také velké larvy, však mají na rozdíl od semen podstatně vyšší podíl dusíkatých látek (bílkovin, „crude protein“), a to 56,5% resp. 30,7% oproti 14,0% u semen. Lze tedy tvrdit, že i přesto, že nutriční hodnota živočišné potravy je se semeny srovnatelná, co do obsahu živočišných bílkovin je živočišná složka nezastupitelná. To pak vysvětluje její stálý podíl v potravě aye-aye během celého roku.

Podíl kokosových ořechů, coby dominantní potravní složky klesal komplementárně k nárůstu zastoupení jiných potravních složek. Jednalo se nejvíce o nektar, který zejména v době kvetení ravenal představoval podstatný zdroj energeticky bohaté stravy. Jakmile ravenaly odkvetly a aye-aye získávaly nektar pouze z květenství banánovníků, kokosové ořechy, a částečně také jiná semena, doplnily mezeru v potravním spektru. Dalo by se tedy říci, že kokosové ořechy, coby nejdostupnější a vysoce koncentrovaný potravní zdroj, představují objemovou potravu, která doplňuje jídelníček jako základní zdroj energie. Pro syrovou kokosovou dužinu se udává nutriční hodnota 3,5 kcal/g [<http://mybiochemistry.com>]. Její podíl pak v chudším období narůstá. Preference nektaru může souviset s jeho vysokou energetickou hodnotou kombinovanou s vysokou stravitelností. Nicméně pravděpodobně pouze v květech ravenaly (nikoli banánovníků) je nektar k dispozici ve větším množství, takže pro zvíře velikosti aye-aye představuje ekonomičtější zdroj než kokosové ořechy.

Při srovnání se studií složení potravy z Nosy Mangabe zjistíme, že tamní populace aye-aye i za nepřítomnosti kokosových ořechů, vykazuje nápadné podobnosti s naší populací [Sterling 1993, Sterling *et al.* 1994, Kitko & Overdorff 1996]. Živočišná potrava nejenže je zastoupena v podobném podílu, podobně se také jako u naší populace téměř nemění. Podíl nektaru zcela analogicky kolísá podle sezóny kvetení, kdy nejvíce jej aye-aye požívají v období teplém a vlhkém (leden až polovina května), a to v obou letech studie. Semena stromů rodu *Canarium* tvořila velmi podobný podíl jako kokosové ořechy v naší lokalitě ovšem s tím rozdílem, že se jejich podíl více měnil. To, co obě studie odlišuje a na Nosy Mangabe vyplňuje potravní nabídku, jsou nádory, lépe řečeno voskovitá substance patrně houbovitého původu na kambiu pod nimi. Ty v období chladném a vlhkém (polovina května až polovina září) tvořily až 45% potravy. Semena stromu *Terminalia catappa*, dospělci neurčeného druhu mravence a houbovité nárosty na rostlině druhu *Macaranga cuspidata* představovaly méně než 5% potravy po celou dobu výzkumu na Nosy Mangabe od listopadu 1989 po duben 1991.

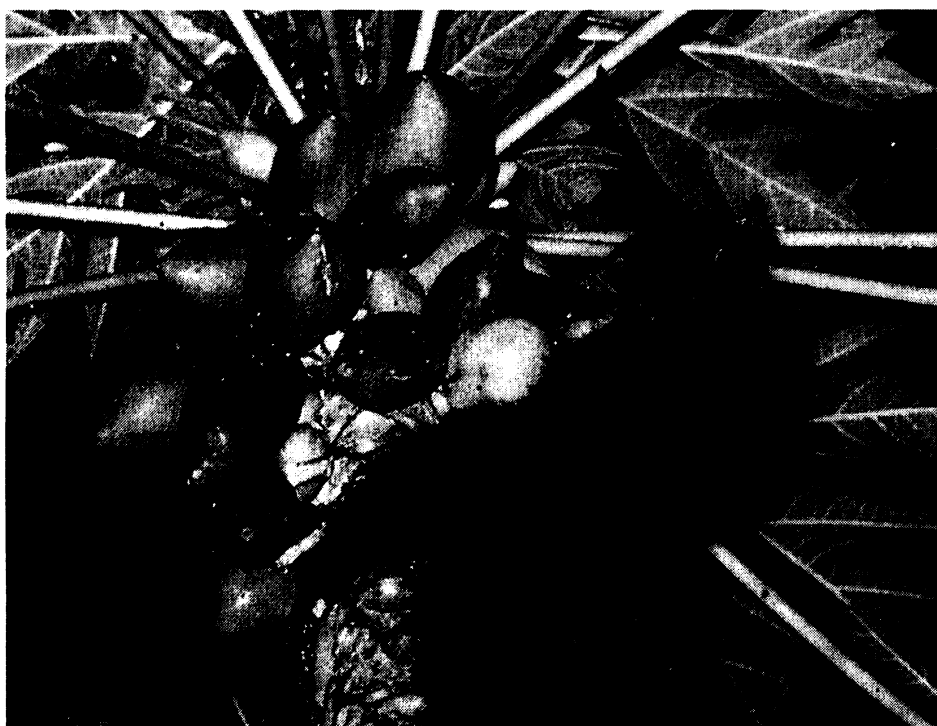
Jak vyplývá z výsledků, nebyli jsme schopni zjistit, jak a zda aye-aye rozpoznají stupeň zralosti kokosových ořechů. Patrně však tomu tak je. Aye-aye se prohlodávaly do ořechů majících kokos v tom stádiu zralosti, kdy byl ještě snadno seškrabovatelný ze skořápky a přitom již natolik kompaktní, aby se dal prsty vytáhnout. Je pravděpodobné, že aye-aye při poklepávání třetím prstem na povrch plodu dokážou akusticky (nebo na základě kombinace akustických a dalších podnětů) rozlišit jak stav oplodí, tak i množství tekutiny uvnitř plodu (z vlastního pozorování se zdá, že s přibývajícím zralostí oplodí mírně vysychá a tekutiny ubývá). Na základě toho pak vyhodnotit, do jaké míry bude kokos zralý. Experimentální studie (podobně jako v případě rozpoznávání obsahu semen stromu *Terminalia catappa*), v zasetí relativně jednoduše testovatelné, však zatím chybí.

Bohužel, nebylo v našich možnostech ověřit, do jaké míry a jak rychle na zemi ležící otevřené kokosové ořechy podléhají fermentaci. Luciina záliba v této potravě byla nápadná. Zatímco obliba alkoholu u vyšších primátů včetně lidoopů je známá, u skupiny strepsirhinních a aye-aye nikoliv [Dominy 2004, McLean 1994]. Mohlo by se tedy jednat o první popsanou náklonnost poloopic k alkoholu.

Na rozdíl od jiných poloopic (*Nycticebus pygmaeus*, *Phaner furcifer*, *Euoticus elegantulus* nebo *Microcebus murinus*) aye-aye pravděpodobně nepožívají želatinu vytékající z větví a kmenů určitých stromů [Nash 1986, Pollock *et al.* 1985], jak může potvrdit také naše pozorování. Patrně jde o fyziologická omezení související s trávením nebo delší doba trávení želatiny, která se neslučuje s potřebami danými jinými potravními zdroji. Blíže

nespecifikované požívání kůry je nicméně popsáno [Birkinshaw & Colquhoun 2004]. Jde-li o skutečné požívání exudátů, mravenců na povrchu kůry nebo kůry samotné však zůstává otázkou.

Poněkud zarážející je skutečnost, že aye-aye, až na několik výjimek uvedených ve výsledcích, téměř nepožíraly snadno dostupné dužnaté plody. Za příklad dobře poslouží plodenství banánovníků, kterých si aye-aye nevšímaly i přesto, že nektar jejich květenství požíraly pravidelně nebo plody papájí, jejichž kmene byly součástí pravidelných a frekventovaných ochozů. Požívání papáji z naší lokality je navíc zdokumentováno na staré fotografii samce Kouliče (Obr. 4.1) a také v literatuře- [Durrell 1994, Winn 1994b].



Obr. 4.1 Samec Koulič požívá zralý plod papáji. Autor není znám.

Vzhledem k tomu, že aye-aye chované v zajetí sladké plody přijímají jako jednu ze zásadních součástí jídelníčku [Haring *et al.* 1994, Feistner & Carroll 1995, Carroll & Beatie 1993, Coffman *et al.* 1993, Lynch & Eisemann 1998, Mckenna 2000, Crissey *et al.* 1995, Ramos *et al.* 1995], aniž by se na nich projevovaly jakékoliv zdravotní problémy (kromě obezity, S.Lhota, osobní sdělení), zůstává jejich absence v potravě volně žijících aye-aye záhadou. Vysvětlení by mohlo spočívat v zásadně odlišném charakteru plodů rostoucích na plantážích a plodů rostoucích v primárním lese neboli prostředí, ve kterém se patrně vyvíjely potravní preference aye-aye. V deštném lese (na Madagaskaru více než v jiných tropech, P.Wright, osobní sdělení S.Lhotovi) je zralých plodů nedostatek a plody jsou malé s vyšším obsahem

sekundárních metabolitů. Pro aye-aye nemusí představovat vhodný zdroj potravy, na rozdíl od plodů kultivovaných stromů. Potravní chování aye-aye v prostředí agroekosystému může do značné míry odrážet chování, jaké se vyvíjelo v podmínkách přirozeného lesa.

Analogicky k absenci dužnatých plodů ve stravě aye-aye překvapuje to, že aye-aye nepožirají imaga volně se pohybujícího hmyzu a upřednostňují z našeho pohledu náročné dobývání larev ze dřeva. Jedno možné vysvětlení může spočívat v mohutně chitinizovaných kutikulách volně se pohybujícího hmyzu. Patrně však nelze předpokládat, že aye-aye, schopná se pravidelně prohlodávat do kokosových ořechů, by měla s krovkami sebevětšího brouka problémy. Je však možné, že drobné ploché premoláry a stoličky aye-aye nedokáží tuto potravu efektivně zpracovat. Jinou alternativou může být přítomnost chemické ochrany v těle řady druhů volně lezoucího hmyzu. Aye-aye, živící se hmyzem ukrytým v pevných rostlinných tkáních (a proto méně chemicky chráněným) nemusí být schopna zpracovat jedovaté druhy hmyzu. Tato hypotéza však nevysvětlí fakt, že mravenci (patrně stejného druhu), kteří byli vyžírání v jejich hnízdech v toulcích kokosových palem a v suchých větvičkách, nebyli nikdy požíráni mimo hnízdo. V případě mravenců může být důvodem vyšší efektivita sběru zevnitř hnízda než mimo něj.

Nové poznatky přinesla naše studie svým zjištěním, že podstatnou složku potravy aye-aye tvoří mravenci a termiti. O ojedinělé predaci imag mravenců (sbíraných z povrchu větví, nikoli z hnízda) se zmiňuje již starší práce [Sterling 1993], nicméně skutečnost, že se jedná o významnou složku potravy přineslo až naše pozorování. Je možné, že podíl mravenců a termitů v potravě aye-aye bude navíc ještě vyšší, než kolik ve výsledcích uvádíme, a to z toho důvodu, že je pro pozorovatele velmi nesnadné zjistit, zda jde o tuto potravu. To, že se jedná o požíráni mravenců, jsme zaznamenávali pouze tehdy, když to bylo patrné. Mnohdy aye-aye trávil svůj aktivní čas chováním, které patrně bylo požíráním mravenců, zdánlivě se ale jevilo jako požíráni nádorů na kmeni stromu *Intsia bijuga*. Z vlastní zkušenosti se tedy domníváme, že v minulých studiích mohlo dojít k mylné interpretaci potravního chování, a tím ke zkreslení výsledků.

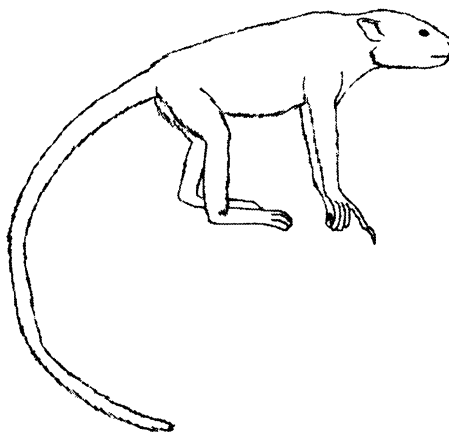
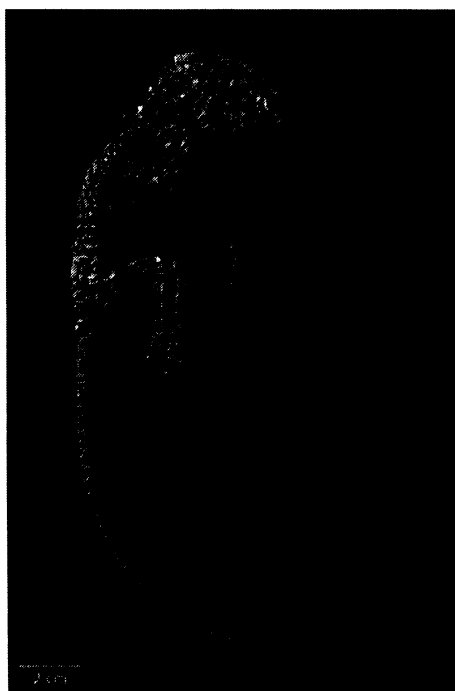
Již bylo upozorňováno na fakt, že na Madagaskaru se nevyskytují datlovití ptáci ani veverka [Ramanamanjato & Ganzhorn 2001, Erickson 1994, 1995, Ganzhorn *et al.* 1999, Sterling 1993, Sterling 1994c, Sterling *et al.* 1994]. Aye-aye podle našeho pozorování plní úlohu jak predátorů podkorního a ve dřevě schovaného hmyzu, tak konzumenta semen chráněných pevnou skořápkou, a vyplňují tak obě výše zmíněné niky-datla i veverka.

Predispozice ke vzniku morfologických struktur a k unikátní technice, jíž aye-aye skrytou potravu vyhledává, byla podpořena jejich uplatněním ve volné nice. Analogický proces vzniku

forem s podobnými adaptacemi bychom mohli patrně najít u současných vakoveverek páskovaných (*Dactylopsila trivirgata*) (Obr. 4.2) [Anděra 1997, Soligo 2005, Sterling 1994c] z Nové Guinei a apatemyidní fosilie *Heterohyus nanus* (Obr. 4.3) z eocénu Německa [Kalthoff *et al.* 2004]. Je třeba připomenout, že kokosové ořechy, coby jeden z nejdůležitějších potravních zdrojů aye-aye, v evoluci tenkého třetího prstu a řezáků svou roli nesehrály. Na Madagaskar se s největší pravděpodobností dostaly až s příchodem člověka [Dransfield & Beentje 1995, Goodman 2004].



Obr. 4.2 Vakoveverka páskovaná (*Dactylopsila trivirgata*). Autor Lucas Langstaff.



Obr. 4.3 Fosilní pozůstatky a rekonstrukce apatemyidní fosilie *Heterohyus nanus*. Autor fotografie G. Oleschinski.

Nezvyklý způsob získávání potravy aye-aye s sebou pravděpodobně přináší i specifické nároky na kognitivní schopnosti zvířete. Subadultní a méně zkušený samec Rarach například při hlodání bambusových stébel hlodal v internodiū, tedy mezi dvěma kolénky. V těchto místech ovšem aye-aye nemá příliš dobrou možnost opory horních řezáků ve fázi, kdy spodní řezáky pronikají do tvrdých pletiv hladkého povrchu stébla. Dospělé a zkušenější aye-aye hlodají stébla v kolénkách, kde lze horní řezáky ukotvit, což pravděpodobně hlodání značně usnadňuje. Bohužel nelze na základě našich dat a jediného subadultního jedince vyvozovat závěry o průběhu ontogenezi jeho mentálních schopností. Nasvědčovala by tomu však také skutečnost, že dle našeho očekávání trvalo subadultnímu Rarachovi nejdelší dobu se do kokosového ořechu prohlodat. Úspěšnost jeho prohlodání ořechu byla nižší také. Předpokládáme zde obecnou potřebu sociálního učení se aye-aye těmto dovednostem od matky a zároveň jejich zefektivňování s přibývajícím věkem a zkušenostmi jednotlivce.

Dlouhý juvenilní vývoj aye-aye, relativně pozdní doba odstavu, relativně i absolutně největší mozek v rámci poloopic, nástrojové chování [Sterling & Povinelli 1999], schopnost imitace potravního chování jiných zvířat, kognitivně náročné vyhledávání potravy, delší doba prohlodávání se do kokosových ořechů subadulta ve srovnání s dospělými, časté sociální interakce a hry subadulta s Gomézem po odstavu matkou, jeho neefektivní hlodání do bambusových stébel a skutečnost, že Rarach věnoval bambusovým stéblům nejméně času ze všech zvířat však přispívají k domněnce, že aye-aye ke svému zdárnému vývoji potřebuje dostatečně dlouhou dobu sociálního učení [Feistner & Ashbourne 1994, Krakauer 2005]. Efektivita potravního a exploračního chování je dále úměrná věku a životním zkušenostem jedince. Všechny tyto aspekty pak dělají z aye-aye cosi jako „lidoopa mezi poloopicemi“ [Krakauer 2005]. S ohledem na tři pozorování dvou aye-aye (samec a samice) na Nosy Mangabe, které k získání přístupu k houbovému nádoru pod větví použily liánu jako nástroj, Sterling & Povinelli [1999] uvažovali dokonce o tom, že aye-aye dosahuje pátého stupně Piagetianovy škály sensorimotorické inteligence, ačkoli na základě svého experimentu tuto hypotézu nakonec zamítli. Rody primátů *Pan*, *Homo* a *Cebus* dosahují stupně šestého [Sterling & Povinelli 1999].

4.7 Sociální chování a související projevy

Navzdory předpokladům, že aye-aye je soliterně žijící primát, na první pohled nás zaujaly časté interakce v rámci námi studované lokality. Zda byla tím důvodem patrně blízká příbuznost zvířat nebo jen prostý fakt, že prostředí říčního ostrova je pro populaci příliš malé se pokusí objasnit následující kapitola. Budeme zde diskutovat nezvykle vysokou sociabilitu zvířat

a projevy jejich herního chování. Dále to, proč si i přes časté zanechávání moči na větvích zvířata těchto značek nevšímají, zda existují nějaké jiné způsoby pachového značení a nakonec si všimneme kontextů hlasových projevů aye-aye.

Ve srovnání s populací aye-aye na Nosy Mangabe je zřetelná mnohem vyšší sociabilita námi pozorovaných aye-aye. Aye-aye na Nosy Mangabe spolu interagovala častěji v době rozmnožování než mimo ni [Sterling & Richard 1995]. Domníváme se, že v případě naší populace je příčinou zejména to, že ostrov je velmi malé území, menší než je předpokládaná rozloha domovského okrsku aye-aye v přírodě (přibližně 40 ha u samic a až 215 ha u samců [Sterling 1993]), s omezenou nabídkou vhodných ochozů. Zvířata jsou tedy nucena přicházet do styku mnohem častěji a vzájemná tolerance může být adaptací na takovou situaci. Zda zde hraje svoji roli blízká příbuznost jedinců je diskutabilní a pro vyřešení této otázky chybí vhodné srovnání. Jestli se již odstavení jedinci vrací k matce i po svém plném osamostatnění, zůstává tak otevřeno.

Velmi významnou součástí sociálních interakcí u dvou námi pozorovaných aye-aye (Gomezze a Raracha) představuje sociální hra. Relativně časté herní projevy dospělého Goméze s Rarachem mohou mít spojitost s Gomézovou saturací sexuálního chování. To v situaci, kdy se na ostrově nevyskytuje jiná samice než je jeho pravděpodobná matka, nemohlo být namířeno jinam než na subadulta tolerujícího bližší kontakt jiné aye-aye. Tato domněnka tak vysvětluje i Gomézovy snahy o kopulaci Raracha a přispívá k přesvědčení, že podmínky studované lokality byly pro Goméze nevhodné. Sociální hry subadultního Raracha s Gomézem pak byly často vyprovokovány ze strany Goméze, nicméně Rarach byl vůči Gomézovým výzvám velmi otevřený a zároveň se opakovaně snažil o vyvolání hry se svou matkou Lucy, takže i toto zvíře bylo motivované potřebou sociální hry. Rarach byl zároveň jediným zvířetem, které si pravidelně hrálo soliterně. Předpokládáme, že častá incidence hry u subadultního Raracha podporuje hypotézu o dlouhém juvenilním stádiu vývoje jedince aye-aye, během něhož zvíře získává a testuje své schopnosti a současně zjišťuje omezení [Krakauer 2005].

V literatuře je popsáno herní chování dospělých aye-aye v době páření, kdy mezi samcem a samicí docházelo k hravým honičkám [Andriamasimanana 1994]. Ostatní popsané herní projevy se vždy týkají mlád'at a jejich matek. Mlád'ata hravě zápasila s předměty nebo chňapala po větvích a listech ve věku od 9. týdne [Feistner & Ashbourne 1994]. S matkou si mládě začínalo hrát ve věku 11 týdnů a matka se do hry zapojila ve věku 13 týdnů věku mláděte, které hru většinou iniciovalo. V ZOO Vincennes byla první hra mláděte zaznamenána v 11. týdnu věku a první hravé zápasení s matkou ve věku 15 týdnů. Matka zde hru také sama iniciovala [Winn 1994b]. V průběhu vlastních pozorování v ZOO Vincennes v Paříži jsme

v roce 2002 zaznamenali hru dospělé samice aye-aye, která zápasila s kokosovým ořechem (Jůnek 2002). Je možné, že absence údajů o existenci hry dospělých aye-aye v dostupné literatuře může být způsobena nedostatečnou znalostí tohoto druhu a s přibývajícými studiemi očekáváme nárůst pozorování herních projevů.

Pachové značení je dle dostupné literatury nejčastější v době říje samice [Winn 1994a; Sterling 1993], přičemž značí jak samci, tak samice. Naše pozorování pachového značení, konkrétně roztírání moči po kmenech a větvích stromů, ale přinášejí několik otázek. I přesto, že samci na ostrově roztírali moč na velmi frekventovaných místech, jen v malém podílu případů jsme později na tomto místě zaznamenali specifickou reakci jiných zvířat. Je možné, že blízké příbuzná zvířata jsou na omezeném prostoru habituována na velké množství pachových značek, které navíc důkladně znají, při malém počtu značících jedinců. Otázkou pak ale zůstává, jaká (a zda vůbec) je tedy komunikační funkce roztírání moči u námi sledovaných zvířat.

Podivné se také jeví to, že samice Lucy pachem fakticky neznačila, pouze zanechávala moč i trus na zemi, což není v popsáno ani v literatuře, ani u žádné z aye-aye chovaných v evropských zoo (Lhota, osobní sdělení založené na rozhovorech s ošetřovateli všech aye-aye chovaných v Evropě). Moč ani trus zanechaný na zemi nebyl zřejmě jinými zvířaty nikdy nalezen. O stopy moči nové samice Darji, zanechané na větvích a kmenech stromů, se však dospělí samci zajímali mimořádně. V případě Lucy se může jednat o taktické chování, které Lucy mohlo napomáhat uniknout pozornosti samců. Bylo také zřejmé, že se Lucy držela v určitém odstupu od ostatních a obývala méně frekventované části ostrova. Jiným možným vysvětlením absence pachového značení u Lucy je dlouhodobá nepřítomnost jiných samic na ostrově. Nelze tudíž hovořit o jakékoliv teritorialitě mezi samicemi. Začátkem srpna na ostrově vysazená samice Darja by časem mohla tuto situaci výrazně změnit a je vhodné poznamenat, že jediné zaznamenané případy roztírání moči byly u Lucy pozorovány teprve v době přítomnosti Darji. Proti této hypotéze však svědčí fakt, že samice aye-aye chované v zajetí (v samostatných ubikacích) pravidelně roztírají moč bez ohledu na nepřítomnost jiných zvířat (Lhota, osobní sdělení).

Ostatní popsané způsoby údajného pachového značení, jako jsou tření krku, tření hrudi nebo tření tváří o podklad [Ancrenaz *et al.* 1994, Winn 1994a] jsme, až na jedno podivné chování podobné posledně zmiňovanému (které však za pachové značení nepovažujeme), nezaznamenali. Naše data tím nepodporují ani hypotézu o možné přítomnosti sternálních pachových žláz [Ancrenaz *et al.* 1994]. Je otázkou, nakolik zřetelné a průkazné bylo jedno publikované pozorování [Ancrenaz *et al.* 1994] zmíněných značení („zvířata také třela krkem a tvářemi o větve“) a nakolik vlastně splňují roli olfaktorické komunikace mezi jedinci. Již u

zmiňovaného ohlodávání větví, coby pachového značení [Ancrenaz *et al.*, 1994], předpokládáme spíše funkci nezbytné redukce dorůstající dentice než cokoliv jiného, zvláště, když na tyto „značky“ jiné aye-aye nereagovali. Je však možné, že v podmínkách nočního pozorování jsme přehlédli projevy, které by odpovídaly tření krku či hrudi aye-aye.

Námi zaznamenaná vokalizace aye-aye koresponduje s popsanými projevy v literatuře. Dvojslabičné frkání, podobně jako popsané škytání [*sneeze*, Stanger & Macedonia 1994, Sterling & Richard 1995], bylo shodně nejčastěji vydáváno v kontextu rušení pozorovatelem či jiným zvířetem. Volání považujeme za jeden z nejdůležitějších komunikačních zvukových projevů. Pomocí něho si patrně zvířata dělají představu o pohybu jiných jedinců po ostrově. Enormní počet této vokalizace u Goméze napovídá, že by mohlo jít o volání určené k vyhledávání sexuálního partnera podobně jako bylo popsáno [*aack*, Stanger & Macedonia 1994, Sterling & Richard 1995] nebo také k vyhledávání sociálního partnera pro jiné formy afiliativního sociálního kontaktu. Kontext ostrého výkřiku, reakce na agonistické projevy, byl také velmi podobný již popsané vokalizaci [*scream*, Stanger & Macedonia 1994, *creee*, Ancerenaz *et al.* 1994]. Funění [*snort*, Stanger & Macedonia 1994, Sterling & Richard 1995], coby reakce rozladění z neočekávané situace, přibližně odpovídá popsanému projevu při vyrušení, nicméně na základě samotného zvuku zřejmě není spolehlivě odlišitelné od funění vydávaného velmi často při exploraci. Podivné tiché skřípání, vydávané mládětem Billym [*whirring*, Sterling & Richard 1995], jsme zaznamenali v podobně nejasném kontextu, jako se objevuje v literatuře. Domníváme se však, že by se mohlo jednat o velmi utlumené volání. Kňučení, které jsme zaznamenali, může odpovídat přibližně projevům v literatuře popsaným v kontextu vyjádření protestu [*plea*, Stanger & Macedonia 1994, Sterling & Richard 1995] nebo interakcí s oblíbenou potravou či partnerem [*whimper*, Stanger & Macedonia 1994, Sterling & Richard 1995].

4.8 Ochrana aye-aye

Výsledky naší práce se dotýkají některých aplikovatelných aspektů ochrany přírody. Jde o pojetí aye-aye jako škůdce (a s ním souvisejícím vztahem domorodců k aye-aye), o možnosti monitorování výskytu aye-aye na základě zanechávání stop a o možnosti dalšího managementu populace na ostrově Aye-aye.

Vlastní zkušenosti s vyhledáváním aye-aye v kulturní krajině přinesly poznatky, které by mohly být užitečné pro další průzkum a monitoring populací aye-aye jinde na Madagaskaru. Velmi markantní stopy aye-aye v krajině jsou ukousané špičky listů kokosových palem (viz Obr. 3.4). V okolí takto poznamenaných palem se s největší pravděpodobností nalézají hnízda. To samo o sobě v korunách palem není na první pohled

patrné. Prozrazují jej nejčastěji suché větvičky z okolních stromů a trčící suché části listů kokosových palm umístěné v podobě zdánlivě neforemného chuchvalce v ruzíci listů. Dalším nápadným znakem jsou pro aye-aye typické okrouhlé prohlodané otvory do kokosových ořechů (viz Obr. 3.16) jak v korunách, tak na zemi pod kokosovými palmami. Stopy po hlodání na plodech palmy olejně, palmy *Raphia madagascariensis* a jiných již tak nápadné ani typické nejsou a mohou být zaměňovány s hlodáním hlodavců. Vhlody do kmenů a větví (viz Obr. 3.28) jakožto i do stébel bambusu (viz Obr. 3.30 a 3.31) však pocházejí pouze od aye-aye. Patrně nejspíše by mohly být nalezeny na suchých kmenech vzrostlých odumřelých stromů.

Při hodnocení potravních zdrojů v prostředí kulturní krajiny je na místě otázka, zda lze aye-aye považovat za škůdce na kulturních plodinách. V ochranném pásmu Národního parku Mananara-Nord žije velké množství zemědělců z pěstování rostlin plodících koření jako je vanilka a hřebíček, které však aye-aye nepožirají. Je tedy velmi pravděpodobné, že v ostatních oblastech, kde jsou lidé na svých plodinách závislí existenčně, bude averze vůči aye-aye velmi silná. Aye-aye údajně působí škody na kokosových ořechách, cukrové třtině nebo hřebíčkovcích (*Eugenia caryophyllum*) [Durrell 1994, Haring *et al.* 1994, Coffman *et al.* 1993]. Při našich rozhovorech s domorodci z Mananara-Nord a okolních vesnic nám bylo řečeno, že zde aye-aye nepronásledují ani z důvodů pověr, ani pro maso či jako škůdce. Z vlastních pozorování jsou však zřejmé škody způsobované na produkci kokosových ořechů a plodenství jackfruitu. Zatímco ale kokosový ořech aye-aye znehodnotily zcela, jackfruit byl poškozen v relativně malém rozsahu. Na Obr. 3.15 je ve složení potravy však zřejmé, že na rozdíl od kokosových ořechů tvoří jackfruit a plody obecně jen zanedbatelný podíl. Kokosové ořechy jsou zřejmě jedinou z plodin na sledované lokalitě, kterou aye-aye poškozovaly v prakticky významné míře.

Důležitým faktorem při posuzování role aye-aye jako škůdce je však také nadprodukce kokosových ořechů a plodů jackfruitu - vysoká sklizeň a malá poptávka, zásadně umocněna nepřístupností oblasti a tím pádem příliš vysokými náklady na vývoz zemědělských produktů do měst. Na naší lokalitě velké množství plodenství jackfruitu bez povšimnutí domorodců shnilo na zemi pod stromy, a stejně tak ani většina kokosových ořechů nebyla sklizena. Je však nutno podotknout, že majitelé plantáže náleželi k majetnějším obyvatelům Mananary-Nord a podstatná část jejich zisků plynula z produkce vanilky a z turismu. Škody způsobované drobným a chudším farmářům v odlehlejších částech Národního parku Mananara-Nord mohou být vnímány jinak.

Aye-aye na naší lokalitě prakticky nevyhledávaly potravu na hřebíčkovcích a tím nezpůsobovaly žádné škody na této plodině, která pro řadu obyvatel Národního parku představuje významný zdroj příjmů. To je v kontrastu s popisem Durrella [1994], který zmiňuje škody hlodáním při vyhledávání dřevokazného hmyzu na živých stromech. Přesto, že na naší lokalitě byly hřebíčkovce poměrně hojné, aye-aye si jich nevšímalý. Důvodem, proč aye-aye na některých hřebíčkovcích údajně hlodaly, by mohlo být to, že přednostně vyhledávají potravu na napadených nemocných stromech a tím je svým způsobem léčí [Durrell 1994, Sterling 1993]. Tato hypotéza by mohla být v širším kontextu aplikovatelná i na ostatní druhy stromů, kde aye-aye hlodaly. Jiná ekonomicky významná plodina, na které aye-aye údajně způsobují škody, je cukrová třtina [Andriamasimanana 1994, Simons & Meyers 2001]. O cukrové třtině však údaje z naší lokality k dispozici nemáme z důvodu její absence.

Zda domorodci aye-aye budou pronásledovat nebo ne však patrně závisí na kombinaci několika faktorů. Kromě pojetí aye-aye jako škůdce mohou být důležitým činitelem lidové pověry o ztělesnění zla a nositele neštěstí, které aye-aye údajně zosobňuje [Durrell 1994, Sterling 1993, Haring *et al.* 1994, Coffman *et al.* 1993, McKenna 2000, Simons & Meyers 2001]. Malgaši aye-aye v některých oblastech jejich výskytu proto zabíjejí. Rada domorodců v oblasti Mananara-Nord se dle našich rozhovorů také aye-aye bojí, případy zabíjení z důvodu pověr jsme však nezaznamenali. Dalším faktorem je lov lemuru pro maso. Ačkoli jiní lemuři se v oblasti Mananara-Nord loví, o případu konzumace aye-aye jsme nikdy neslyšeli. V literatuře je uváděn případ zabití aye-aye pro maso v oblasti Mananary-Nord [Durrell 1994]. Skrytý noční způsob života a pověřivá, ne-li ustrašená povaha domorodců umožňuje aye-aye přežívat v krajně lidmi obhospodařované jak na východním, tak překvapivě i na západním pobřeží Madagaskaru [Sterling 1994, Simons 1993, Colquhoun 1998, Ganzhorn 1998, Ganzhorn *et al.* 1999, Lehman & Ratsimbazafy 2001]. Lze proto i do budoucna očekávat nová hlášení o nálezech populací aye-aye v dosud neprostudovaných lokalitách.

Na základě našich výsledků lze závěrem formulovat několik doporučení pro další management populace aya-aye na ostrově. Pozitivním zjištěním je zřejmě naprostý dostatek potravních zdrojů na malé ploše ostrova. Nezdálo se, že by populace byla omezována potravní nabídkou. K tomu přispívalo i to, že sklizně plodin a všeobecné pojetí hospodaření na ostrově přežívání aye-aye velmi napomáhalo. Kokosových ořechů se patrně mohlo sklízet daleko více, než tomu bylo ve skutečnosti, od čehož však majitele patrně odrazovala malá poptávka. Nicméně bez ohledu na dostatečně vysokou potravní nabídku je zcela nepravděpodobné, že populace několika málo aye-aye na 14 hektarech říčního ostrova bude dlouhodobě

životaschopná. Stochastické demografické procesy samy o sobě stačí k jejímu zániku. Ilustruje to příklad složení populace na začátku naší studie, kdy se ostrově vyskytovala pouze jediná stará samice (Lucy), jejímiž dvěma posledními potomky byli samci (Rarach a Billy). Pokud by nedošlo k vysazení mladé samice Darji, populace by pravděpodobně zanikla s poslední reprodukce schopnou samicí. Vzhledem k malému počtu zvířat se podobná situace může zopakovat s vysokou pravděpodobností znovu. Jiným problémem může být inbreeding mezi zvířaty. Je možné, ne-li pravděpodobné, že oba mladí samci, Rarach i Goméz jsou potomky samice Lucy a samce Kouliče.

Velkým problémem v souvislosti s managementem populace aye-aye na ostrově je navíc sociální stres. Chování mladého dospělého samce Goméze vykazovalo prvky určité sociální i prostorové frustrace, kdy samec za jedinou noc prošel několikrát celý ostrov, a i přes obecně agresivní odpovědi ostatních jedinců se snažil o interakci s nimi. Pohlavně nedospělý Rarach podobné znaky neklidu nejevil, je ale možné, že s jeho dalším dospíváním se tyto znaky projeví. Z čistě etického hlediska nutno podotknout, že Gomézovo přemístění na jinou lokalitu by bylo věci velmi potřebnou.

Doporučujeme proto, aby populace aye-aye na ostrově byla považována nikoli za volně žijící populaci, nýbrž za populaci zvířat v lidské péči, konkrétněji za „confined semicaptive population“. Jako taková by populace měla být i spravována. Její management by měl zahrnovat možnost doplnění populace novými zvířaty, a stejně tak i možnost odvozu nadpočetných jedinců. Výměna zvířat by v ideálním případě měla probíhat v rámci zoologických zahrad a jiných legálních institucí, což na Madagaskaru představují zoologické zahrady Tsimbazaza a Ivoloina. Doplnění zvířat odchycem z volné přírody doporučit a podpořit nelze z důvodů legálních a etických – bez ohledu na to, že jde o běžnou praxi madagaskarských zoologických zahrad, a že vysazení dvou aye-aye během naší přítomnosti na ostrově v Mananaře proběhlo stejným způsobem.

Vzhledem k problému sociálního stresu mezi zvířaty na omezené ploše ostrova na druhé straně navrhuje také regulaci počtu přítomných zvířat přemístěním nadbytečných jedinců. Kapacitu ostrova můžeme prozatím pouze odhadnout, nicméně další pozorování sociálního chování nyní již sedmi aye-aye přítomných na ostrově (5 samců a 2 samice) by mohlo náš odhad zásadně upřesnit. Vhodný počet zvířat pravděpodobně představuje 1-2 dospělé samice s jejich případnými nedospělými potomky, a 1-2 dospělé samce. Vzhledem k zásadním individuálním rozdílům mezi zvířaty by však bylo vhodnější rozhodovat se na základě znalostí jejich osobností a chování, spíše než na základě jejich počtu. V našem konkrétním případě by pravděpodobně nejvhodnějším zásahem bylo přemístění samce

Goméze. Otázkou, kterou by bylo třeba vyřešit, je kam zvířata z ostrova přemísťovat. Jednou možností jsou zoologické zahrady, druhou alternativou je pak posilování populace volně žijících aye-aye v Národním Parku Mananara-Nord. Obě možnosti mají svoje praktické i etické nedostatky. Přemístění zvířat do zoologických zahrad na Madagaskaru znamená jejich přesun do velmi nevyhovujících podmínek. Zdánlivě ideální možnost vypouštění do volné přírody může přinést řadu neočekávaných problémů, jako např. zhoršení problematiky škod na kulturních plodinách domorodců nebo zdlouhavá smrt vypuštěných zvířat nepřizpůsobeným novému prostředí. Vypouštění prvních jedinců by tedy mělo být doprovázeno jejich radiotelemetrickým monitoringem.

Podotýkáme však, že toto schéma managementu populace je v této chvíli utopií, která naráží na jedné straně na byrokracii a legislativu (u nichž lze v rozvojové zemi předpokládat mnoho specifik), kterou by výzkumník měl respektovat, a paradoxně na druhé straně na nezáměr o dodržování legislativních postupů ze strany současných majitelů ostrova. Pro ně je snazší doplnit populaci zvířat na ostrově odchytem z lesa v okamžiku, kdy se aye-aye na ostrově přestanou turistům nebo jim ukazovat. Posílení populace nelegálním odchytem samice Darji ve volné přírodě v srpnu 2003, zorganizovaným majiteli ostrova, bylo v dané chvíli pro populaci patrně optimální řešení. Avšak vypouštění dalšího dospělého samce v době těsně před naším odjezdem byl krok vyloženě nežádoucí.

Námi uvedené návrhy jsou mířeny spíše do budoucnosti příštích desetiletí. Podmínkou je pravděpodobně vytvoření nevládní organizace (NGO), která by ostrůvek spravovala. Tato organizace může být představována současnými majiteli ostrova, kteří by registrací vlastní NGO získali některé legální pravomoci.

Role výzkumníků by v této chvíli měla spočívat v monitoringu dalšího vývoje populace a životních historií jednotlivých zvířat, včetně jejich možného patologického chování. Majitelé ostrova jsou v této chvíli velmi otevření k samostatné realizaci některých našich doporučení, byť jen jednodušší, a ne vždy právě legální cestou.

5 Závěr

Aye-aye žijí v kulturní krajině východního Madagaskaru poblíž sídel domorodých obyvatel. Výraznou měrou k jejich úspěšnému přežívání v tomto prostředí napomáhá přítomnost kokosových palem nejen coby oblíbené a dominantní potravní složky, ale také jako vhodného místa ke stavění svých hnízd, přestože se na Madagaskar dostaly patrně až s příchodem lidí v relativně nedávné minulosti. Nápadná je podobnost zastoupení kokosových ořechů a semen stromů rodů *Canarium* v potravě dvou populací aye-aye z odlišných ekosystémů primárního lesa a kulturní krajiny.

Živočišná složka hraje v jídelníčku aye-aye nezastupitelnou úlohu a její podíl na celkové potravě zůstává během celého roku přibližně konstantní. Navíc je tento podíl téměř shodný jak pro populaci v agroekosystému tak v primárním deštném lese. Překvapením jsou významná zastoupení mravenců a termitů v potravě, podobně jako absence mnohých, snadno dostupných potravních zdrojů. Sezónní výskyt nektaru z květenství *Ravenala madagascariensis* a jeho vliv na jídelníček aye-aye se nápadně podobá u aye-aye obývajících oba výše zmíněné ekosystémy. Odpověď na diskutovanou otázku niky aye-aye na Madagaskaru je ta, že aye-aye obsazuje současně niku datlovitých ptáků i veverek.

Tenký třetí prst je vhodným „nástrojem“ při činnostech souvisejících s čištěním zvířete a při potravním chování. Nicméně dlouhý silný čtvrtý prst hraje v potravním i komfortním chování také významnou roli, která je v dosavadní literatuře nedostatečně vyzdvížena. Třetí a čtvrtý prst ve skutečnosti mají oba v potravním chování specializované a vzájemně se doplňující funkce. Aye-aye pomocí třetího prstu nachází a získává těžko dostupnou potravu z míst, do nichž se jiná zvířata nedostanou. Kognitivně i motoricky náročné vyhledávání potravních zdrojů je umožněno dlouhým juvenilním stádiem vývojem mláďete s matkou a schopností sociálního učení.

Věk a fyzická kondice jedinců mají vliv na zvyšování stacionárních poloh během přesunů po domovských okrscích zvířat. Zkušenost získaná věkem pak patrně přispívá k zvyšování efektivity pohybových aktivit. Postkranální morfologické adaptace umožňují aye-aye zaujímat nejrůznější polohy na široké škále substrátů, především na kolmých silných kmenech stromů. Nicméně data nijak nenasvědčují tomu, že by měly úzkou souvislost se zmiňovanou terestrialitou aye-aye, jak předpokládala Sterling [1993].

Nečekaně vysoká sociabilita zvířat na naší lokalitě je patrně daná omezeným životním prostředím populace a nabídkou ochozů, kdy zvířata jsou nucena častěji interagovat. Časté herní projevy (solitérní i sociální) subadultního jedince podporují domněnku o dlouhém

juvenilním stádiu vývoje aye-aye. Minoritní podíl sociálního čištění je u aye-aye dán pravděpodobně tím, že si je schopna čistit i obtížně dosažitelná místa svého těla. Navzdory častému roztírání moči, které by mohlo mít funkci pachového značení, se nám nepodařilo potvrdit jeho roli v olfaktorické komunikaci. Nezájem zvířat o tyto „pachové značky“ pak vysvětlujeme habituací zvířat na jejich velké množství při malém počtu značících jedinců. Vysoký počet vokalizací se zjevným komunikačním významem, snahy o kopulaci subadultního jedince a projevy frustrace pozorované u samce Goméze nás utvrzují v domněnce, že pro tohoto samce je prostředí ostrova nevyhovující.

Aye-aye se přizpůsobila změněným podmínkám v zemědělsky využívané krajině východního Madagaskaru. Je schopná využívat kulturní plodiny, na kterých však, alespoň co se kokosových ořechů a plodů jackfruit týče, působí škody. To, zda bude pro tyto škody domorodci pronásledována, závisí jednak na ekonomické situaci místních obyvatel, a také na lidových pověrách, které se k aye-aye coby nositeli neštěstí pojí. V současné době se zdá, že zejména skrytý noční způsob života v kombinaci s tradičním způsobem života dnešních domorodých obyvatel aye-aye umožňuje přežít na překvapivě velkém území Madagaskaru. Lze tak do budoucna očekávat další nálezy těchto největších nočních primátů na nových, dosud neprostudovaných lokalitách.

6 Seznam literatury

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior sampling methods: *Behaviour*, **49**, 227-267.
- Ancrenaz, M., Lackman-Ancrenaz, I. & Mundy, N. 1994. Field observations of Aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*) in Madagascar. *Folia Primatologica*, **62**, 22-36.
- Anděra, M. 1997. Svět zvířat I. Savci (1). *Albatros*.
- Andriamasimanana, M. 1994. Ecoethological study of free-ranging Aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*) in Madagascar. *Folia Primatologica*, **62**, 37-45.
- Ankel-Simons, F. 1996. Deciduous dentition of the aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*). *American Journal of Primatology*, **39**, 87-97.
- Beatie, J.C., Feistner, A.T.C., Adams, N.M.O., Barker, P. & Carroll, J.B. 1992. First captive breeding of the aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*). *Dodo, J. Wildl. Preserv. Trusts*, **28**, 23-30.
- Birkinshaw, Ch.R. & Colquhoun, I.C. 1998. Pollination of *Ravenala madagascariensis* and *Parkia madagascariensis* by *Eulemur macaco* in Madagascar. *Folia Primatologica*, **69**, 252-259.
- Birkinshaw, C.R. & Colquhoun, I.C. 2004. Lemur Food Plants. *The Natural History of Madagascar, University of Chicago Press*, 1207-1220.
- Carroll, J.B. & Beatie, J.C. 1993. Maintenance and breeding of the aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) at the Jersey Wildlife Preservation Trust. *Dodo, J. Wildl. Preserv. Trusts*, **29**, 45-54.
- Carroll, J.B. & Haring, D.M. 1994. Maintenance and breeding of Aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*) in captivity. *Folia Primatologica*, **62**, 54-62.

- Coffman, B.S., Hess, W.R., Glander, K.E., Feeser, P.E. & Simons, E.L. 1993. Management of a Breeding Colony of Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*) at the Duke University Primate Center. *AAZPA 1993 Regional Proceedings*.
- Colquhoun, I.C. 1998. The lemur community of Ambato Massif: an example of the species richness of Madagascar's classified forests. *Lemur News*, **3**, 11-14.
- Crissey, S., Feeser, T. & Glander, K. 1995. Evaluation and Reformulation of Diets for Captive Aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*). *Proc. AZA Nutr. Advis. Group Meet.*
- Curtis, D.J. 1992. Substrate use in captive aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*). *Dodo, J. Wildl. Preserv. Trusts*, **28**, 30-44.
- Curtis, D.J. & Feistner, A.T.C. 1994. Positional behaviour in captive Aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*). *Folia Primatologica*, **62**, 155-159.
- Dominy, N.J. 2004. Fruit, fingers and fermentation: The sensory cues available to foraging primates. *Integrative and Comparative Biology*, **44(4)**, 295-303.
- Dransfield, J. & Beentje, H. 1995. The Palms of Madagascar. *Royal Botanic Gardens Kew*.
- Durrell, G. 1994. Aye-aye a já. *Melantrich*.
- Erickson, C.J. 1994. Tap-scanning and extractive foraging in Aye-ayes, *Daubentonia madagascariensis*. *Folia Primatologica*, **62**, 125-135.
- Erickson, C.J. 1995. Feeding sites for extractive foraging by the Aye-aye, *Daubentonia madagascariensis*. *American Journal of Primatology*, **35**, 235-240.
- Erickson, C.J., Nowicki, S., Dollar, L. & Goehring, N. 1998. Percussive Foraging: Stimuli for Prey Location by Aye-Ayes (*Daubentonia madagascariensis*). *International Journal of Primatology*, **19**, 111-122.

Feistner, A.T.C. & Ashbourne, C.J. 1994. Infant development in a captive-bred Aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) over the first year of life. *Folia Primatologica*, **62**, 74-92.

Feistner, A.T.C. & Carroll, J.B. 1995. Aye-aye conservation, The role of the Jersey Wildlife Preservation Trust. *Creatures of the dark, The nocturnal prosimians*. Plenum Press, New York. pp 519-525.

Feistner, A.T.C., Price, E.C. & Milliken, G.W. 1994. Preliminary observations on hand preference for tapping, digit-feeding and food-holding in captive Aye-ayes (*Daubentonia madagascariensis*). *Folia Primatologica*, **62**, 136-141.

Feistner, A.T.C. & Sterling, E.J. 1995. Body mass and sexual dimorphism in the Aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*). *Dodo, J. Wildl. Preserv. Trusts*, **31**, 73-76.

Ganzhorn, J.U. 1987. Soil consumption of two groups of semi-free ranging lemurs (*Lemur catta* nad *Lemur fulvus*). *Ethology*, **74**, 146-154.

Ganzhorn, J.U. 1998. Nested patterns of species composition and their implications for lemur biogeography in Madagascar. *Folia Primatologica*, **69**, 332-341.

Ganzhorn, J.U. & Rabesoa, J. 1986. The Aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) found in the Eastern rainforest of Madagascar. *Folia Primatologica*, **46**, 125-126.

Ganzhorn J.U., Wright P.C. & Ratsimbazafy J. 1999. Primate communities, Madagascar. *Primate Communities, Cambridge Univ. Press*. pp 75-89.

Glander, K.E. 1994. Morphometrics and Growth in Captive Aye-Ayes (*Daubentonia madagascariensis*). *Folia Primatologica*, **62**, 108-114.

Goodman, S.M. 2004. The Natural History of Madagascar. *University of Chicago Press*.

Haring, D.M., Hess, W.R., Coffman, B.C., Simons, E.L. & Owens, T.M. 1994. Natural history and captive management of the Aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) at the Duke University Primate Center, Durham. *Int. Zoo Yb.* **33**, 201-219.

IUCN, 1990. Aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*). *Lemurs of Madagascar and the Comoros*. pp 226-231.

Iwano, T. 1991. The usage of the digits of a captive aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*). *African Study Monographs*. **12(2)**, 87-98.

Jůnek, T. 2002. Chování, sociální organizace a ekologie ksukola ocasatého (*Daubentonia madagascariensis*). *Seminární práce, PřF, Univerzita Karlova v Praze*.

Kalthoff, D.C., von Koenigswald, W. & Kurz, C. 2004. A new specimen of *Heterohyus nanus* (Apatemyidae, Mammalia) from the Eocene of Messel (Germany) with unusual soft-part preservation. *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, **252**, 1-12.

Kitko, R.E. & Overdorff, D.J. 1996. Physical properties of *Canarium* seeds of the Aye-aye in Ranomafana, Madagascar. *American Journal of Physical Anthropology*, **22**, 139.

Krakauer, E. 2005. Development of Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*). Foraging skills: Independent exploration and social learning. *Dissertation, Duke University*.

Krakauer, E., Lemelin, P. & Schmidt, D. 2002. Hand and Body Position During Locomotor Behaviour in the Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*). *American Journal of Primatology*. **57**, 105-118.

Lehman, S.M. & Ratsimbazafy, J.H. 2001. Biological assessment of the Fandriana Marolambo Forest Corridor. *Lemur News*, **6**, 8-9.

Lynch, H. & Eisemann, J. 1998. Aye-Aye Gruel Presentation Preference. *The Shape of Enrichment*, **7(1)**, 9-10.

MacPhee, R.D.E. & Raholimavo, E.M. 1988. Modified Subfossil Aye-Aye Incisors from Southwestern Madagascar: Species Allocation and Paleoecological Significance. *Folia Primatologica*, **51**, 126-142.

Mckenna, A. 2000. The Conservation and Survival of the Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*). *BSc Environmental Conservation Birkbeck College*.

McLean, M. 1994. Alcohol and drugs of addiction: Studies in nonhuman primates. *Seattle: Primate Information Center*.

Milliken, G.W. 1995. Right Hand Preference and Performance Biased in the Foraging Behaviour of the Aye-Aye. *Creatures of the Dark: The Nocturnal Prosimians*, 261-292.

Milliken, G.W., Ward, J.P. & Erickson, C.J. 1991. Independent Digit Control in Foraging by the Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*). *Folia Primatologica*, **56**, 219-224.

Morris, P. & Hawkins, F. 1998. Birds of Madagascar: A Photographic Guide. *Pica Press*.

<http://mybiochemistry.com>

Nash, L.T. 1986. Dietary, behavioral, and morphological aspects of gummivory in primates. *Yearbook of Physical Anthropology*, **29**, 113-137.

Petter, J-J. & Petter, A. 1967. The aye-aye of Madagascar. In, Altmann S.A., Social communication among Primates. *University of Chicago Press, Chicago*, pp 195-205.

Pollock, J.I., Constable, I.D., Mittermeier, R.A., Ratsirarson, J. & Simons, H. 1985. A note on the diet and feeding behavior oh the Aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*). *International Journal of Primatology*, **6 (4)**, 435-447.

Price, E.C. & Feistner, A.T.C. 1994. Responses of captive Aye-eyes (*Daubentonia madagascariensis*) to scent of conspecifics: A preliminary investigation. *Folia Primatologica*, **62**, 170-174.

Ramos, L., Smith, D. & Dierenfeld, E.S. 1995. Intake and Digestion in a Single Aye-Aye (*Daubentonia madagascariensis*) in Captivity. *Proc. AZA Nutr. Advis. Group Meet.*

- Rendall, D. 1993. Does female social precedence characterize captive Aye-eyes (*Daubentonia madagascariensis*)? *International Journal of Primatology*, **14** (1), 125-130.
- Schatz, G.E. 2001. Generic Tree Flora of Madagascar. *Royal Botanic Garden, Kew & Missouri Botanical Garden*.
- Simons, E.L. 1993. Discovery of the Western Aye-Aye. *Lemur news*, **1**, 6.
- Simons, E.L. 1994. The giant aye-aye *Daubentonia robusta*. *Folia Primatologica*, **62**, 14-21.
- Simons, E.L. & Meyers, D.M. 2001. Folklore and beliefs about the aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*). *Lemur News*, **6**, 11-16.
- Soligo, C. 2005. Anatomy of the Hand and Arm in *Daubentonia madagascariensis*: A Functional and Phylogenetic Outlook. *Folia Primatologica*, **76**, 262-300.
- Stanger, K.F. & Macedonia, J.M. 1994. Vocalization of Aye-eyes (*Daubentonia madagascariensis*) in captivity. *Folia Primatologica*, **62**, 160-169.
- Sterling, E.J. 1993. Behavioral ecology of the aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) on Nosy Mangabe, Madagascar. *PhD thesis Yale University*.
- Sterling, E.J. 1994a. Evidence for nonseasonal reproduction in wild aye-eyes (*Daubentonia madagascariensis*). *Folia Primatologica*, **62**, 46-53.
- Sterling, E.J. 1994b. Taxonomy and distribution of *Daubentonia*, A historical perspective. *Folia Primatologica*, **62**, 8-13.
- Sterling, E.J. 1994c. Aye-eyes: Specialists on structurally defended resources. *Folia Primatologica*, **62**, 142-154.
- Sterling, E.J. 1998. Preliminary report on a survey on *Daubentonia madagascariensis* and other primate species in the west of Madagascar, June-August 1994. *Lemur News*, **3**, 7-8.

Sterling, E.J., Dierenfeld, E.S., Ashbourne, C.J. & Feistner, A.T.C. 1994. Dietary intake, food composition and nutrient intake in wild and captive population of *Daubentonia madagascariensis*. *Folia Primatologica*, **62**, 115-124.

Sterling, E.J. & Povinelli, D.J. 1999. Tool use, aye-eyes, and sensorimotoric intelligence. *Folia Primatologica*, **70** (1), 8-16.

Sterling, E.J. & Richard, A.F. 1995. Social organization in the aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) and perceived distinctiveness of nocturnal primates. *Creatures of the dark, The nocturnal prosimians*, New York, Plenum Press, pp 439-451.

Winn, R.M. 1994a. Preliminary study of the sexual behaviour of three Aye-eyes (*Daubentonia madagascariensis*) in captivity. *Folia Primatologica*, **62**, 63-73.

Winn, R.M. 1994b. Development of behaviour in a young Aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) in captivity. *Folia Primatologica*, **62**, 93-107.