

Molecular approaches in behavioural ecology

■ Foraging

- Identifying prey, individual food preferences

■ Mating systems

- Extra-pair fertilizations
- Conspecific brood parasitism
- Mate choice (pre- and postcopulatory)
- Social breeding (relatedness)

■ Sex ratio manipulation

- Adaptive sex ratio
- Sex ratio conflicts

„Foraging“ – study of diet preferences

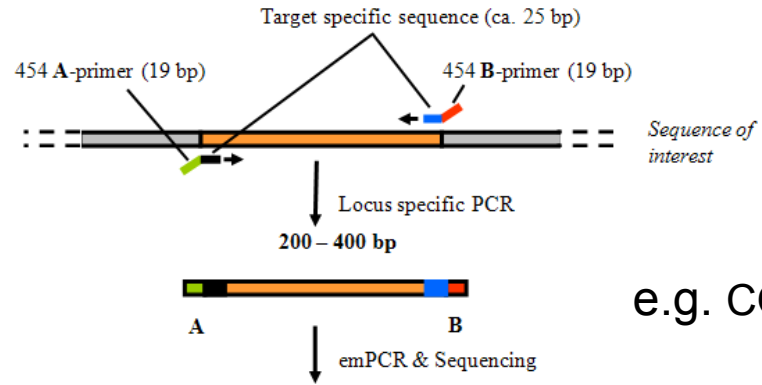
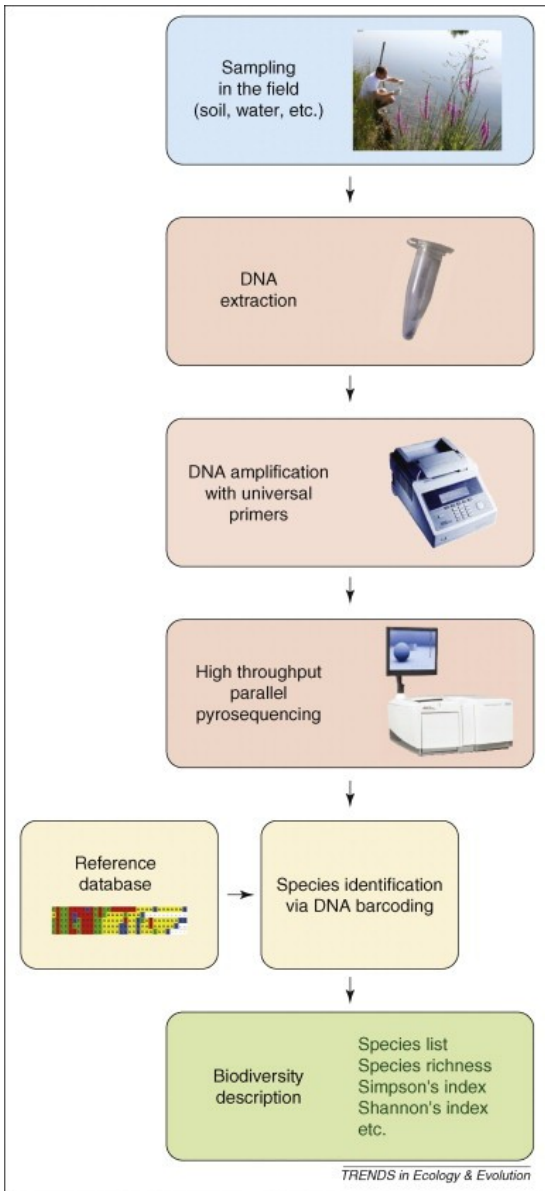
- Identification of individuals (genetically) + their diet (other methods)
- Identification of individuals (other methods) + their diet (genetically - metabarcoding)
- Identification of individuals (genetically) + their diet (genetically - metabarcoding)

„Foraging“ - non-invasive CMR studies

- **Population size – identification of individuals**
- „Capture-Mark-Recapture“ (CMR)
- repeated sampling of the same individual (= multilocus genotype)
- survival, population dynamics, etc.
- various models for analysis of CMR data
- corrections for genotyping errors
- faeces – analysis of **individual variability** in diet (e.g. coyotes - Fedriani & Kohn 2001)

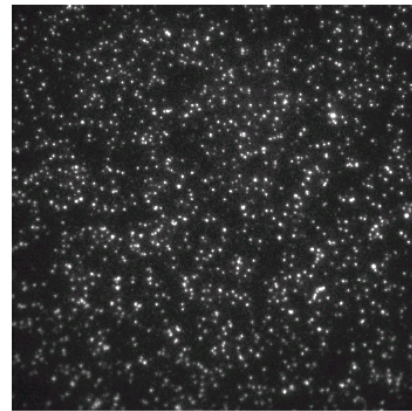


Sequencing of mixed samples of diet (= PCR amplicons) = metabarcoding

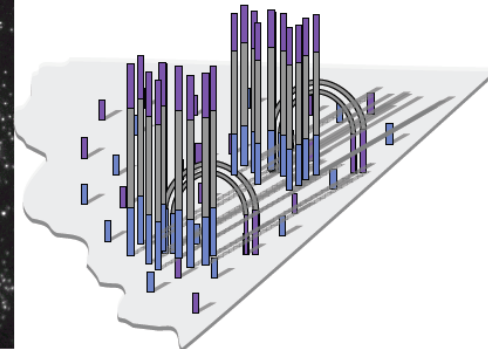


e.g. COI gene

parallel sequencing



Random array of clusters



~1000 molecules per ~ 1 um cluster
~20-30,000 clusters per tile
~40 M clusters per flowcell

Example: Diet analysis of herbivores in Himalayas

Molecular Ecology Resources (2009) 9, 51–60

doi: 10.1111/j.1755-0998.2008.02352.x

TECHNICAL ADVANCES

New perspectives in diet analysis based on DNA barcoding and parallel pyrosequencing: the *trnL* approach

ALICE VALENTINI,*† CHRISTIAN MIQUEL,* MUHAMMAD ALI NAWAZ,‡§ EVA BELLEMAIN,* ERIC COISSAC,* FRANÇOIS POMPANON,* LUDOVIC GIELLY,* CORINNE CRUAUD,¶ GIUSEPPE NASCETTI,† PATRICK WINCKER,¶ JON E. SWENSON,‡** and PIERRE TABERLET*
*Laboratoire d'Ecologie Alpine, CNRS UMR 5553, Université Joseph Fourier, BP 53, F-38041 Grenoble cedex 9, France, †Dipartimento di Ecologia e Sviluppo Economico Sostenibile, Università degli Studi della Tuscia, via S. Giovanni Decollato 1, I-01100 Viterbo, Italy, ‡Department of Ecology and Natural Resource Management, Norwegian University of Life Sciences, Post Box 5003, NO-1432 Ås, Norway, §Himalayan Wildlife Foundation, 01, Park Road, Sector F-8/1 Islamabad 44000, Pakistan, ¶Genoscope – CNS, 2 rue Gaston Crémieux, BP 5706, F-91057 Evry cedex, France, **Norwegian Institute for Nature Research, NO-7485 Trondheim, Norway



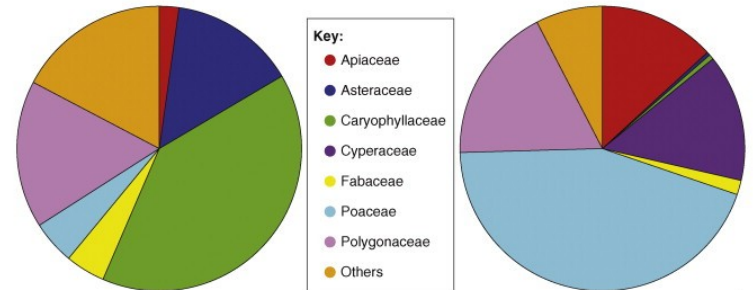
Deosai National Park, Pakistan



Golden marmot



Brown bear



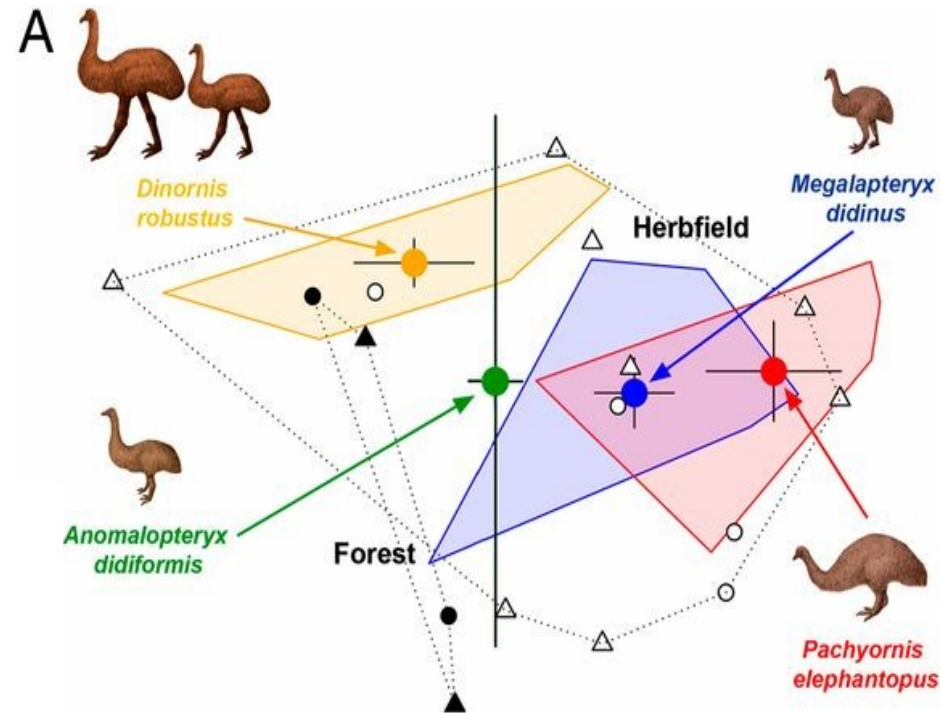
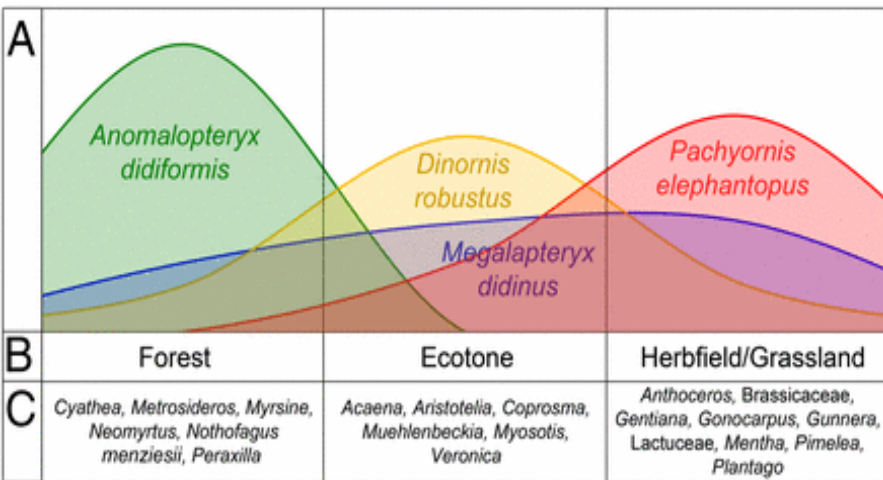
TRENDS in Ecology & Evolution

- 12 feces of each species were collected
- amplification with universal primers targeting a short fragment of the chloroplast *trnL* (UAA) intron
- the amplicons were analyzed on the 454 GS FLX sequencer
- more than 2000 DNA sequences were obtained per feces
- the plant taxa eaten were identified by comparison with available reference sequences

Dietary niche of extinct taxa

Ancient DNA from coprolites of moa (New Zealand)

Environmental requirements of individual species + separation of ecological niches



Resolving lost herbivore community structure using coprolites of four sympatric moa species (Aves: Dinornithiformes)

Jamie R. Wood^{a,1}, Janet M. Wilmshurst^a, Sarah J. Richardson^a, Nicolas J. Rawlence^{b,2}, Steven J. Wagstaff^a, Trevor H. Worthy^{c,3}, and Alan Cooper^b

^aLandcare Research, Lincoln, Canterbury 7640, New Zealand; ^bAustralian Centre for Ancient DNA, University of Adelaide, Adelaide, SA 5005, Australia;

Mating systems

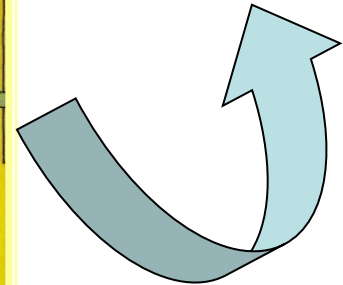
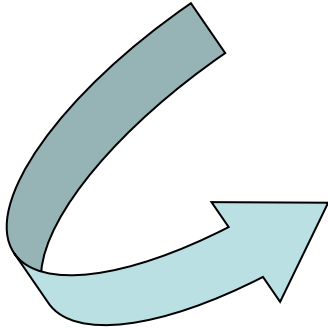
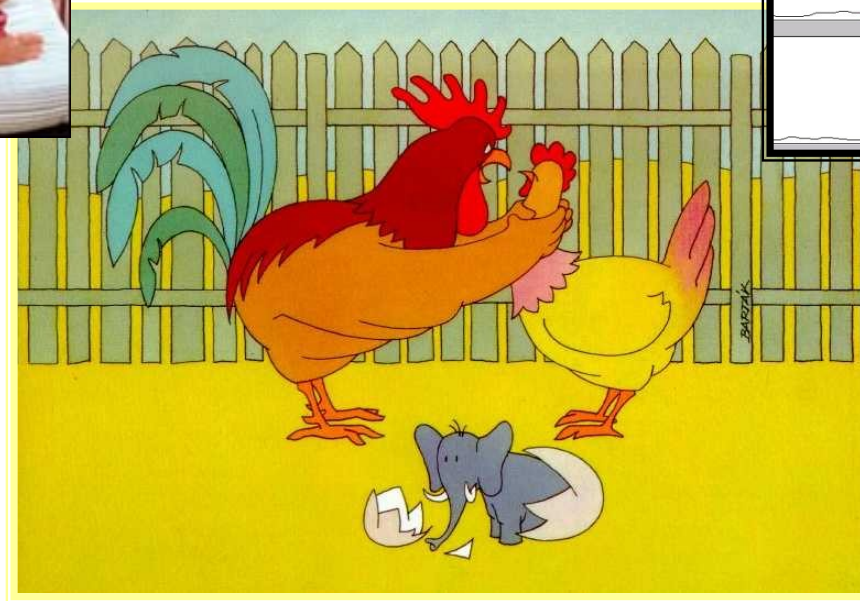
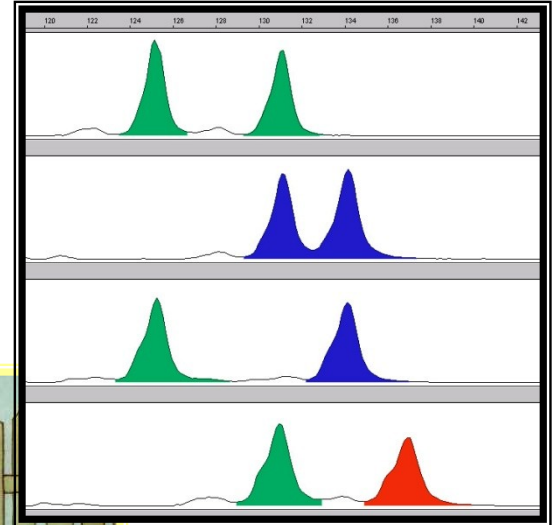
Mating system	No. of males	No. of females
Monogamy	1	1
Polygyny	1	Multiple
Polyandry	Multiple	1
Polygynandry	Multiple	Multiple
Promiscuity	Multiple	Multiple



Polygamy



Parentage analysis



Why parentage analyses?



- extra-pair fertilization – social vs. genetic father
- number of reproductively active individuals in a population
- study of factors affecting fitness (reproductive success)
- multiple paternity – analyses of mating systems (detection of promiscuity, etc.)



Paternity x maternity x parentage

One parent known



No parent known

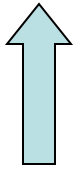
History

- already first studies of genetic polymorphism → genetic techniques can solve parentage questions → one of the major topics in molecular ecology
- chromosomal polymorphism
- allozyme electrophoresis
- minisatellite DNA fingerprinting – overturn of existing paradigms in behavioural ecology (birds)
- statistical techniques for single-locus polymorphism (allozymes) – departure from practice (i.e. minisatellite DNA fingerprinting)

History

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

allozymes



low variation

multi-locus genotype



DNA fingerprinting, RAPD
absence of theoretical models



Protein fingerprinting

- Hohol severní
Andersson & Åhlund 2000
- Proteins from egg white
- isoelectric focusing
in immobilized pH gradients
- Intraspecific brood parasitism (more than half of nests)
- More frequent between related females

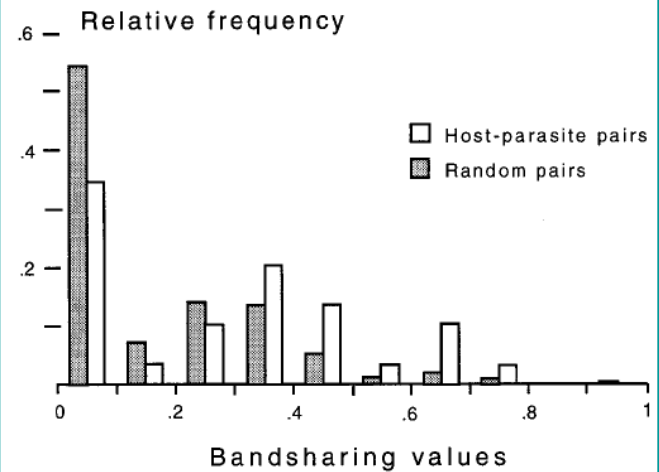


Fig. 2. Distribution of bandsharing values in the 29 pairs of host and primary parasite in 1986 and in the 861 different random pairs that can be drawn among the 42 other females not involved in host-parasite relationship with each other. Bandsharing values are significantly higher for the host-parasite pairs than for the randomly formed pairs (see *Host-Parasite Relatedness*).

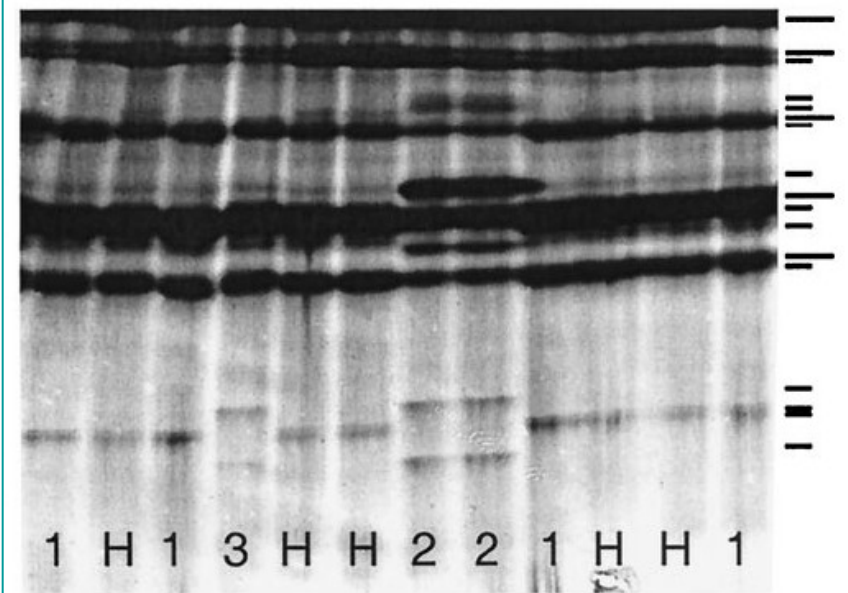


Fig. 1. Electrophoretic gel with albumen band patterns for the 12 eggs of a goldeneye clutch parasitized by three females. There are five host eggs (lanes marked H) and four, two, and one parasite eggs (lanes marked 1, 2, and 3, respectively). Bands that were scored for bandsharing analysis are marked with a short dash in the margin. Several different bands occur in all 902 eggs and can therefore be used as location references; they are marked with a longer dash.

Microsatellites

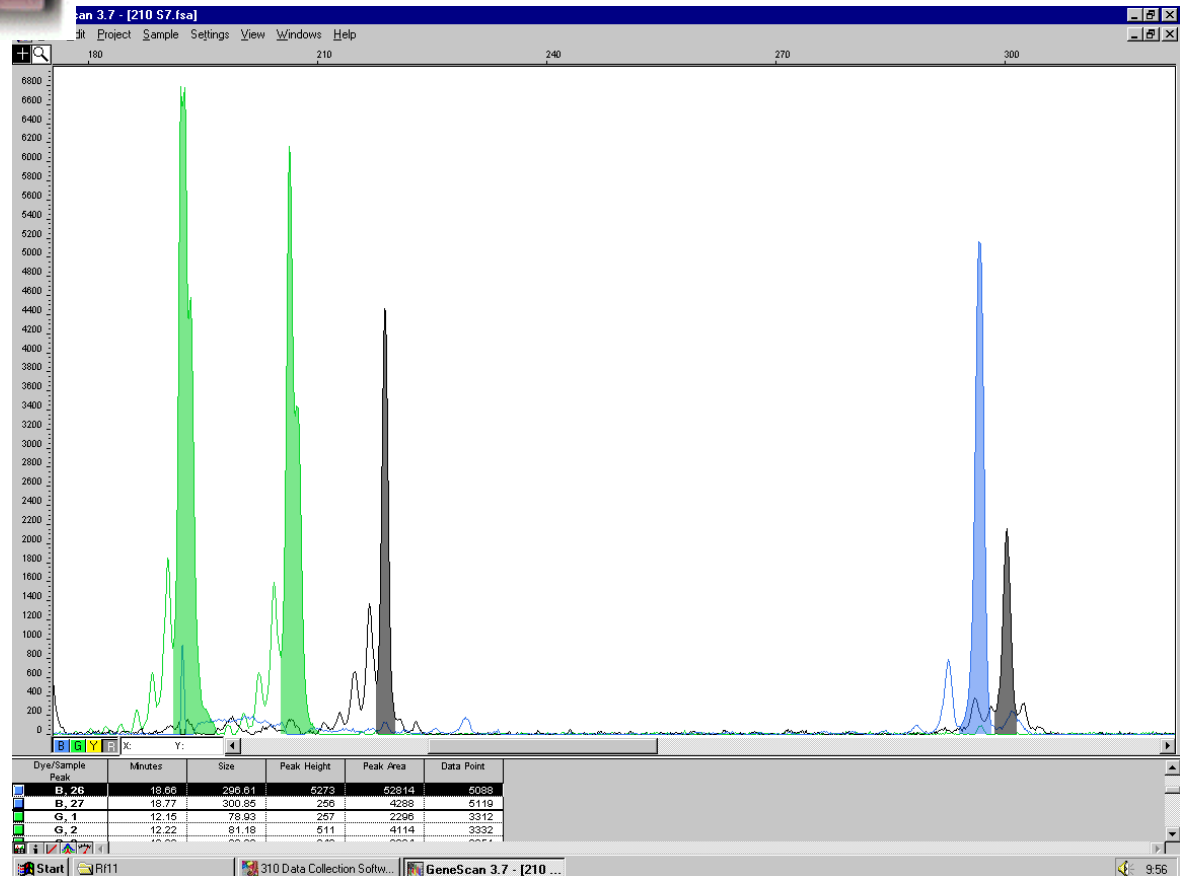
(most frequent markers today in parentage analyses)

- Combination of theory (statistical models) and practice (highly polymorphic single-locus markers)
- Tandem repetitions of short motifs
- Ex.: $(CTTT)_n$ or $(CA)_n$
- Simple Mendelian inheritance – co-dominant

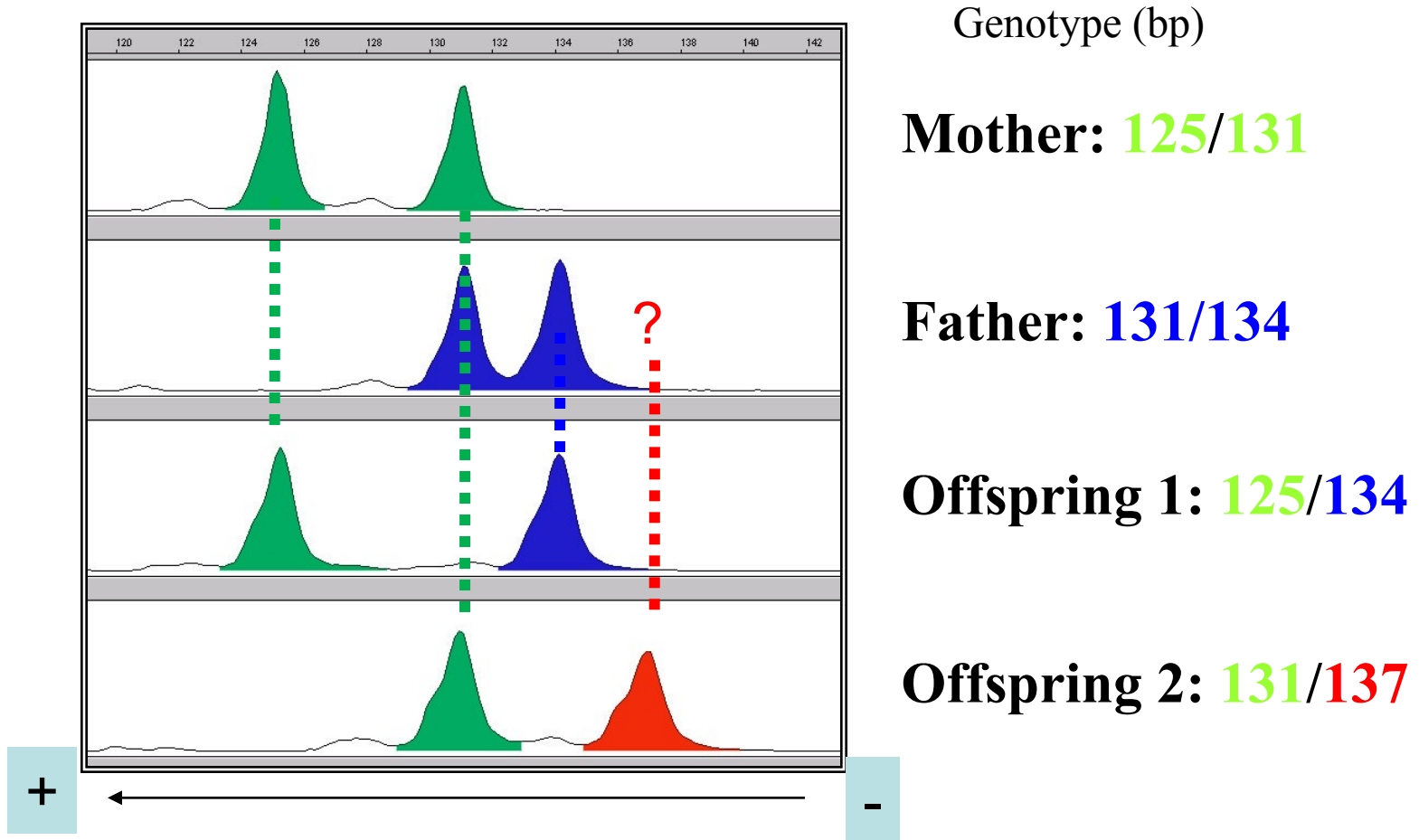
Fragmentační analýza



Je možné analyzovat několik lokusů najednou.



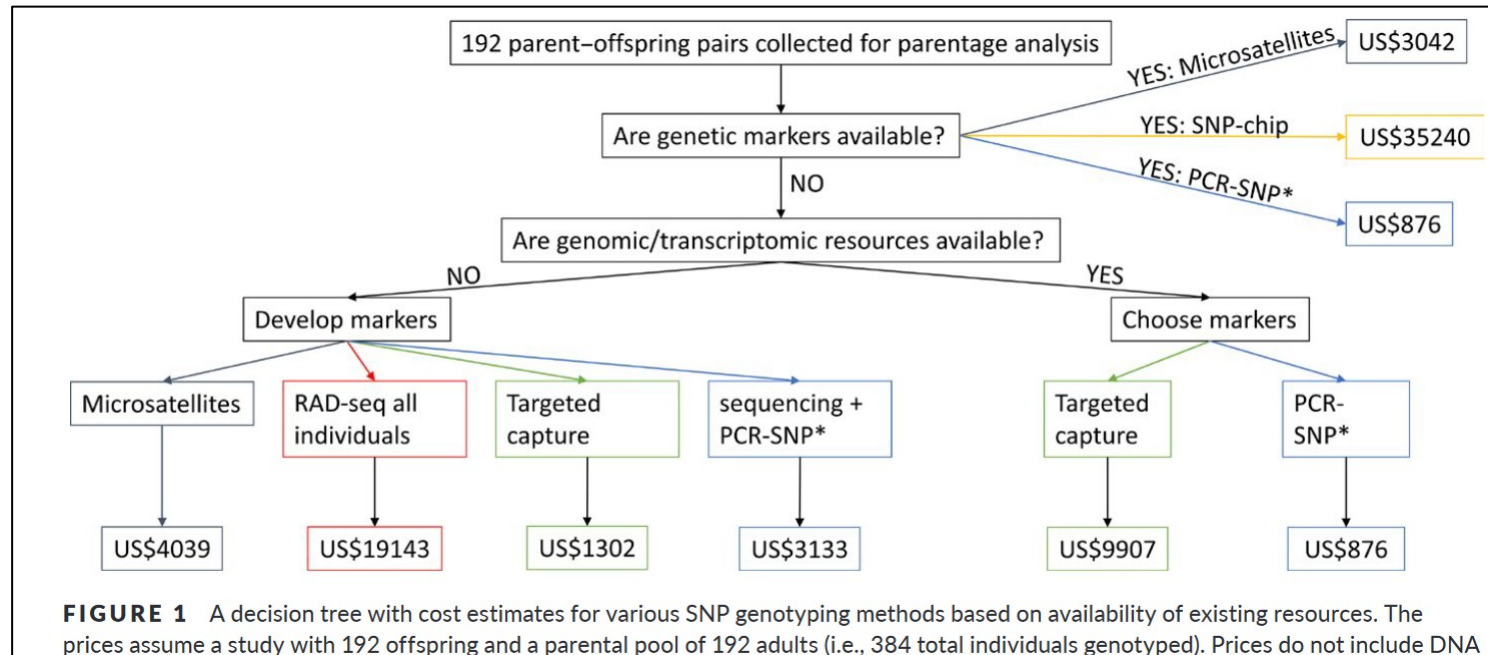
Example of one locus – fragment analysis of PCR products



Analysed male could sire offspring 1, but surely not offspring 2

The future of parentage analysis: From microsatellites to SNPs and beyond

Sarah P. Flanagan¹  | Adam G. Jones²



Spectrum of approaches

Jones & Ardren 2003, Jones et al. 2010

➤ Few candidate parents, all sampled, enough of variable markers

→ Exclusion

- incompatibility between parent and offspring → parentage rejected
- subsequent exclusion leads to identification of „true“ parents (→ biological father/mother)

➤ More non-excluded candidate parents

→ Methods based on maximum likelihood

Categorical and fractional allocation

(based on homozygosity → homozygotes have higher probability to transfer the allele to the next generation)

→ Full probability parentage analysis (Bayesian statistics)

(includes other parameters, e.g. distance between nests, behavioural data, etc.)

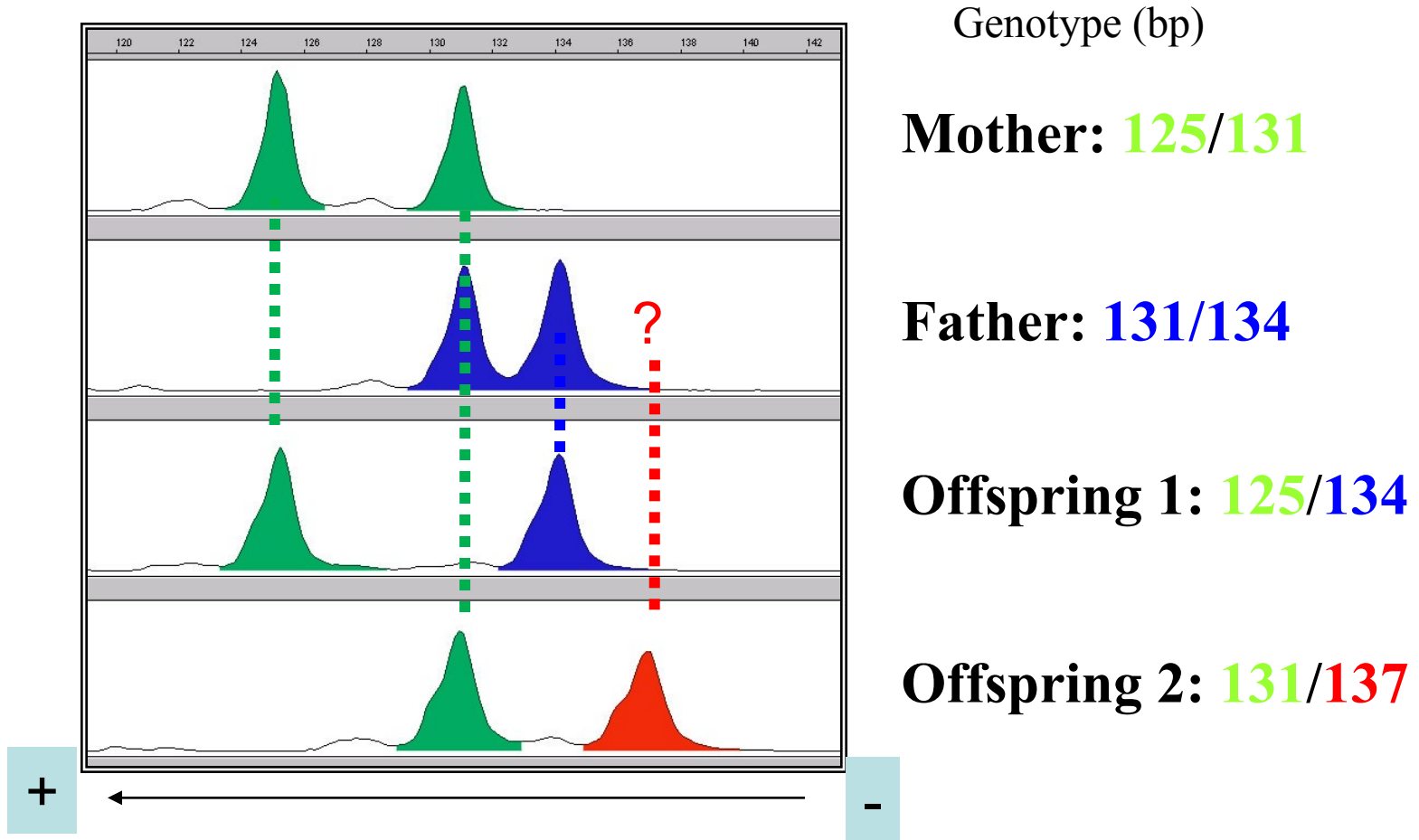
➤ Parents unknown and unsampled

→ Parental reconstruction

Multiple genotypes from a single family → reconstruction of parental genotypes

E.g. identification of multiple paternity in fish

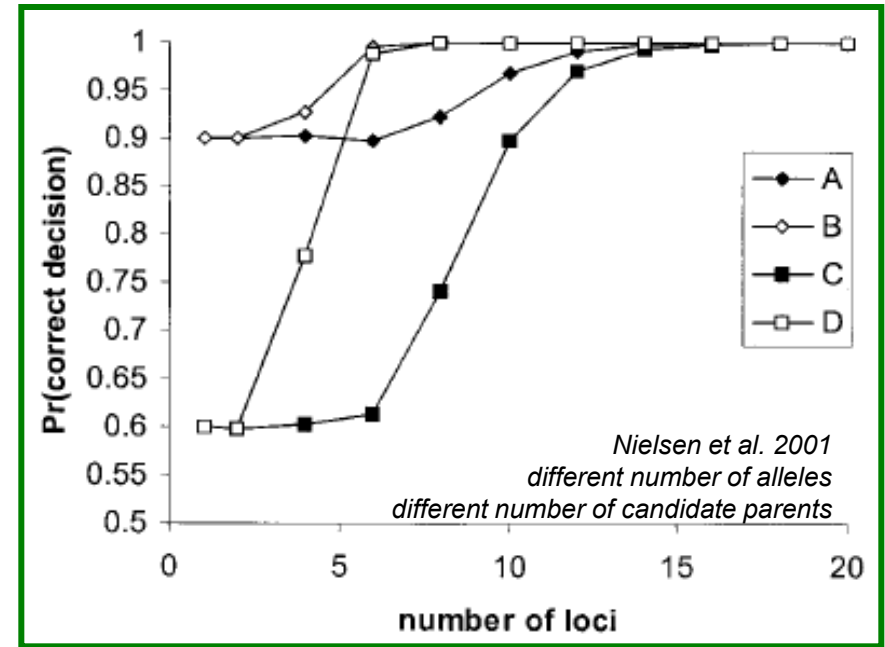
Exclusion principle



Analysed male could sire offspring 1, but surely not offspring 2

How many loci are necessary?

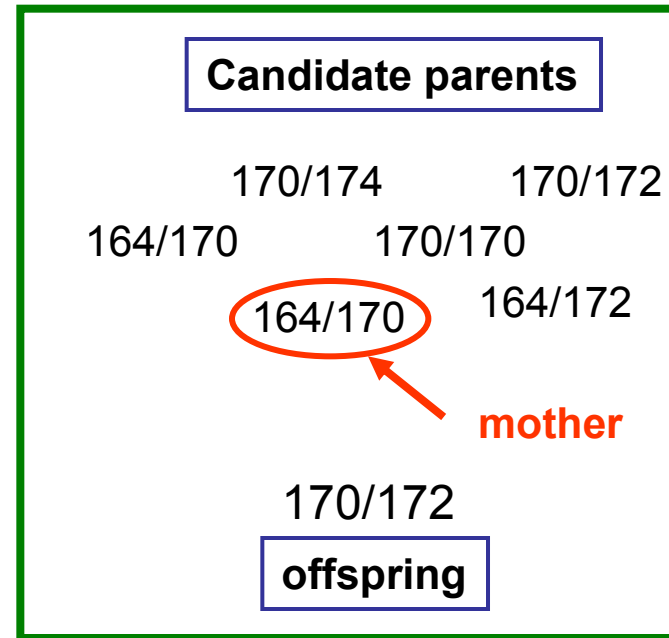
- No absolute value
- Depending on:
 - ✓ number of alleles
 - ✓ heterozygosity
 - ✓ allele frequencies
 - ✓ sample size
- ideal – hypervariable loci
sometimes 3 are enough



- pilot study of adult part of population
- → **Exclusion probability**

Exclusion probability

- Probability that randomly selected genotype in a population will not match the offspring,
i.e. **probability**, that **randomly selected individual will be excluded** as a parent
- often as NonExclusion probability (NEP)
(= 1 – Exclusion probability)
- it depends on number of loci and alleles
- good values of NEP are 0.01 and lower
- calculated e.g. in **Cervus**
- different values for the first and second parent



- Exclusion probability – rough estimate
- more suitable are usually simulations including also numbers and proportions of sampled individuals, genotyping errors and other problems (mutations, null alleles) – included in „likelihood approaches“ e.g. in Cervus

Exclusion - complications

- Mendelian inheritance of microsatellites: genotyping errors, null alleles, mutations → false exclusions in strict conditions

Null alleles and genotyping errors complicates analyses of relatedness (e.g. parentage)

	lokus 1 null alleles		lokus 2 genotyping error	
Mother	100	150	300	350
Father X	100	100	300	367
Offspring	150	150	350	365

Father X is always the „true“ father of the analysed offspring, but a simple exclusion analysis leads to erroneous results

Mutations

Ibarguchi et al. 2004

- usually not considered
- however they can be relatively frequent
(4.5×10^{-2} - 5.1×10^{-6} per locus)
- more frequent in males (2 až 6x)
- → exclusion based on a single locus can be erroneous

Solution

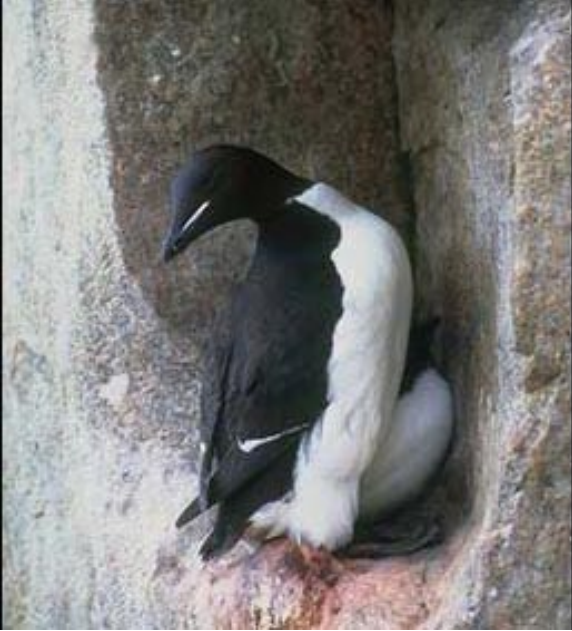
- use of more loci
- Mutace → nejčastěji posun o jednu jednotku opakování
například rodič (CTTT)₇ potomek (CTTT)₈, délka fragmentu tedy například 120 u rodiče a 124 u potomka
- Probability of resemblance (P_R)
Podívám se na ostatní lokusy a vypočítám s jakou pravděpodobností mohou alely sdílet dva nepříbuzní jedinci

$$P_{Ra} = (2p_a - p_a^2)^2$$

Pro jeden lokus

$$P_{RaCum} = \prod_r (P_{Ra_r})$$

Součin pravděpodobností přes lokusy



Uria lomvia

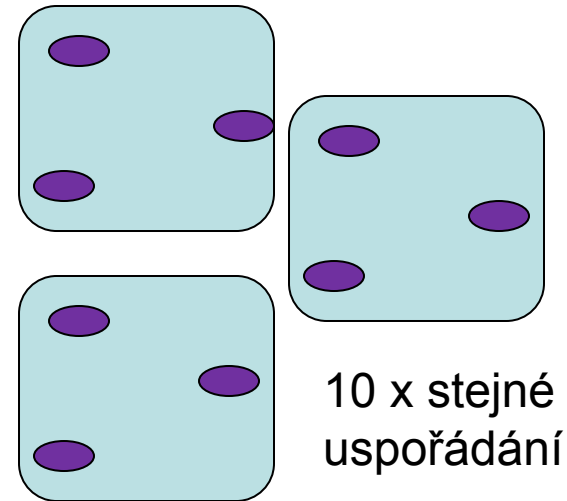
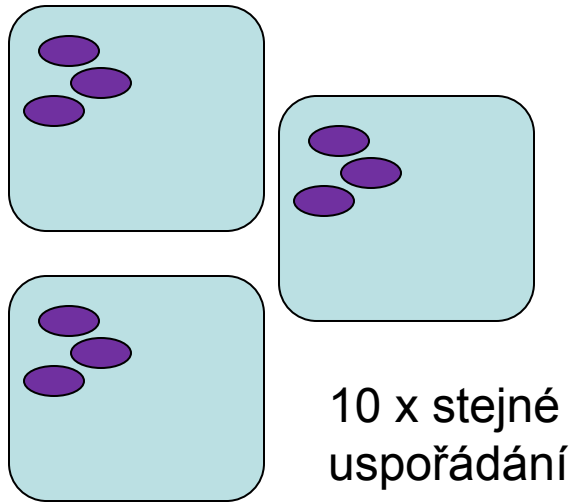


- **22%** mimopárová paternita bez korekce na mutace
- **7%** mimopárová paternita s korekcí
soulad s jinou použitou technikou

Exclusion - komplikace

- Mendelian rules of inheritance: genotyping errors, null alleles, mutations → false exclusions in strict conditions
- Extended family structure (příbuznost potenciálních rodičů) – nejhorší jsou sourozenci
- Linked loci – pokles variability
- Znaky na pohlavních chromozómech
- Problémy narůstají s rostoucím množstvím jedinců a lokusů
- „Exclusion“ je velmi užitečná metoda např. v experimentech, kde jsou všichni rodiče předem známi a zgenotypováni

Př.: Faktory ovlivňující celoživotní fitness u hořavky duhové

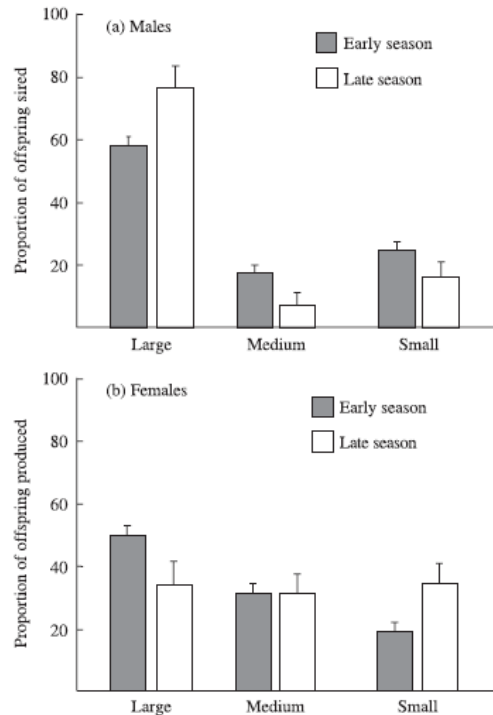
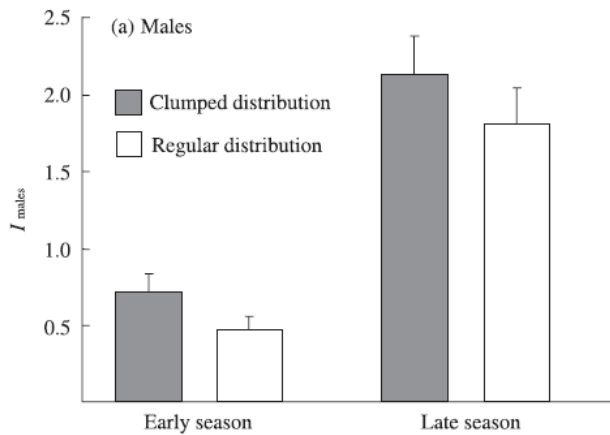


- 3 páry hořavek v každé nádrži
- přes 4000 embryí (odebírány v pravidelných intervalech, 5 mikrosatelitů)



- velikost těla
- kondice
- zbarvení duhovky
- velikost gonád
- parazitofauna

Př.: Faktory ovlivňující celoživotní fitness u hořavky duhové



Nahloučená distribuce = selekce na velikost gonád

Rovnoměrná distribuce = selekce na velikost těla

Fig. 3 Mean (+ 1 SE) proportion (in percent) of offspring sired by individual (a) male and (b) female bitterling in relation to the body size categories at the start (dark columns) and end (open columns) of the reproductive season.

„velikost těla u samců rozhoduje“

„opportunity for sexual selection“
(nezávisí na distribuci škeblí, ale na sezóně – na podzim je variabilita v reprodukčním úspěchu větší)



Metody

Jones & Ardren 2003, Jones et al. 2010

➤ Málo potenciálních rodičů, všichni ovzorkováni, dostatek dobrých markerů

→ **Exclusion (prosté vyloučení)**

nekompatibilita mezi rodičem a potomkem → zamítnutí rodičovství

postupným vyřazováním nakonec zůstane jeden možný rodič (→ biologický otec nebo matka)

➤ **Nelze vyloučit více jedinců (zbyde více možných otců než 1)**

→ **Metody založené na maximální věrohodnosti**

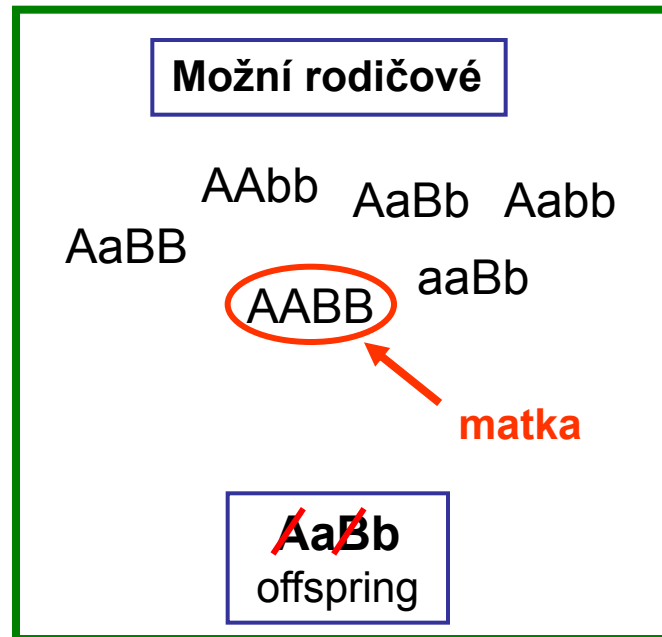
Categorical and fractional allocation

(založeno na homozygotnosti → homozygot má větší pravděpodobnost předat alelu)

→ **Full probability parentage analysis** (Bayesian statistics)

(zahrnutí i dalších dat jako vzdálenost hnízd, behaviorální data...)

Categorical x fractional likelihood



-výpočet věrohodnosti („likelihood“) paternity pro jednotlivé kandidáty (na základě frekvencí alel)

Categorical x fractional likelihood

- „likelihood“ skóre je vypočítáno na základě genotypů potomka a všech nevyložených rodičovských genotypů (na základě frekvencí alel v populaci)
- možnost zahrnout i další parametry (např. účinnost vzorkování či genotypizací)
- **Categorical I.:** potomek jako jednotka přiřazen otci, biologicky validní
- **Fractional I.:** potomek přiřazen všem kompatibilním otcům. Statisticky přesnější a proto někdy výhodnější (např. lepší pro srovnání reprodukčního úspěchu různých kategorií samců)



Categorical allocation

- a) hledáme otce
- b) hledáme matku
- c) hledáme oba rodiče
- d) hledáme oba rodiče, ale neznáme pohlaví jednotlivých kandidátů

... program CERVUS

Fractional allocation

- přiřadí určitou frakci (mezi 0 a 1) každého potomka všem nevyločeným kandidátním rodičům
- proporce každého potomka přiřazená danému rodiči odpovídá věrohodnosti („likelihood“) rodičovství – tj. je závislá na ostatních nevyločených rodičích
- statisticky přesnější a proto někdy výhodnější (např. lepší pro srovnání reprodukčního úspěchu různých kategorií samců)



*Megaptera
novaeangliae*

Nielsen et al. 2001



- Až 25 samců se pokouší pářit se samicí
- Různé role samců - dominantní společník a vyzyvatel, sekundární společníci
- 6 mikrosatelitových lokusů
- Fractional likelihood paternity method
- Dominantní samci mají asi 3x více mláďat (ale rozdíly jsou pouze marginálně signifikantní)

Full probability model

Bayesiánská statistika

Molecular Ecology (2006) 15, 3715–3730



Towards unbiased parentage assignment: combining genetic, behavioural and spatial data in a Bayesian framework

J. D. HADFIELD*, D. S. RICHARDSON† and T. BURKE*

**Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, Western Bank, Sheffield S10 2TN, UK, †Centre for Ecology, Evolution and Conservation, School of Biological Sciences, University of East Anglia, Norwich NR4 7TJ, UK*

- Složitější modely, zohledňují vzdálenost hnízd, frekvenci krmení, párování...

Metody

Jones & Ardren 2003, Jones et al. 2010

➤ Málo potenciálních rodičů, všichni ovzorkováni, dostatek dobrých markerů

→ Exclusion (prosté vyloučení)

nekompatibilita mezi rodičem a potomkem → zamítnutí rodičovství

postupným vyřazováním nakonec zůstane jeden možný rodič (→ biologický otec nebo matka)

➤ Nelze vyloučit více jedinců (zůstane více možných otců než 1)

→ Metody založené na maximální věrohodnosti

Categorical and fractional allocation

(založeno na homozygotnosti → homozygot má větší pravděpodobnost předat alelu)

→ Full probability parentage analysis (Bayesian statistics)

(zahrnutí i dalších dat jako vzdálenost hnízd, behaviorální data...)

➤ Rodiče neznámi a neovzorkováni

→ Parental reconstruction

Z genotypů potomků z jedné rodiny → rekonstrukce genotypu rodičů

Například k určení „multiple paternity“

Počítačové programy

Cervus

Newpat

Probmax

Kinship

Famoz

Pasos

Papa

Parente

Patri

a další viz Jones et al. 2010, Flanagan and Jones 2019

(Některé programy počítají i s možnými chybami při určování genotypů
Cervus3, Kalinowski et al 2007, Newpat)

Co je nejdůležitější?

- Kvalitní data z terénu či experimentů!
- Nejlépe všichni dospělci z populace, behaviorální a jiná fenotypická data, mláďata přiřazena do rodin (matka + sociální partner)
- Špatná data = špatné výsledky

Stane se, že nemohu získat vzorky všech dospělých jedinců z populace (potenciálních rodičů) nebo nelze říci, která mláďata jsou z jedné rodiny

- Nemusí se zdařit najít rodiče všem potomkům
- I tak ale mohu zjistit ledacos zajímavého (multiple paternity) ...

Příklad

genotypy matky a embryí

	lokus 1		lokus 2	
Matka	100	150	300	350
1. embryo	100	115	300	320
2. embryo	150	120	350	310
3. embryo	120	100	350	365

Alely od matky

	lokus 1		lokus 2	
Matka	100	150	300	350
1. embryo	100	115	300	320
2. embryo	150	120	350	310
3. embryo	120	100	350	365

Na druhém lokusu více **než dvě alely**,
které nejsou od matky → více otců

... nebo mutace – data nutno korigovat – viz *Uria lomvia* („probability of resemblance“)

Apodemus agrarius a *sylvaticus*

mláďata až od tří samců (*Bryja et al. 2008*)

Species	N litters	Minimum number of sires		
		1	2	3
<i>A. uralensis</i>	46 (40)	26 (22)	20 (18)	0 (0)
<i>A. flavicollis</i>	25 (16)	10 (7)	15 (9)	0 (0)
<i>A. sylvaticus</i>	22 (16)	7 (5)	13 (9)	2 (2)
<i>A. agrarius</i>	34 (26)	14 (8)	13 (11)	7 (7)



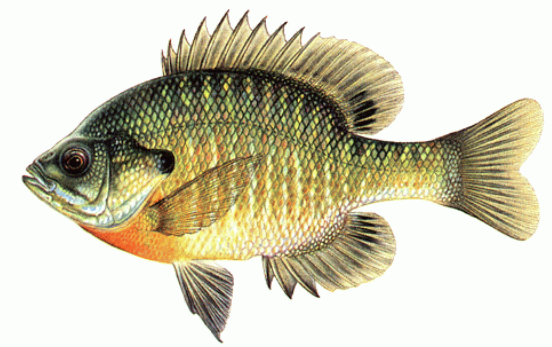
Další příklady analýz paternity



Orangutan na Sumatře (paternity)

- Nápadný dimorfismus
(vystouplé tváře a hrdelní vaky u samců)
- Předpoklad:
Samci bez nápadných znaků hormonálně suprimováni a nemnoží se
- Mikrosatelity – 50 % mláďat je od samců bez nápadných znaků → **alternativní strategie**

L. macrochirus



Lepomis (maternity)

- Samec (bourgeois male) hlídá hnízdo s jikrami
 - *L. marginatus*, *L. punctatus*, *L. auritus*
samec má v hnízdě jikry od několika samic
 - *L. macrochirus*
tři typy samců (alternativní reprodukční strategie):
 - bourgeois (> 7 let, staví hnízda)
 - mladí samci (vjíždějí do hnízd a vypouštějí spermie)
– „sneakers“
 - nespárovaní staří samci (napodobují samice)
- 20% potomků není od bourgeois

Skladování spermií



Chrysemys picta

- Dny u savců
týdny u ptáků nebo hmyzu
měsíce u mloků
roky u hadů a želv
- *Chrysemys picta*
mikrosatelity → po 3 roky mláďata od stejného otce, opakované páření se stejným otcem je nepravděpodobné

Varan – Zoo Liberec – mláďata po dvou letech od úmrtí samce



Photo Tavi Grepp

Halichoerus grypus

tuleň kuželozubý

Wilmer et al. 1999

- Kolonie, dimorfismus → polygynie
 - Dvě skotské kolonie North Rona a Isle of May
 - Vzoroky ze zhruba deseti let
 - 9 mikrosatelitových lokusů
 - IDENTITY, NEWPAT, CERVUS
- Samci z centra kolonie úspěšnější (až 30x)
 - Samci reprodukčně aktivní 10 let i déle
 - Pro více než polovinu mláďat nenalezení otci → role páření ve vodě



Ptáci

- Řada druhů považována za monogamní (pěvci)
- Ale u 75 % druhů ptáků mimopárová mláďata
- Skutečně monogamní pěvci – jen 14% (*Phylloscopus*)



Sialia sialis

8-35 % mimopárových mláďat

Emberiza schoeniclus

až 55% mimopárových mláďat



Malurus cyaneus

až 72% mimopárových mláďat



Vzdálenější příbuznost jedinců

Sestry, bratři, sestřenice, bratřenci



Studium sociálních systémů

„Social breeding“

- eusocialita = dělba práce – „hodně dělníků, málo plemeníků“



Heterocephalus glaber



Synalpheus regalis



termity a jiný hmyz

- „helpers“ – často se rozmnoží v následujících sezónách (cca 3% ptáků, hodně druhů savců a ryb)



Příbuzenská selekce

- koncept inkluzivní fitness (Hamilton 1964)
- $r * b > c$ (r = relatedness, b = benefits, c = costs)
- za těchto podmínek je lepší pomáhat příbuzným než se sám množit

pomoc se sourozenci
($r = 0.5$)

cena za pomoc
(=sám se nemnoží)

$$(0.5) * (2) = 1$$

počet odchovaných
sourozenců

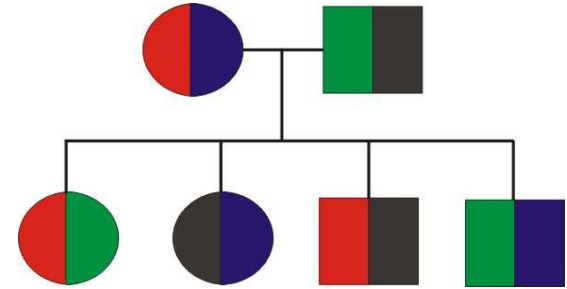
$$(0.5) * (3) > 1$$

Je výhodné se starat o sourozence (na úkor vlastního rozmnožování),
jen pokud jsou 3 a více

Příbuzenský koeficient r

- Celková „identity by descent“
- Diploidní organismy

- Jednovaječná dvojčata 1
- Rodič – potomek 0,5
- Sourozenci 0,5
- Nevlastní sourozenci 0,25
- Prarodiče a vnoučata 0,25
- Bratraci a sestřenice 0,125
- Nepříbuzní 0



- RELATEDNESS, KINSHIP (Mac), ML-RELATE (WinXP) odhad pomocí ML např. z mikrosatelitů
- BAYES

Výpočet příbuznosti

$$r = \frac{\sum(p_y - p)}{\sum(p_x - p)}$$

Queller and Goodnight 1989

Jedinec	Lokus 1	Lokus 2
Helper – x	120/120	116/118
Matka rodu – y	120/122	118/118

Alela	p_x	p_y	p = background allele frequency
120	1.0	0.5	0.65
116	0.5	0	0.20
118	0.5	1.0	0.35

$$r = [(0.5-0.65)+(0-0.20)+(1-0.35)]/[(1-0.65)+(0.5-0.20)+(0.5-0.35)] = 0.30/0.80 = \mathbf{0.375}$$

- ideální je cca 30-40 mikrosatelitů nebo > 100 SNPs



Cynopterus sphinx

kaloň krátkonosý
Storz et al. 2001



- Kolonie složené z harémů, v harému samec a 1 až 37 samic
- Příbuzenská struktura kolonie a harémů (kin structure)?
- 10 mikrosatelitových lokusů, r , KINSHIP
- r blízké nule \rightarrow jedinci v kolonii jsou nepříbuzní
- Zásadní role disperze (mláďata z kolonie se v dospělosti nadržují pospolu)

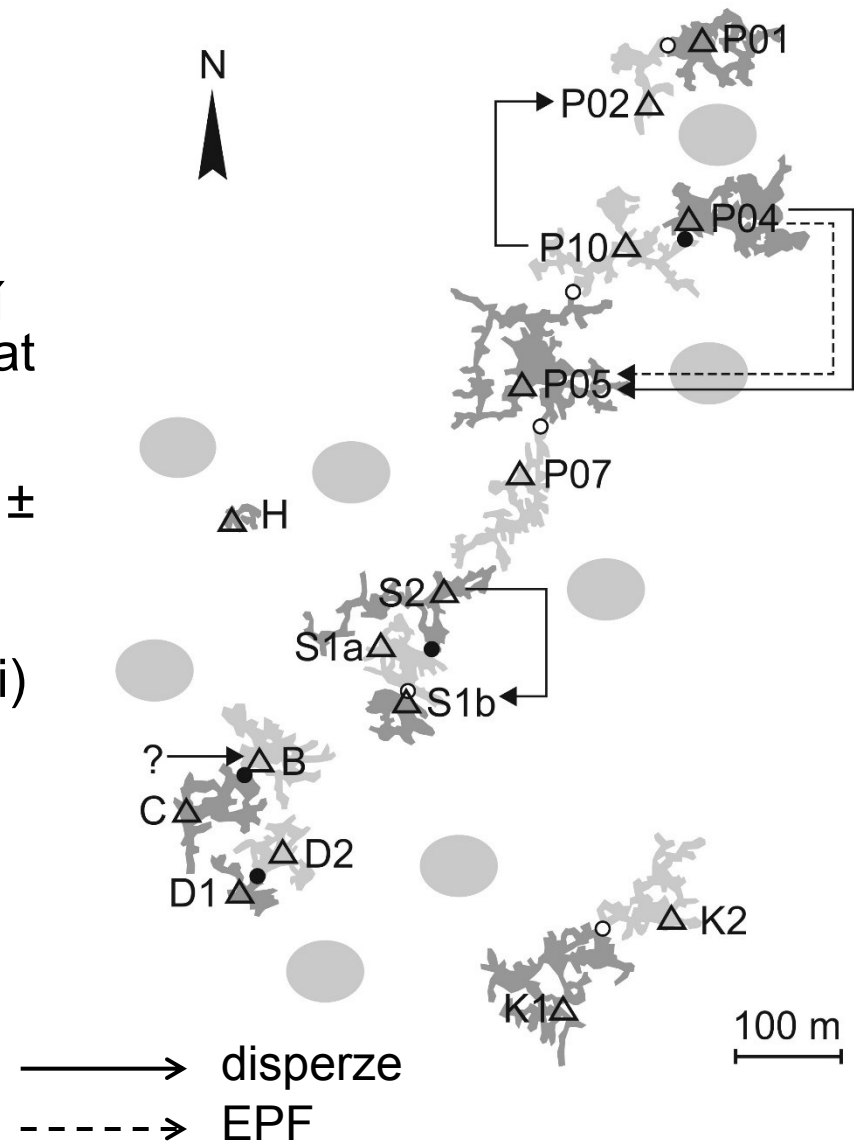
	Average pairwise r	95% confidence interval	No. pair- wise combin- ations
Mother-offspring pairs	0.494	0.478 to 0.511	185
Father-offspring pairs	0.508	0.485 to 0.530	118
Half-siblings	0.298	0.285 to 0.310	737
Pups (1997 cohort)	0.036	0.027 to 0.044	2211
Pups (1998 cohort)	-0.002	-0.006 to 0.003	6903
Adult females	-0.008	-0.010 to -0.006	21,736
Adult males	-0.001	-0.014 to 0.013	666

- Kolonie, max. cca 15 jedinců
- Množí se jen 1 samice (královna) a 1 samec
- 16 kolonií, 8 mikrosatelitů, CERVUS, ML-RELATE
- Královna má mláďata i se samci, kteří nejsou v kolonii - 11.8% mladých zvířat nejsou potomky rezidentního samce
- Příbuznost dominantního páru = 0.04 ± 0.06
- V kolonii i nepříbuzní jedinci (imigranti)



Fukomys anelli

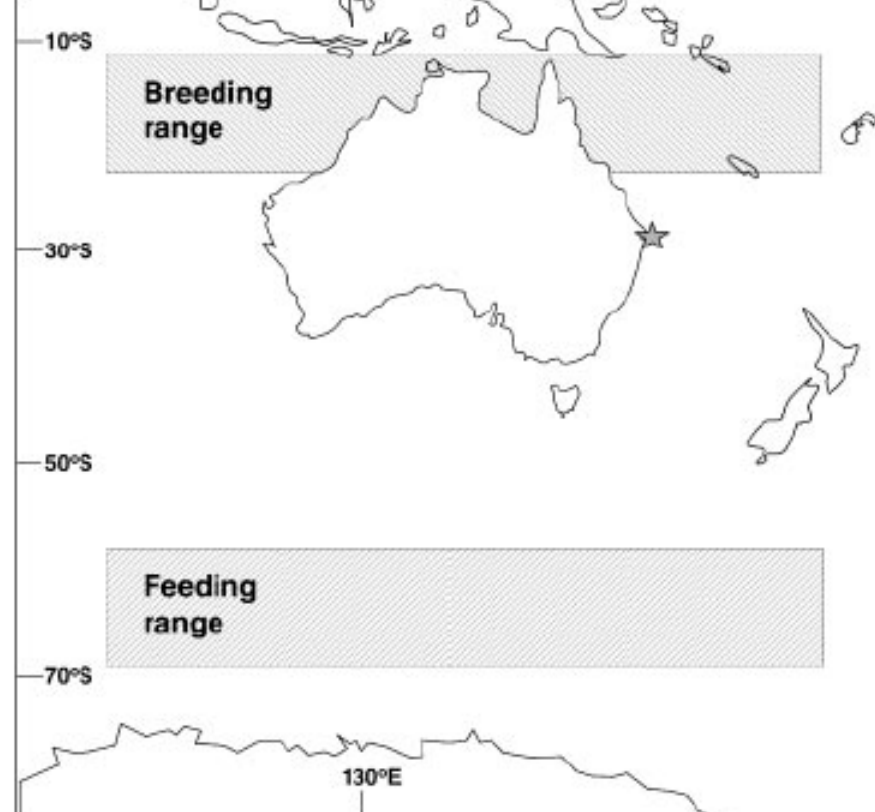
Patzenhauerová et al. 2013



Megaptera novaeangliae

Valsecchi et al. 2002

- Cestují v malých skupinách
- Tvoří skupiny příbuzní?
Kin selection?
- Mikrosatelity (8 lokusů), KINSHIP, NEWPAT
- Jediní příbuzní ve skupinách byly matky a jejich potomci.
- Kromě nich hodnoty r stejné jako při sloučení skupin dohromady
- Kin selection skupiny nevysvětluje





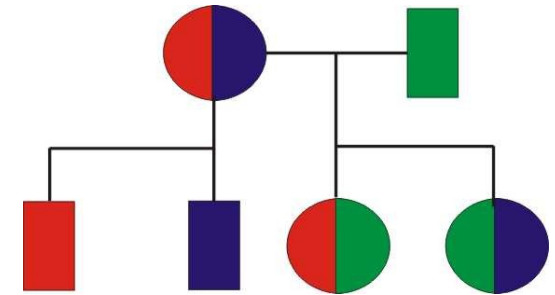
Haplodiploidie

Hamilton (1972) - inkluzivní fitness

- haploidní, diploidní

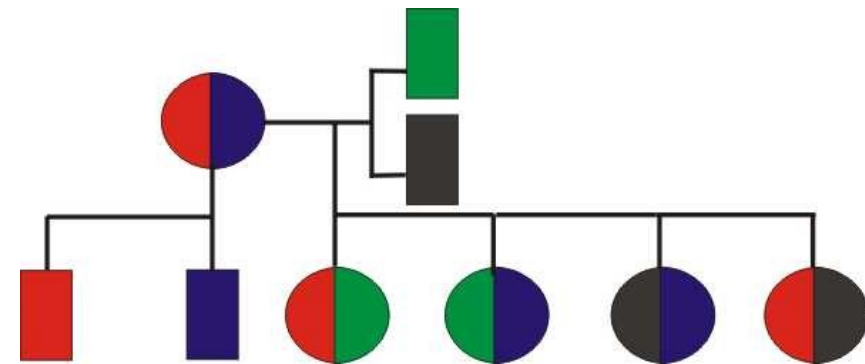
- Jeden otec

- Sestry: 0,75
- Matka – dcera 0,5



- Více otců

- Sestry: 0,25 - 0,75
- Matka – dcera 0,5



- Více matek i otců

r různé

Polistes dominulus

(dříve *P. gallicus*)

vosík francouzský *Queller et al. 2000*

- Hnízdo bez ochranného obalu
- Zakládá často více přezimovavších samic
- Dominantní samice klade vajíčka (>90%), subordinátní se starají o potravu
- Kin selection?
(Jsou si samice příbuzné?)
- Ve třetině případů jsou samice nepřibuzné
(ML 35% nepřibuzné
7% sestřence
56% sestry)
- Jediná výhoda – nahrazení dominantní samice, pokud zahyne
- **Výjimka u sociálního hmyzu!**

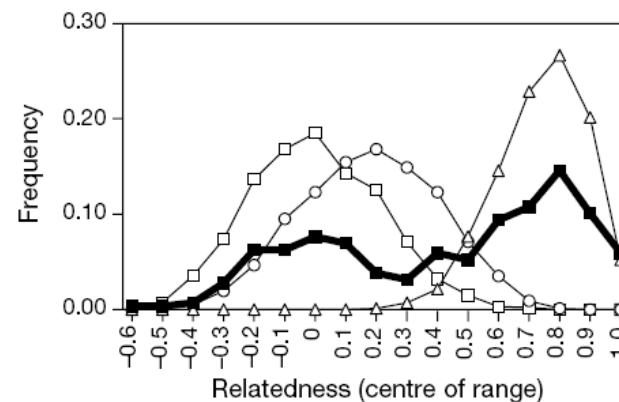


Figure 3 Observed relatedness distribution of *P. dominulus* foundresses (filled squares) and expected distributions for several relationships, grouped into intervals of width 0.1. The filled squares show the observed distribution for all relatedness estimates of foundress nestmate pairs, from the four foundress collections of Fig. 2. The other distributions, used in the likelihood analysis, show the distributions of relatedness estimates for simulated non-relatives (open squares, true $r = 0$), cousins (open circles, true $r = 3/16$) and full sisters (open triangles; true $r = 3/4$).